

ÁLLATÖKOLÓGIA

Szentesi Árpád, Török János, Izsák János

Kézikönyv az állatökológia oktatásához
alap- és mesterszakos hallgatóknak, doktoranduszoknak,
tanároknak és minden érdeklődőnek



Budapest, 2023

SZERZŐK

Szentesi Árpád
Török János
Izsák János

SZAKMAI LEKTOROK

Csuzdi Csaba (összes fejezet)
Barta Zoltán (1., 2., 3., 5. fejezet)
Hegyi Gergely (1., 2., 3., 4., 6., 7., 8., 14. fejezet)
Herényi Márton (5., 12., 16., 26., 27., 28., 29. fejezet)
Rózsa Lajos (5., 9., 11, 17. fejezet)
Scheuring István (5., 9., 10., 11., 12., 13., 14., 15., 16, 17. fejezet)
Szövényi Gergely (26., 27., 28., 29. fejezet)

Borító képei: Laczi Miklós, Török János, Török Miklós

A kiadványról kereskedelmi célú másolat készítése
vagy más formában való felhasználása a kiadó engedélye nélkül tilos.

ISBN 978-963-489-654-8

ISBN 978-963-489-655-5 (PDF)

© Eötvös Loránd Tudományegyetem, 2023

KIADÓ

Eötvös Loránd Tudományegyetem
1053 Budapest, Egyetem tér 1-3.
+36 1 411 6500

FOTÓIKKAL SEGÍTETTÉK MUNKÁNKAT

Betz Álmos, Csorba Gábor, Csóka György, Csörgő Tibor, Deli Tamás, Forrács Csaba, Gazdag András, Halpern Bálint,
Klein Ákos, Korda Márton, Kovács Tibor, Laczi Miklós, Lengyel Attila, Marosán Miklós, Michl Gábor, Nyúl Dóra, Szép Tibor,
Szita Éva, Szövényi Gergely, Tholt Gergely, Török Júlia Katalin, Török Miklós, Turóci Ágnes, Varga András



ELTE
EÖTVÖS LORÁND
TUDOMÁNYEGYETEM



NEMZETI KUTATÁSI, FEJLESZTÉSI
ÉS INNOVÁCIÓS HIVATAL

AZ NKFI ALAPBÓL
MEGVALÓSULÓ
PROGRAM

BORITÓ ÉS BELÍV LAYOUT

CC Printing Kft. • ccprinting.hu

NYOMDAI ELŐKÉSZÍTÉS, NYOMTATÁS

CC Printing Kft. • ccprinting.hu

Ha valaki „a tudomány és művészet pártfogója”,
ez majdnem oly nevetséges, mintha egy vallásos emberre azt mondanák:
„az Isten pártfogója”. Ahogy Isten nem függ attól, hogy hisznek-e benne, éppúgy a
tudományt és művészetet sem érinti, hogy törődnek-e vele.
A tudomány és művészet hazája nem a lét, az „esse”, hanem a lehetőség,
a „posse” s ha a létben megnyilvánul, attól a lét lesz gazdagabb;
a tudomány és művészet részéről végtelen alázat, hogy a létben magát
megnyilatkoztatni engedi, hiszen minden alakot-öltése fogyatékos.
És ha a tudomány és művészet eltűnik az emberi sorsból:
nem az ő pusztulása ez, hanem a fogyatékos megnyilvánulásoké,
s e megnyilvánulások gazdájáé, az emberé.

(Weöres Sándor: A tudomány és művészet pártfogója)

TARTALOM

I. KÖTET	
Előszó	7
I. RÉSZ POPULÁCIÓK SAJÁTOSSÁGAI	9
1 Ökológiai környezet	11
2 Niche	25
3 Demográfia	37
4 Populáción belüli verseny ésdenzitásfüggő folyamatok	58
5 Életmenet-stratégiák	76
6 Migráció és diszperzió: Az élőhelyváltoztatás ökológiája	105
7 Egyensúlyi és nem-egyensúlyi populációk és közösségek	124
8 Léptékek, szintek, mintázatok és folyamatok	139
II. RÉSZ POPULÁCIÓS KÖLCSÖNHATÁSOK	155
9 A ragadozó–zsákmány és a parazitoid–gazda kapcsolatok populációdinamikája	159
10 Növény–növényevő kapcsolat (Herbivoria)	180
11 Paraziták és gazdáik kölcsönhatása	221
12 Interspecifikus verseny	257
13 Pozitív kölcsönhatások populációk között (mutualizmus)	277
14 Detritivoria	314
15 Élőlények védekezése ragadozóik és parazitáik ellen	347
16 Táplálkozási stratégiák	383
17 Populációs kölcsönhatások evolúciója	411
II. KÖTET	
III. RÉSZ KÖZÖSSÉGÖKOLÓGIA	439
Bevezetés a közösségökológiába	441
18 Faj–egyed diverzitás és becslése	458
19 Ökológiai hálózatok	485
20 Stabilitás és komplexitás ökológiai közösségekben	524
21 Ökológiai közösségek szerveződése	560
22 A közösségek szerkezetét, fajösszetételét és fajgazdagságát alakító hatások	595
23 Kolonizáció és kihalás: szigetbiogeográfia és metaközösségek	631
24 Energiaáramlás az ökológiai közösségekben	657
25 Anyagok körforgása a közösségekben	687
IV. RÉSZ A BIOLÓGIAI SOKFÉLELÉS ÉS AZ EMBER	717
26 Biodiverzitás	719
27 Fogyatköző sokfélelés	732
28 Populációdinamika a gyakorlatban	754
29 „Kártevők” kontrollálása	763
Irodalomjegyzék	773
A képek forrása	853
Utalások jegyzéke	863
Név- és tárgymutató	869

Előszó

Az ökológia egyszerre régi és új tudományterület. Régi, mert megfigyelések alapján a kínaiak már több ezer évvel ezelőtt alkalmazták a ragadozó–zsákmány kapcsolatot a kertjeik védelmére. Új tudományterület abban az értelemben, hogy tudományos igényű vizsgálatokkal csak 100 éve dicsekedhet. Azt szokták mondani, hogy egy tudományterület akkor nő fel a gyermekkorából, amikor a matematikai gondolkodás, modellek készítése és az azok által előre jelzett események kísérletes igazolása elkezdődik. Ez a korszak az ökológiában csak az 1950-es évektől indult meg, bár az első ökológiai modellt Fritz Müller fogalmazta meg 1878-ban, akiről a mimikri egyik típusa kapta nevét. Amíg ez a korszak nem jött el, lényegében a sokszor igen alapos természetleírások jelentették az ökológiát.

Az ökológia mára számtalan objektum- és módszerorientált szubdiszciplínára vált szét. Annak ellenére történt ez, hogy az ökológia vizsgálódási szintjei és kérdései minden objektum esetében ugyanazok: a populációk, illetve populációkollektívumok előfordulását, mennyiségi viszonyait és kapcsolatrendszerét magiszabó okok feltárása. Ezeket az általános ökológiai jellegzetességeket mi túlnyomórészt az állatok tanulmányozása során kapott eredmények segítségével szeretnénk bemutatni.

Az állatökológia alapjait Charles Sutherland Elton angol ökológus rakta le mintegy 100 évvel ezelőtt (1927) megszületett könyvével. Néhány évtizeddel később a világ számos országában, így Magyarországon is két irány bontakozott ki az állatökológiában. Egyik a szisztematikáról leváló klasszikus egyetemi irány, amikor a kutatókat egy élőlény megnevezésén kívül már az is érdekelte, hogy mit csinál és milyen más élőlényekkel van kapcsolata (☞ Balogh János). A másik irányzat a gazdasági vonatkozásokat vette célba, rovarkártevőkre koncentrált, de ugyanúgy ott is előbb-utóbb felmerült az igény arra, hogy a hatékonyság érdekében jobban ismerjék az illető faj ökológiáját (☞ Jermy Tibor, ☞ Sáringer Gyula, ☞ Szelényi Gusztáv).

Ez a könyv olyan kézikönyv, amely felsőoktatási tankönyvként is használható. Első változata, egy egyetemi jegyzet (Szentesi és Török 1997) nyolc kiadást ért meg és kizárólag a hallgatók felkészülését segítő állatökológiai tananyag volt az ELTE-n. A kiszélesített spektrum és jelentősen megnövelt terjedelem megítélésünk és a lektorok egybehangzó véleménye szerint is túlfeszíti egy tankönyv kereteit. A könyv négy klasszikus területre és 29 fejezetre tagolódik. A négy blokk az egyszerűbb kérdések felől halad a bonyolultabb, összetettebbek felé. Az I. blokkban az alapokkal ismerkedhetünk meg, vagyis az ökológiai környezet jellegzetességeivel, a populációk dinamikájával, szerkezetével, valamint az életmenetek tipizálásával. A II. blokk foglalkozik a populációk közötti interakciók széles tárházával, míg a III. blokk a közösségek kiterjedt elemzéséről szól. A IV. blokk az ember és a természet közötti erősen aszimmetrikus kapcsolatokról említ néhányat. Minden fejezet rendelkezik egy törzsszaggal, amely az egyetemi alap- és mesterszakos tananyag oktatásához nyújt segítséget. Valamennyi fejezet kiegészül ún. támogató anyagokkal, amelyek részben kiszélesítik, másrészt elmélyítik vagy további példákkal támasztják alá az adott fejezetben tárgyalt kérdéskört. Valamennyi témát igyekeztünk a megfigyelések, kísérletek, általánosító modellek és evolúciós szempontok tükrében tárgyalni.

Irodalmi merítésünk nem törekedhetett a teljességre, de igyekeztünk beépíteni a ma már klasszikusnak nevezett források tartalmát és ezeket esetenként a legújabbakkal kiegészíteni. A szövegközi ☞ jel megelőzi azt a szót, melynek magyarázatát az Utalások jegyzékében találhatja az olvasó. A kézikönyv online és nyomtatott formában is megjelenik. Az online kiadáshoz nem készült név- és tárgymutató.

Reményeink szerint ez az Állatökológia kézikönyv tovább szélesíti és egyben kiegészíti a hazai felsőoktatásban használt ökológia tárgyú tankönyveket [Majer (2004), Pásztor és Oborny (szerk) (2007), Gallé (2013)].

A szerzők köszönetet mondanak annak a sok száz ELTE-s hallgatónak és a több tucat doktorandusznak, akik kérdéseikkel, bírálatokkal inspiráltak minket az egyes témák továbbgondolására, új fejezetek bevonására, vagy éppen elhagyására. Fontos volt számunkra az ELTE Állatrendszertani és Ökológiai Tanszékének oktató-kutató kollektívája, akikkel folyamatos „víták” vagy baráti beszélgetések közepette tovább formálódott az ökológiáról alkotott elképzelésünk. Kiemelt köszönet illeti Csuzdi Csaba egyetemi tanárt (Eszterházy Károly Egyetem), aki valamennyi fejezetet áttanulmányozta és értékes javaslatokkal látta el a szerzőket. Hálás köszönet illeti Barta Zoltánt, Hegyi Gergelyt, Herényi Mártont, Rózsa Lajost, Scheuring Istvánt és Szövényi Gergelyt, az egyes fejezetek lektorait, akiknek hasznos és megszívlelendő javaslatait igyekeztünk egytől egyig beépíteni a könyv fejezeteibe. Köszönet illeti Csorba Gábort, Csóka Györgyöt, Halpern Bálintot, Laczi Miklóst, Páll-Gábor Barnát, Török Júlia Katalint, Turóci Ágneszt, akik szakmai tanácsokkal segítettek munkánkat. Szintúgy köszönjük kollégáinknak, barátainknak, ismerőseinknek, akik megengették, hogy fotóikkal színesebbé tegyék a könyv száraz sorait.

A kiadvány megjelenését az Innovációs és Technológiai Minisztérium Nemzeti Kutatási Fejlesztési és Innovációs Alapból nyújtott támogatásával a Mecenatúra 2021 pályázati program finanszírozásában megvalósuló MEC_K 141286 számú projekt tette lehetővé.

Üröm, Csobánka és Szombathely, 2023. október 27.

Szentesi Árpád, Török János, Izsák János

I. RÉSZ

POPULÁCIÓK SAJÁTOSSÁGAI

Ökológiai környezet

1.1 Bevezetés.....	12
1.2 Életfeltételek.....	13
1.2.1 Hőmérséklet.....	13
1.2.2 Nedvességtartalom.....	17
1.2.3 A pH szerepe.....	17
1.2.4 A vizek sótartalma.....	17
1.3 Források.....	18
1.3.1 A napsugárzás mint forrás.....	18
1.3.2 Szervetlen anyagok.....	19
1.3.3 Az oxigén mint forrás.....	19
1.3.4 Élőlények.....	19
1.3.5 A források osztályozása.....	20
1.4 Szennyezések.....	20
Támogató anyagok	
1.TA1 Allometria.....	21
1.TA2 Nyugalmi állapotok.....	21
1.TA2.1 Prediktív típusú nyugalmi állapotok.....	22
1.TA2.2 Következmény típusú nyugalmi állapotok.....	22
1.TA3 Ökológiai sztöchiometria.....	23

1.1 BEVEZETÉS

Juhász-Nagy (1970, 1986) nyomán az ökológia fogalmának meghatározásához képzeljük el, hogy bármely populáció, bárhol, bármikor, bármilyen egyedszámmal előfordulhat. Ez a véletlenszerűséget hangsúlyozó állítás a kiinduló pontunk, amit **null hipotézisnek** nevezünk. Az állítás hamis volta nyilvánvaló, mert nem ismerünk ilyen populációkat. Ebből arra következtetünk, hogy a populációk elterjedését, egyedszámát és viselkedését korlátozó tényezők szabhatják meg. Két alapvető kérdést tehetünk fel a kiindulási hipotézisünkkel kapcsolatban. Az első az, hogy **mennyire hamis az állításunk**, vagyis vizsgálunk kell, hogy melyik faj hol, mikor és milyen egyedszámmal található meg. Ezt a fenológiai, leíró jellegű (mintázatot feltáró) vizsgálatot a **szünfenobiológia** tárgykörébe sorolja Juhász-Nagy. Ha már ismerjük az elterjedési, az abundanciális és a viselkedési mintázatokat, akkor tesszük fel a másik kérdésünket: **mi az okozati háttere a talált mintázatnak?** Valójában ezzel az oknyomozó, a miértekre választ kereső vizsgálattal foglalkozik az **ökológia**. A szünfenobiológia és ökológia együttesen alkotja a **szünbiológiát**. **A szünbiológia tehát az a tudományterület, melynek tárgya a populációk tér-időbeli méret és eloszlási mintázatának, valamint koegzisztenciális (együttes előfordulási) viszonyainak a megismerése és a mintázat okozati hátterének feltárása.**

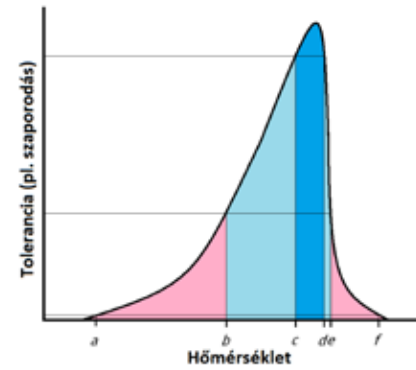
Az ökológia → Juhász-Nagy-féle operatív megközelítését a hazai ökológusok többsége elfogadja és használja. Fontos megjegyezni, hogy a külföldi ökológusok nem választják szét élesen a szünfenobiológiát és az ökológiát, a két területet együtteset tekintik ökológiának.

Az élőlények és a környezetük közötti kapcsolat kitüntetett jelentőségű az ökológiai kérdések szempontjából. Az általánosan is használt környezet fogalmat specifikáljuk a populációk és populációkollektívumok elterjedésének és mennyiségi viszonyainak szemszögéből. Tapasztalati és elmélet alapon is megkülönböztethetünk számos olyan tényezőt, melyek potenciálisan hatással lehetnek az élőlényekre. Ezeket **hatóképes tényezőknek** (potenciális hatótényezők) nevezzük (1/1. ábra). Az élőlény a külső hatóképes tényezőkre belső, ún. **fogadóképes tényezők** (potenciális toleranciatényezők) révén reagálhat. Az ökológiai vizsgálatok szempontjából a potenciális hatótényezők egy szűkebb halmaza releváns, azok, amelyek ténylegesen is hatnak egy adott populáció egyedeire. A **ténylegesen ható tényezőket nevezük ökológiai tényezőknél, összességüket pedig ökológiai környezetnek**. A hatás azt jelenti, hogy az élőlény fiziológiai folyamatain keresztül érzékeli, felfogja és tolerálja az ökológiai tényezőket, vagyis a külső hatótényezők és a belső felfogó, toleráló tényezők feltételezik egymást, egyik a másik nélkül nem értelmezhető. Minden egyes hatótényező esetében egy meghatározott szélességű értéktartományt képes az élőlény elviselni. Ezt az értéktartományt **tűrőképességi tartománynak** (toleranciatartománynak vagy toleranciasávnak) nevezzük. A **tűrőképesség** alsó és felső határpontjait az élőlény fiziológiai

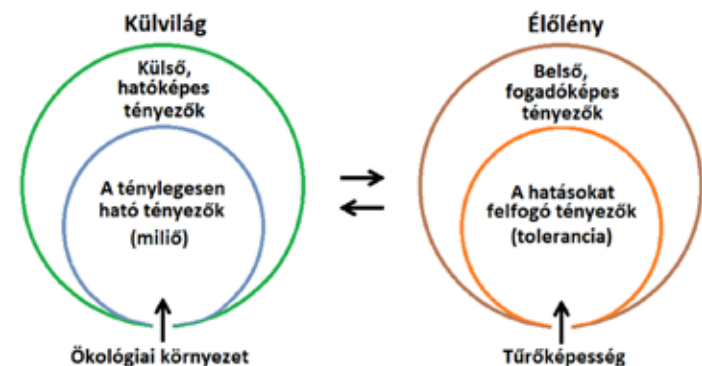
sajátosságai határozzák meg, ezen belül az élőlény általában életben marad. Megkereshető egy még szűkebb tartomány is, amely kedvező feltételeket jelent a sikeres szaporodáshoz és a túléléshez. A toleranciagörbe (a környezeti tényező és a populáció sikerességét leíró változó összefüggése) a legtöbb esetben aszimmetrikus görbe. Ilyen például a hőmérsékleti toleranciagörbe is (1/2. ábra), mert a szervezet fehérjéinek szerkezetváltozása és ebből következően az enzímaktivitások a hőmérséklet emelkedésével gyorsabban változnak, mint annak csökkenésével.

A környezeti tényezőket gyakran két csoportra osztják: az **életfeltételekre** és a **forrásokra**. Az **életfeltételek közé** olyan környezeti tényezők tartoznak, melyek elérhetőségét az élőlény általában nem képes befolyásolni. Ilyen például a napsugárzás területére jutó energiája.

Ezt a növények ugyan felhasználják, de ezáltal nem csökken a sugárzó energia mennyisége, tehát nincs negatív visszacsatolás a forrás felé. Viszont bizonyos esetekben felléphet korlátozás, mert az egyik élőlény befolyásolhatja a sugárzó energia elérhetőségét a másik számára, például árnyékolás útján csökkentheti az elérhető fényenergiát. Ugyanígy megváltoztathatják a növények elszívás következtében a talajból felvehető víz mennyiségét, esetleg lokálisan a szén-dioxid elérhetőségét, vagy savas, illetve lúgos kémhatású anyagok kibocsátásával a talaj pH-ját. Az



1/2. ábra. Hőmérsékleti toleranciagörbe egy hipotetikus populáció esetében. A görbe aszimmetrikus, mert például bizonyos enzimek működése az alacsonyabb hőmérsékleteken szélesebb sávban lehetséges, mint a magasabbakon. Az a-b és e-f tartományban élő egyedek kevésbé sikeresek például a szaporodásban, a b-c és d-e tartományban pedig átlagos szaporodást mutatnak. A c-d szakasz az a hőmérsékleti tartomány, amelyben az egyedek szaporodási lehetőségei a legjobbak.



1/1. ábra. Az ökológiai környezet és tűrőképesség viszonya [Jakucs és mtsai (1984) és Juhász-Nagy (1986) nyomán módosítva].

életfeltételek közé tartozik a legtöbb abiotikus tényező: napfény, hőmérséklet, víz vagy páratartalom, pH, CO₂, makro- és mikroelemek, sótartalom, közegáramlás és szennyezések.

A források vagy készletek az előbbiekkal szemben azok a tényezők, melyek elfogyaszthatók és kimeríthetők, mennyiségük és megújulási sebességük a környezetben befolyásolható. Valamennyi biotikus és néhány abiotikus tényező tartozik ide. Az utóbbiak közül azok, amelyek – a fentiek alapján – mennyisége lokálisan csökkenthető. Ezek egyszerre életfeltételek és források is (pl. fény, víz). A források jelentős részét élő szervezetek alkotják, melyeket más élőlények fogyasztanak.

Mindkét típusú tényező mennyisége és elérhetősége térben és időben változik. Ez jelentősen befolyásolja az egyedek és a **populációk eloszlását** (6.1.1). Egy-egy tényező önálló hatása is meghatározható, az esetek túlnyomó részében azonban több tényező együttes hatásáról van szó. Amennyiben egy konkrét tényező hatását szeretnénk megismerni, kísérleteket kell folytatnunk, amelyek során – ha ez lehetséges – a vizsgált tényezőtől kívül minden más tényezőt állandó értéken kell tartani. Ezzel a területtel az ökofiziológia foglalkozik.

A könyvben többször előforduló fogalom a **kedvelés** (preferencia) és az **elkerülés** vagy **visszautasítás**. Leggyakrabban a táplálkozással kapcsolatban használják a két fogalmat, de vonatkozhatnak komplexebb választási viselkedésekre is, például az élőhely választására, vagy a territórium foglalására. A kedvelés és a visszautasítás kimutatása, mérése és statisztikai értékelése több, egyidejűleg felkínált objektum esetében jelentős problémákat vet fel. Táplálékválasztási helyzetben az egyes tápláléktípusok kedveltségének mértéke időben változhat a kereső belső állapotának vagy más tápláléktípusok elérhetőségének függvényében. A tápláléktípusok gyakoriságfüggő fogyasztását **táplálékváltásnak** (switching) nevezzük (16.3 és 16.TA3).

1.2 ÉLETFELTÉTELEK

Az életfeltételek tehát azok a hatótényezők, melyek mennyiségét, illetve elérhetőségét az élőlények általában nem képesek befolyásolni.

1.2.1 Hőmérséklet

A környezeti hőmérsékletet lényegében a Naptól a Föld felületére jutó hősugárzás határozza meg. Eloszlása napszakos és szezonális változások, a szárazföld és tenger eltérő felmelegedése, üvegházhatású gázok mennyisége stb. következtében térben és időben egyenetlen. A tényleges hőmérsékletet regionális, táj és élőhely léptékben jelentősen eltérő tényezők alakítják. Globális léptékben nagy variációt mutat a szélességi fokok szerint. A földrajzi magasságbeli hőmérsékletcsökkenés 100 méterenként 1 °C száraz levegőben, és 0,6 °C nedves levegőben. Magassági

(altitudinális) zónák megismételhetik a horizontális (latitudinális) zonáció főbb vonásait. A folyó- és állóvizek esetében a mélységnek kiegyensúlyozó hatása van. A hőmérséklet hatása nem választható el a nedvességtartalomtól. **A csapadék mennyisége és a hőmérséklet együtt határozzák meg a biotomok eloszlását.** A hőmérséklet növekedésére mutató érzékenység összefügg a földi élet alapját jelentő víz elérhetőségének csökkenésével. A mikroklimatikus hőmérsékleti variáció rendkívül jelentős lehet. Ennek egyik gyakorlati példája, hogy napon és árnyékban érő almák belseje – az almamoly lárvák élőhelye – között 8-10 °C hőmérséklet-különbség alakulhat ki, mely az almamoly fejlődésének sebességét jelentősen befolyásolja (Jermy 1964). Mint említettük (ld. aszimmetrikus görbe), az optimálisnál alacsonyabb hőmérsékletet az élőlények többsége jobban tolerálja, mint a magasabbat (1/2. ábra). Alacsony víz vagy páratartalom mellett ugyanakkor magasabb hőmérsékleti értékek tolerálhatók: például alacsony víztartalmú magvak 90 °C-on 10 percig, magas nedvességtartalmúak már 60 °C-on is csak kevesebb, mint



1/1. kép. Almamoly
(*Cydia pomonella*, Tortricidae)
© Olei

1 percig tartják meg életképességüket. Jóval nehezebb azonban egyetlen faj hőmérséklet szerinti elterjedését meghatározni, mivel a hőmérséklet indirekt módon, a táplálék elérhetőségén keresztül is befolyásolhatja ezt. Például a zsákhordó molyokhoz (*Coleophora* genus) tartozó egyik molylepkefaj tápnövénye, egy szittyófaj (*Juncus squarrosus*) sokkal lokalizáltabb, mint az a hőmérsékleti intervallum, amelyen belül a rovar előfordulhat. Egyes helyeken például a hőmérséklet túlságosan alacsony, ezért a növény nem képes magot hozni. A nőtény mégis rak tojásokat az itt fejlődő virágokra is, csak



1/2. kép. Egy észak-amerikai zsákosmoly (*Coleophora leucochrysellata*, Coleophoridae) zsákja, amelyben a lárvát védelemként táplálkozhat
Fotó: Csóka György

amelyben a lárvát kifejlődhetne. Ugyanakkor vannak fajok melyek elterjedési területe (areája) jó megegyezést mutat regionális izoterma határokkal, például egy nem vonuló madárfaj, a búbos pacsirta (*Galerida cristata*) északi elterjedésének határa Kelet-Európában szinte teljesen egybeesik a januári -10 °C izotermával (Stantchinsky 1927). Az észak-amerikai szürke légykapótirannusz (*Sayornis phoebe*) a téli időszakban a januárban mért átlagos -4 °C-os hőmérsékleti izoterma mentén fordul elő



1/3. kép. Berzedt szittyó
(*Juncus squarrosus*, Juncaceae)
© Rutger Barendse

(Root 1988). A különlegesen magas és alacsony hőmérsékletet az élőlények alkalmanként képesek tolerálni. Ilyen körülmények között azonban a folyamatos fennmaradás speciális fiziológiai változásokat kíván. Több baktériumfaj is él hévforrásokban (akár 75 °C-on), a gubacsdarazsak imágói, vagy egyes békafajok pedig a nagyon alacsony (a test megfagyását okozó) hőmérsékletet is túlélik. Az arktikus vizekben élő halak szövetfolyadékaiiban glükoproteinek akadályozzák meg, hogy a -1,9 °C-os, jégkristályokkal teli vízben megfagyjanak (de Vries 1971).



1/4. kép. Búbos pacsirta (*Galerida cristata*, Alaudidae) © J. M. Garg



1/5. kép. Szürke légykapótrannusz (*Sayornis phoebe*, Tyrannidae) © Katja Schulz

Az élőlényeket a testhőmérséklet szempontjából két nagy csoportba sorolják: **változó** (ekto- v. poikiloterm) és **állandó** (endo-, homoio- v. homeoterm) testhőmérsékletűek. Azonban a változó testhőmérsékletű szervezetek is képesek valamilyen határok között állandóan

tartani a hőmérsékletüket, illetve azt aktívan befolyásolni egyes esetekben. Például a hajnali alacsonyabb hőmérséklet esetén poszméhék és bagolylepkék akár 30 °C különbséget is elérhetnek a külső hőmérséklethez képest a repülőizmok által végzett „bemelegítéssel”. Növények is képesek a környezetüknél magasabb hőmérsékletet képezni metabolikus úton: a kellemetlen szagú kontyvirág (*Symplocarpus foetidus*) a -15 és +15 °C közötti léghőmérséklethez képest +15-35 °C-kal emeli a torzsavirágzat hőmérsékletét, hogy a beporzókat vonzó illatanyag kibocsátását fokozza. Eközben egy hasonló méretű melegvérű állattal azonos oxigénfogyasztás mérhető a növénynél (Knutson 1974).



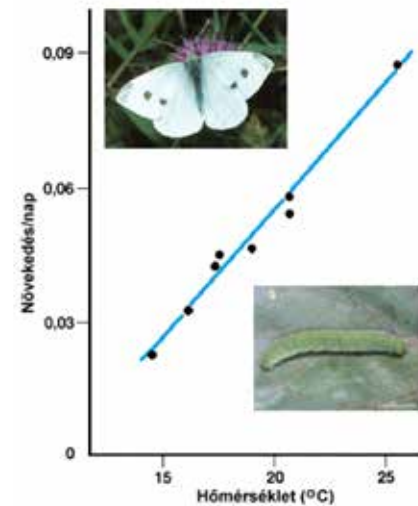
1/6. kép. A *Symplocarpus foetidus* (Araceae) szaga romlott hússára emlékeztet © Alpsdake

Az egyedfejlődés és a környezeti hőmérséklet összefüggése a **változó testhőmérsékletű** élőlények esetében speciális. A kifejlődésükhöz szükséges hőmennyiség az ún. **effektív hőösszeg, amely a fejlődési idő és a hőmérséklet különböző kombinációval is elérhető**. Az effektív hőösszeg dimenzió nélküli szám, melynek értéke egy faj esetében mindig azonos. Például a repcelepke (*Pieris rapae*) ún. **fejlődési küszöb** értéke 10,5 °C, vagyis ezen a hőmérsékleten indul fejlődésnek a lárva a tojásban (1/3. ábra). Laboratóriumban, 15,5 °C -on 33 napra, 25,5 °C -on

pedig 11 napra van szüksége a bábozódásig. Az első esetben a küszöb és a tényleges hőmérséklet között 5 °C a különbség. Ezt megszorozva a szükséges napok számával az effektív hőösszeg: $165 (15,5 - 10,5 = 5; 5 \cdot 33 = 165)$. Ha a lárva 25,5 fokon fejlődik, akkor 11 napra van szüksége, de az effektív hőösszeg ismét $165 (25,5 - 10,5 = 15; 15 \cdot 11 = 165)$.

Az ektoterm szervezetek egyedfejlődési sebessége a teljes hőmérsékleti tartományt tekintve logisztikus összefüggést mutat. Az

ektoterm állatok jó részének aktivitási testhőmérséklete az élőhelyükön mérhető környezeti hőmérsékletnél szűkebb tartományban, az **életteni optimumukhoz** közel eső értékek között variál. Ez egyértelműen az ektoterm állatok bizonyos mértékű termoregulációs (hőszabályozási) képességére utal. Valódi **termokonformitás** (azaz amikor a környezeti hőmérséklettől független az aktivitás és a mikroélelhely-választás) szinte csak trópusi területeken fordul elő, ahol a környezeti hőmérséklet egybeesik az ott élő ektotermek életteni optimumával. Leszámítva a nagy testű ektotermeket, mint például a krokodilok vagy egyes óriás kígyók, melyeknek van lehetősége a környezeti hőmérséklet hatásait hosszabb távon (órákig) kivédeni, az ektoterm állatok termoregulációja szinte kizárólag viselkedésen keresztül valósul meg. Hőszabályozási viselkedésen leginkább a napi aktivitási mintázatokat és a hőmérséklet alapú mikroélelhely-választást értjük. Az állatok optimális hőszabályozási viselkedési stratégiáját (a termokonformitástól a tökéletes termoregulációig terjedő skálán) Huey és Slatkin (1976) **ráfordítás–nyereség modellje** alapján lehet megjósolni. A nyereség oldal egyértelmű: a biokémiai reakciók hőmérsékletfüggéséből levezethető szinte minden fontos életfunkció (mozgás, emésztés, érzékelés stb.) hőmérsékletfüggése, és ezeken keresztül a közvetlen kapcsolat a rátermétséggel (túlélés, szaporodási siker). Persze költségek is vannak: a hőszabályozási viselkedés idő- és energiaigénye, az elszalasztott lehetőségek (táplálkozás, pázás) és a ragadozóknak való kitettség (pl. feltűnőség a napozóhelyen). Mind a nyereségek, mind a költségek függenek a környezet hőmérsékleti minőségétől. Tehát az adott hőmérsékleti környezetben realizálódó költségek és nyereségek alapján jelenhet meg az optimális



1/3. ábra. Effektív hőösszeg. A repcelepke (*Pieris rapae*) fejlődése 10,5 °C-on indul meg a tojásban. A hernyó fejlődési sebessége a kikeléstől a bábozódásáig lineáris összefüggést mutat a hőmérséklettel. Ennél a fajnál az effektív hőösszeg 165 [Begon és mtsai (1990) nyomán módosítva].



1/7. kép. Elevelenszülő gyík (*Zootoca vivipara*, Lacertidae)
Fotó: Csörgő Tibor

a megfelelő stratégia az optimális élettani működés magas nyeresége miatt. A terepi vizsgálatok túlnyomó többsége ezt a következtetést támasztja alá. Például hullók esetében a legszélsőségesebb klimatikus körülmények között (pl. nagy tengerszint feletti magasság, szubarktikus régiók) is pontos és hatékony hőszabályozást figyeltek meg a kutatók. Kísérletes vizsgálatokból kevés van, de például Herczeg és mtsai (2006) az északi sarkkörön túl is előforduló elevelenszülő gyík (*Zootoca vivipara*) laboratóriumi vizsgálatával kimutatták, hogy ha a preferált testhőmérséklet hőszabályozással nem érhető el, akkor termokonformmá válnak, a testhőmérsékletüket a környezet szabja meg és az aktivitásuk is csökken.

Az állandó testhőmérsékletű szervezetek élettevékenysége bizonyos határok között független a külső hőmérséklettől. Ennek jelentős költségvonzata van: nagy mennyiségű táplálékot kell elfogyasztani és viszonylag gyakran, mert a belőle származó energia jelentős része a testhőmérséklet fenntartására fordítódik. Ezzel a külső hőelvezetésből származó veszteséget pótolják, amely annál nagyobb mértékű, minél kisebb az állat testtömege (ekkor ui. nagy a relatív testfelület). Például a cickányfajok emiatt szinte folyamatosan táplálkoznak. Az endotermia jelentős előnyökkel is jár, mert az ilyen élőlények nemcsak folyamatos, hanem „csúcs” aktivitásra képesek.

Az állandó testhőmérsékletű élőlények ún. **alaphőtermeléssel** rendelkeznek (1/4. ábra *b-c* szakasz), amely csak egy szűk hőmérsékleti intervallumban állandó. Ezt a szakaszt **termoneutrális zónának** nevezzük. Ha a külső hőmérséklet ezen intervallum alá csökken vagy emelkedik, a hőtermelés kompenzációs céllal emelkedni fog. A szervezet mindkét irányban az állandó testhőmérséklet fenntartására törekszik, a hidegebb környezetben a hővesztés pótlása, a magasabb hőmérsékletű környezetben a test hűtése a cél.

Adott faj egy egyedének **energiafelhasználása** ekvivalens az O_2 fogyasztásával. Az időegység alatti, nyugalmi állapotban

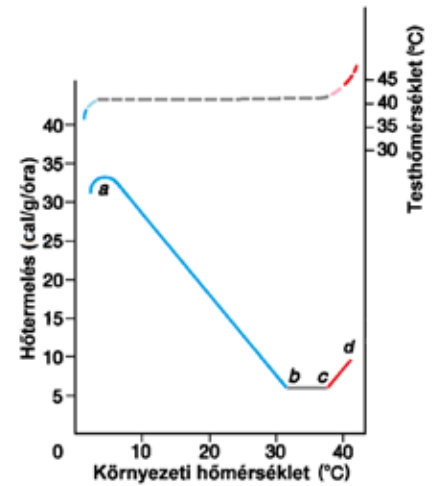
mutatózó O_2 fogyasztás az ún. **alaphőtermelés** (basic metabolic rate, BMR). A BMR és a **testtömeg** kapcsolatát régóta vizsgálják. A BMR és a testtömeg kapcsolata hatványfüggvény jellegű. Az alaphőtermelési ráta a fajok széles körére nézve átlagosan az M testtömegnek mintegy $3/4$ kitevőjű hatványa (Kleiber szabály, Kleiber 1932): $BMR \approx M^{0.75}$. Másféleképpen, $\log BMR \approx 0,75 \log M$. Míg tehát például a testtömeg két faj viszonylatában M -ről $10 M$ -re növekszik, addig az alaphőtermelési ráta csupán mintegy $10^{0.75} = 5,6$ -szorosára nő. Ekkor a tömegspecifikus alaphőtermelési ráta $BMR/M \approx M^{-0.25}$ (1/5. ábra).



1/8. kép. Mezei cickány (*Crocidura leucodon*, Soricidae)
© Dodoni

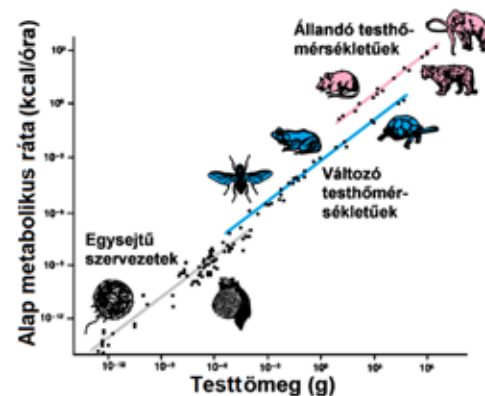
Az alaphőtermelési ráta a fajok széles körére nézve átlagosan az M testtömegnek mintegy $3/4$ kitevőjű hatványa (Kleiber szabály, Kleiber 1932): $BMR \approx M^{0.75}$. Másféleképpen, $\log BMR \approx 0,75 \log M$. Míg tehát például a testtömeg két faj viszonylatában M -ről $10 M$ -re növekszik, addig az alaphőtermelési ráta csupán mintegy $10^{0.75} = 5,6$ -szorosára nő. Ekkor a tömegspecifikus alaphőtermelési ráta $BMR/M \approx M^{-0.25}$ (1/5. ábra).

A kolibri példál – egységnyi testtömegre vonatkoztatva – százszor nagyobb energiameennyiséget használnak, mint az elefántok. Az 1/5. ábrán az állandó



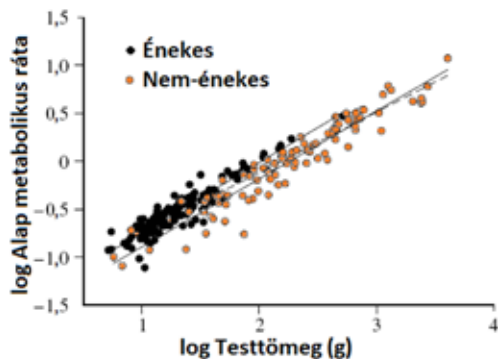
1/4. ábra. Endoterm szervezetek hőszabályozása.

A folyamatos vonallal rajzolt ábrarész a hőtermelés, a szaggatott a testhőmérséklet változását mutatja. A *b-c* szakasz a termoneutrális zónát jelöli, amikor a szervezet hőtermelése állandó, függetlenül a külső hőmérséklettől. A környezeti hőmérséklet csökkenésére (*b-a* szakasz) a testhőmérséklet fenntartása céljából jelentősen növekedik a hőtermelés. Eközben a testhőmérséklet állandó marad. Ha az alacsony környezeti hőmérséklet miatt a szervezet hővesztése olyan mértékű, hogy azt a hőtermelés már nem képes ellensúlyozni, a testhőmérséklet is csökkenni kezd (*a-től* balra). A nagyon magas környezeti hőmérséklet kompenzálása is testhőmérséklet emelésével történik, ami ilyenkor fokozott párologtatással a test hűtését eredményezi. Ez a szakasz (*c-d*) azonban rövid, mert az átlagos testhőmérsékletre képest már 7-8 fokal magasabb testhőmérséklet emelkedés is megakadályozhatja az enzimek hatékony működését, amely a szervezet pusztulásával járhat [Begon és mtsai (1990) nyomán módosítva].



1/5. ábra. A testtömeg és a metabolikus ráta (allometrikus) kapcsolata három nagy élőlény csoportban. A metabolikus ráta a tömegnek közelítően 0,75 hatványával növekedik [Brown és mtsai (2000) nyomán módosítva].

testhőmérsékletű csoport tartalmazza a madarakat is, ám ezzel egyes szerzők (pl. Klaassen 1999) nem értenek egyet, mert szerintük a repülés nagyobb energiárfordítást igényel, mint a járás vagy úszás. Az északi mérsékelt övi erdőkben áttelelő madárfajok BMR-je szezonális varianciát mutat, egyes fajoknál télen akár 46 százalékkal is magasabb lehet a BMR a nyári időszakhoz képest (Liknes és mtsai 2002). A repülés pluszköltsége a testtömeg–energiaigény összefüggés meredekségét megnöveli.



1/6. ábra. Az énekes és nem-énekes madárfajok alap metabolikus rátája egyaránt monoton növekedik a testtömeggel. Az alap metabolikus rátát (BMR) 231 fajnál nyugalmi állapotban mérték és a regressziós egyenesek meredekségére 0,71-et kaptak. Az énekes fajok BMR-je magasabb, mint a nem-énekeseké, viszont az utóbbiak testtömege nagyobb és ez csökkenti a meredekséget. Az adatokat korrigálták a [filogenetikai rokonságra](#) nézve [McKechnie és mtsai (2006) nyomán módosítva].

A madárfajok között (pl. énekes és nem-énekes fajok) a testtömeg és az energiaigény közötti összefüggés meredeksége hasonló (1/6. ábra). Hudson és mtsai (2013) az alap metabolikus ráta helyett az **aktív metabolikus ráta** használatát javasolják, amely realisabban becsüli az energiafelhasználást. A szerzők figyelembe véve ezt, 133 faj vizsgálatával kimutatták, hogy emlősöknél a hatványkitevő átlagos értéke 0,64, madaraknál 0,71, ugyanakkor felhívták a figyelmet a taxonómiai heterogenitásra, amely a rendek szintjén jelentkezett, de ezzel összemérhető volt a fajok közötti változatosság is.

Az energia-ekvivalencia törvény kimondja, hogy az energiafelhasználás különböző populációkban nagyjából azonos és független az egyedek testtömegétől. Ennek megértéséhez tudnunk kell, hogy a **populációdensitás** és a **testtömeg** közötti allometrikus összefüggés $-0,75$ meredekséggel jellemezhető (1/7. ábra), vagyis a kisebb testtömegű állatok egyedsűrűsége nagyobb, a nagytestűeké pedig kisebb. Az energiaigény (BMR, 1/5. ábra) és a denzitás (1/7. ábra) kapcsolata a testtömeggel ugyanolyan, csak ellentétes előjelű hatványkapcsolatot mutat. Ekkor felírható:

$$EU = BMR \cdot D \approx M^{0,75} \cdot M^{-0,75} \approx M^0, \text{ tehát } EU \approx 1,$$

ahol EU a populáció területegységre (m^2) vonatkozó energiaigénye kcal/óra egységekben, BMR az alap metabolikus ráta

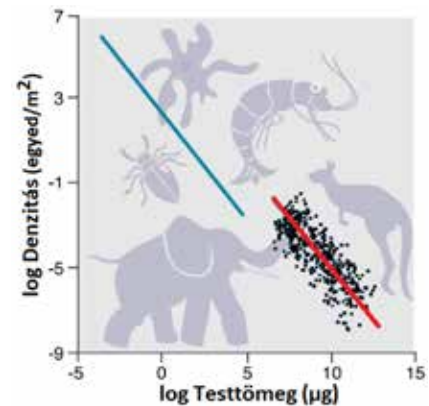
(kcal/óra), D a populáció denzitása (egyed/ m^2), M pedig az egyedek átlagos testtömege (μg szárazanyag) (Schmid és mtsai 2000, Marquet 2000). Fontos figyelembe venni, hogy a fenti összefüggés nem egyedszintű, hanem **populációs szintű** összefüggés. (Az allometria matematikai modelljét az 1.TA1 mutatja be.)

Sok endoterm faj jelentős testhőmérséklet-változásra képes kedvezőtlen időszakok alkalmával. Ennek egyik változata a **hibernáció**, egy másik pedig a **hidegmerevség** (1.TA2).

Az endoterm szervezetek adaptív evolúciós válaszokat mutatnak extrém hőmérséklet hatására. A hőmérséklet és a morfológiai változók közötti kapcsolatot leíró szabályok közül az **Allen-** és **Bergmann-szabály** nevezetesebbek. Az előbbi azt fejezi ki, hogy a hideg területeken élő fajok (pl. nyulak, rókák) **kisebb felületű** kiálló testrészekkel (pl. fülek, végtagok) rendelkeznek, mint a velük összehasonlítható melegebb vidékeken honos rokon fajok. A Bergmann-szabály a nagy elterjedésű fajok, illetve fajcsoportok (pl. pingvinek, ormányosok, tigrisek, szarvasok) hidegebb területeken élő populációról azt állapítja meg, hogy azok **nagyobb testűek**.

Mindkét szabály a jól ismert térfogat-felület viszonytal áll összefüggésben, azaz minél kisebb a térfogat, annál nagyobb az egységnyi tömegről eső testfelület, vagyis az egyed által termelt energia annál nagyobb felületen távozik. A Bergmann-szabály kevésbé univerzális érvényességű az elsőhöz képest, mert a testméret egy sor más szelekciós tényező hatása alatt állhat.

A változó és állandó testhőmérséklet evolúciós fennmaradásuk miatt azonos értékű, **alternatív stratégiáknak** tekinthetők. Mindegyik előnyökkel és hátrányokkal is jár. Az ektotermek kisebb energiaigénye mellett jelentős hátrány a korlátozott mozgékony alacsony hőmérsékleteken. Az endoterm fajoknak is szükségük van optimális külső hőmérsékleti tartományra, mert ekkor a legkisebb a hővesztésük. Szélsőségesen alacsony vagy magas hőmérsékletet ezek a szervezetek sem képesek kompenzálni hosszabb időn át, de az a hőmérsékleti tartomány, amelyen belül aktívak, szélesebb, mint az ektotermek hasonló tartománya. A két lényegesen eltérő testhőmérséklet-szabályozás ellenére mindkét csoport energiafelhasználása (EU) egységnyi testtömege számolva közel azonos.



1/7. ábra. A testtömeg és populációdensitásközött inverz viszony tapasztalható az állatvilágban. Kis tömegű szervezetek nagy denzításban, nagytestűek kis denzításban fordulnak elő. A pontok és a piros egyenes az emlősökre vonatkozik, a pontok nélküli kék egyenes az összes többi állatcsoportra. Az egyenesek meredeksége $-0,75$ [Marquet (2000) nyomán módosítva].

1.2.2 Nedvességtartalom

Közismert, hogy a földi élet teljes mértékben függ a víz elérhetőségétől. A víz megtartása az élő szervezetek számára fontos feladat.



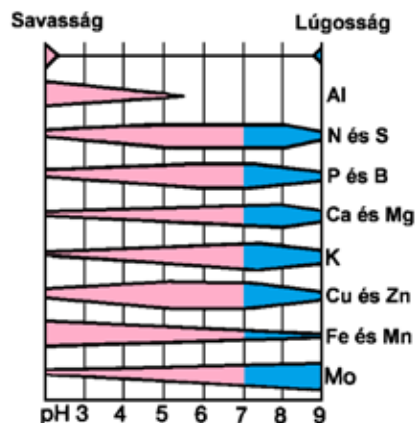
1/9. kép. A sivatagi gyászbogárfajok (Tenebrionidae) a testükön kondenzálódó vizet használják © Martin Harvey/AfriPics, doi: 10.1007/s10098-013-0645-z

„fejre állva” vezetik a szájníylás felé a testükre lecsapódott nedvességet. Sok faj egyedei napközben a talajba ássák be magukat és csak éjszaka mozognak, amikor hűvösebb van. A szárazföldi ászkarákokhoz (Oniscidea) hasonlóan a karibi remeterák (*Coenobita clypeatus*) kopoltyúi módosultak a szárazföldi, párás élőhelyek használatához. Az ízeltlábúaknál testét burkoló kitinkutikula többek között segíti a vízvisszatartást is.



1/10. kép. Karibi remeterák (*Coenobita clypeatus*, Coenobitidae) © Paul Harrison

1.2.3 A pH szerepe



1/8. ábra. A növények számára fontos elemek elérhetősége (ionos állapotukban) a talajnedvesség pH értékének függvényében. A sávok szélessége arányos az elérhetőség mértékével [Begon és mtsai (1990) nyomán módosítva].

A pH a hidrogénion-koncentráció negatív logaritmus. Háromnál kisebb és 9-nél nagyobb pH értékű környezet **közvetlenül** toxikus. Erősen lúgos, 9-es pH feletti kiskunsági szikes kisvízeinkben nem élnek kétélűek, de a 8-as pH körüli vizekben már megtalálhatóak a vöröshasú unka (*Bombina bombina*), a barna ásóbéka (*Pelobates fuscus*) és a kecskebéka-fajkomplexum (*Pelophylax* kl. *esculentus*)

egyedei. **Közvetett** (indirekt) hatások a tápanyagok vagy más anyagok csökkent (csapadékká válás) vagy fokozott (oldatba jutás) elérhetőségén keresztül érvényesülnek. Magas pH mellett túlságosan kevés érhető el Fe^{3+} , Mn^{2+} és PO_4^{3-} ionokból, mert kötött állapotba kerülnek. Alacsony pH értékeknél az ellenkezője áll fenn, vagyis a koncentrációjuk túl magasá válhat, és toxikus ionok is megjelenhetnek, például az Al^{3+} ion pH 4,0-4,5 értéke alatt (1/8. ábra). A fajgazdagság tipikusan csökken a környezet savasodásával, mert a savasság egyrészt közvetlen hatásával felborítja az ozmoregulációt vagy megváltoztatja az enzimaktivitást, másrészt közvetett módon toxikussá teszi a környezetet nehézfémionok koncentrációjának növelése által. (Savas ülepedésről lásd 25.4.3.)

1.2.4 A vizek sótartalma

Az édes- és sósvíz, valamint ezek keveredése (brakkvíz) a vízi szervezeteket **ozmotikus egyensúlyuk** állandó szabályozására kényszerítik. A tengervízben a gerinctelen szervezetek többsége **izotonikus** (izoozmotikus), vagyis a sejtek ozmotikus nyomása megegyezik a tengervizével: a vízáramlás a sejtekbe és onnan kifelé egyensúlyban van. A tengeri halak azonban **hipotonikusak** (hipoozmotikusak), vagyis ozmotikus nyomásuk alacsonyabb a tengervizénél: a víz kifelé áramlik belőlük a tengervízbe, amit folyamatosan pótolniuk kell, ugyanakkor a beáramló sótól meg kell szabadulniuk, amit a kopoltyúkon keresztül tudnak visszajuttatni a vízbe. Ezzel szemben az édesvízi halak sót vesznek fel



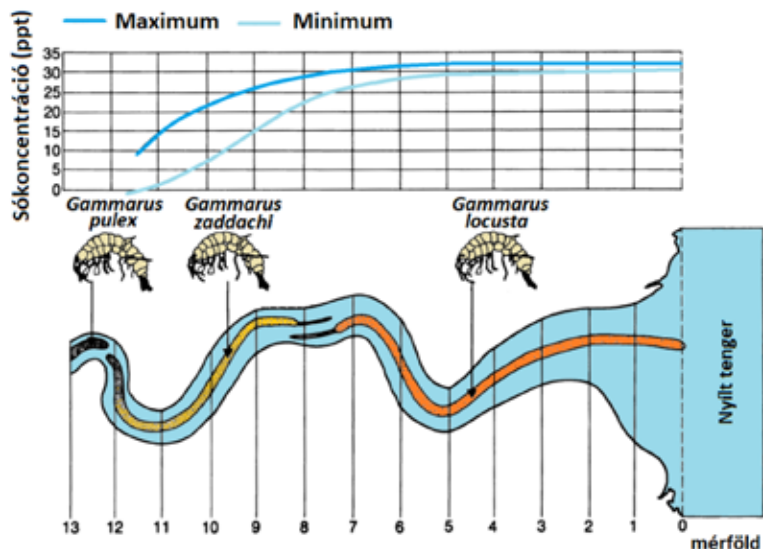
1/11. kép. Sáska bolharák (*Gammarus locusta*, Gammaridae) © Hans Hillewaert

környezetükből és a bejutó vizet kell eltávolítaniuk. A vízi szervezetek testfolyadék-koncentrációjának szabályozása sok



1/12. kép. A *Neohelice granulata* (Varunidae) tarisznárak gyakori kísérleti állatfaj © Nortondefeis

esetben energetikailag is költséges. Ezért a vizek sótartalma hatással lehet a populációk előfordulására. A tengerbe nyíló folyótorkolatokban sókoncentrációgradiensek alakulhatnak ki az édes- és tengervíz keveredésével. A torkolati vizekben élő bolharákok (*Gammarus*-fajok) a sótolerancia eltérő fokozatait mutatta különböző folyószakaszokon található meg. A *G. locusta* a legsósbab, tengerhez legközelebbi helyektől a folyón felfelé haladva kb. 11 km-ig, a *G. zaddachi* az utána következő további 6 km-en, és a *G. pulex* csak ettől felfelé, vagyis az igen alacsony sókoncentrációjú vizekben él meg (1/9. ábra).



1/9. ábra. Eltérő sótűrőképességű felemáslábú rákok (*Gammarus*-fajok) gyakorisági eloszlása egy tengerbe torkolló folyó különböző sótartalmú szakaszain [Begon és mtsai (1990) nyomán módosítva].

A *Neobelice granulata* rákfaj (Decapoda, Brachyura) a tengeri árapályzóna sós-mocsaraiban és lagúnaiban él Dél-Amerika atlanti-óceáni partvidéke mentén. Elterjedtsége és populációmérete következtében fontos energetikai közvetítő láncszem a növények (termelők) és a felettük álló fogyasztók között. Ez a rákfaj rendkívül variabilis sótartalmú vizekben él, ún. euryhalin faj. 2-40‰ között változó sókoncentrációt képes tolerálni, emellett hiper- és hipoozmotikus szabályozást, aktív iontranszportot (Na^+ , Cl^- és K^+), valamint morfológiai és magatartási adaptációkat is mutat (Bianchini és mtsai 2008).

1.3 FORRÁSOK

A források vagy készletek azok a környezeti tényezők, melyek mennyiségét, illetve megújulási sebességét az élőlények csökkenthetik egy adott élőhelyen (1.1). A talajban élő mikroorganizmusok az elhalt szerves anyag lebontása során saját testanyaguk felépítéséhez használják fel az elemi alkotórészeket és ezáltal időszakosan elérhetetlenné teszik a növények számára (14.4.2.2 és 14.TA2). (A szerves anyag lebontásakor keletkező tömegviszonyok értelmezéséhez lásd 1.TA3.) Ha egy ragadozó faj nagyon hatékonyan vadászik, akkor zsákmányának populációja jelentősen csökkenni fog. Ennek az lesz a következménye, hogy a ragadozópopuláció éhezik, nagyobb lesz a halálzási ráta. A zsákmány „túlvadászása” a ragadozó-populáció kipusztulását is jelentheti. A ragadozópopuláció kisebb mértékű csökkenése viszont ismét lehetőséget ad a zsákmánypopuláció növekedésére, a forrás megújulására (9. fejezet).

Itt elsősorban a források típusaira, osztályozására helyezük a hangsúlyt. Sok vizsgálatban találkozhatunk forrástényezőként a térrel és annak szinonimáival. Általában kimutatható, hogy a

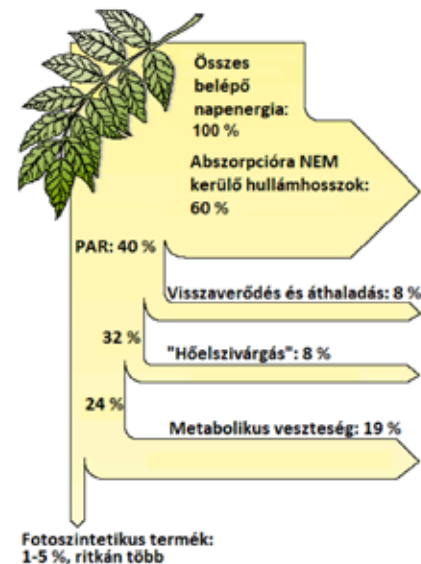
tér mögött egy vagy több valódi forrástényező található. Például úgy tartják, hogy egyes változó testhőmérsékletű állatok (gyíkok) ténylegesen vetélkednek a legjobb testhőmérséklet szabályozást nyújtó helyekért, mint forrásért. Valójában itt nem a konkrét hely a forrás, hanem a nap sugárzó ereje, amit egy megfelelő szögben álló sziklafelületen sokkal nagyobb hatékonysággal lehet kihasználni (2.2.2).

1.3.1 A napsugárzás mint forrás

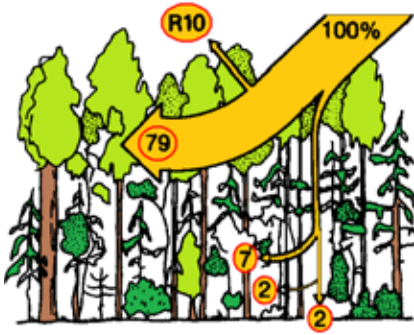
A fény hullámhossza és intenzitása elsősorban a szárazföldi és vízi növényi élet számára alapvető fontosságú. A növényi **produktivitás** (melyet a primer produkcióval azonosítunk (24.3) szintje befolyásolja az élőlényközösségekben működő **táplálkozási hálózatok** (19. fejezet) méretét. A növényi fotoszintetikus hatékonyság azonban rendkívül alacsony. [A hatékonyság a hasznosuló (pl. munkavégzésre fordított) és a felvett energia mennyiségének hányadosa.] A Naptól

a Földre érkező fényenergia eloszlása szélességi fokok szerint eltérő lehet, a Kárpát-medencében 1,26 joule/cm²/perc mennyiségű. **A növények a fény spektrumnak csak mintegy 40%-os sávjában belépő energiát képesek felhasználni** [ez a PAR, vagyis a Photosynthetically Active Radiation, vagyis a fotoszintézisre nézve aktív sugárzás].

A növények a Naptól érkező energia töredékét hasznosítják, kb. 1%-át (kivételesen 4-5%) a **fotoszintetikus hatékonyság** (a kloroplasztizok biokémiai anyagtranszformációja) **alacsony szintje következtében** (1/10. ábra). Gondoljuk el, hogy az összes növényi biomassa ekkora hatékonysággal képződik és valamennyi felső táplálkozási hálózati szint biomasszája is ennek eredménye! Becslések szerint a Földön jelenleg 300 milliárd tonna(!) szén található az élő szervezetekben (Bar-On és mtsai 2018).



1/10. ábra. A fotoszintézis hatásfoka. A Földre jutó napenergia hullámhossztartományából csak kb. 40% használható fel fotoszintézishez, az a rész, amely a 400-700 nm-es tartományba esik (PAR). A PAR kb. 400 W/m² energiát jelent, melyből a fotoszintetikusan előállított termékekbe kb. 10-50 W/m² épül be. A különféle veszteségek (összesen: 60+8+8+19=95%) következtében a fotoszintézis hatásfoka az összes belépő napenergiát tekintve mindössze 1-5% [Taiz és Zeiger (2002) nyomán módosítva].



1/11. ábra. Egy fenyő–nyír elegyes boreális erdőbe érkező napsugárzás eloszlása a különböző szinteken. R a visszavert (reflektált) sugárzást jelenti. Látható, hogy az aljnövényzet különböző szintjeit jelentősen alacsonyabb fényenergia-mennyiség éri, mint a lombzatot. A talajra már csak 2% jut el [Begon és mtsai (1990) nyomán módosítva].

felhasználható mennyiséget, például az erdei aljnövényzethez kevesebb fény érkezik a lombzat árnyékoló hatása miatt (1/11. ábra). Az energia áramlásával az ökoszisztémákban a 24. fejezet foglalkozik részletesen.

1.3.2 Szervetlen anyagok

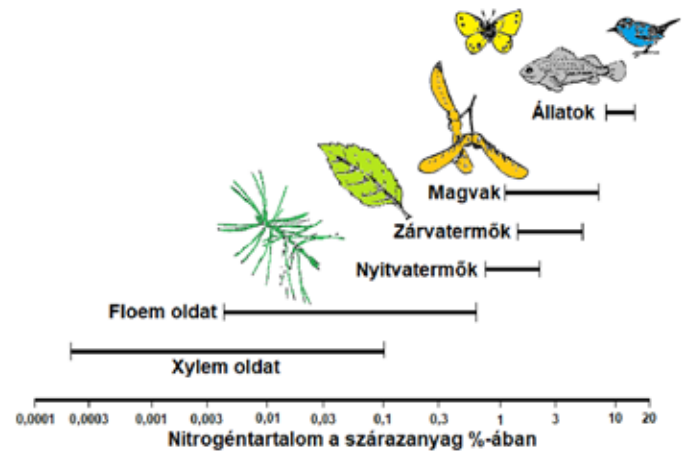
Ezek ismételtelen elsősorban a növényi életet érintik, majd ezen keresztül a különböző fogyasztói szinteket, így az egész közösséget. Forrásként azért tekinthetünk rájuk, mert hasonló igényű populációk tápanyagfelvételükkel csökkenthetik az elérhetőséget. A CO₂, víz és egyes ásványi tápanyagok globális ciklusai által a közösségekre gyakorolt hatást a 25. fejezetben tárgyaljuk. Kiemeljük azonban a mikro- (pl. Mn, Zn, Cu, B) és makroelemeket (N, P, S, K, Ca, Mg, Na, F), amelyeket a növények és állatok egyaránt igényelnek a normális életműködéshez. Míg a növények ezeket a talajból veszik fel, az állatok a növények vagy más állatok elfogyasztásával jutnak hozzá.

1.3.3 Az oxigén mint forrás

Alapvető jelentőségű az élőlények számára. A legtöbb szárazföldi élőhelyen nem limitáló, vízi rendszerekben természetesen az lehet. Vízben gyakori az oxigénhiány, és a koncentráció térben és időben változik. A diffúziójának és a vízben való oldékonyságának alacsony foka következtében speciális adaptációk jelentek meg a felvételére, például nagyobb felület a diffúzió hatékonyabbá tételére, kopoltyúk megjelenése, az alacsonyabb O₂ fogyasztási szint, vagy a vízi szervezeteknél a légköri levegő használata. A szerves anyag mikroorganizmusok általi lebontása a vízben jelentős oxigén felhasználással jár, ami csökkenti a magasabbrendű szervezetek számára az elérhetőségét.

1.3.4 Élőlények

A táplálkozási hálózatokban többféle kapcsolat formájában válnak forrássá az élőlények. Az **elhalt szerves anyag lebontása** során az elemi formába került anyagokat – mint forrásokat – először a mikroorganizmusok használják fel. A mikroszervezetek pusztulása után a felszabaduló elemi tápanyagokat vehetik fel a növények. A **növényevők** csökkentik a növények biomasszáját és így mások, például a detritivorok számára is elérhető források mennyiségét. A levéltetvek igen jelentős mennyiségű floem folyadékot (asszimilátum) vesznek fel, és ezáltal sok tápanyagot vonnak el a gazdanövénytől. A **ragadozók** (hús-, mag- és csíranövényevők) megölik áldozatukat és elfogyasztják testüket, így azok mások számára már nem használható.



1/12. ábra. Különböző növények és növényi részek és állatok nitrogéntartalma a szárazanyag százalékában kifejezve [Crawley (1998) nyomán módosítva].

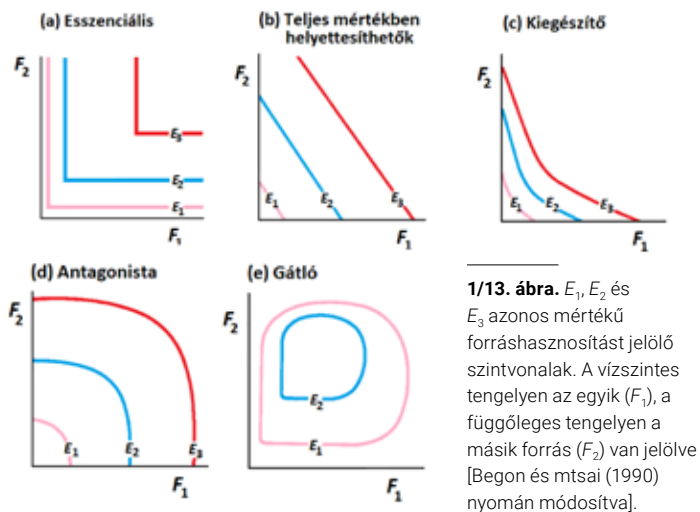
A különféle élőlények tápanyagforrásokként rendkívül eltérő értékűek. A parazita és ragadozó szervezeteket, a mag- és csíranövényevők kivételével, nem tárgyaljuk részletesen, mert gazdáik és zsákmányaik saját magukhoz hasonló összetételűek. A magokat és csíranövényeket fogyasztók (az első csoportot gyakran magpredátoroknak is nevezik) alapvetően növényevő szervezetek, de táplálkozásuk során egy-egy potenciális növényegedet ölnek meg. Sem a belülről kirágott, vagy egészben lenyelt mag, sem a tövében elharpott csíranövény nem képes regenerálódni. A magok és csíranövények kedvelt források, mert a növények sokszor tápanyagokat koncentrálnak a magba, melyek a csírázás folyamán használnak fel.

A növényi és állati test C:N arányai jelentősen eltérnek: míg az utóbbiak maguk és táplálékaik 10:1 C:N aránnyal, a növények általában 100:1 C:N aránnyal jellemezhetőek. Ez azt jelenti, hogy a növényi táplálékból nagy mennyiséget kell elfogyasztani, hogy a szükséges N-tartalomhoz jusson a növényevő. Ez magyarázza például a levéltetvek hatalmas floem-fogyasztását, melynek túlnyomó része víz és növényi szénhidrát. A növényi táplálékok azonban a szárazanyag-tartalomra számított N

mennyisége tekintetében jelentősen változnak (1/12. ábra). Ez részben megmagyarázza, hogy a növényevő rovarok miért mutatnak specializációt növényi testrészek tekintetében is. A növényi tápláléknak a C:P aránya még rosszabb, 1000:1 értéket mutat. (Állati szervezetek biomasszafüggő C:P arányait mutatja a 24.TA12/2. ábra.)

1.3.5 A források osztályozása

Az élőlények sokféle forrást (F) használnak és ezek csoportosítása többféle módon lehetséges. Lehetnek időben folyamatosan elérhető, vagy csak szezonálisan jelen lévő (és azon belül is pulzáló), térben aggregált elrendezésűek és folytonosak, szárazföldiek, víziek és légköriek stb. Az alábbi csoportosítás két forrás, F_1 és F_2 együttes hasznosíthatóságának lehetőségét vizsgálja (Tilman 1988 nyomán, 1/13. ábra). Hasznosíthatóságon itt a két forrás (F_1 és F_2) együttes elérési szintje melletti populációnövekedési rátát értjük (egyedi szinten a rátermettséget vagy annak valamelyik komponensét), ennek nagyságát E -vel jelöljük. E mértéke az origótól távolodva növekedik. F_1 és F_2 különböző kombinációival elérhető azonos értékű hasznosításokat szintvonalak (izoklinák) jelölik. Számtalan szintvonal lehetséges. A forráshasznosításnak két adott forrás viszonyában létrejött típusait a növekedési ráta alapján különböző csoportokba sorolhatjuk.



- (1) **Esszenciális** egymás viszonylatában a két forrás, ha egyik a másikkal (illetve másik az egyikkel) nem helyettesíthető. Ilyenek például a mikro- és makroelemek az állatok és a növények számára (1/13a. ábra).
- (2) Az egymással **helyettesíthető** források több alcsoportba sorolhatók:
 - Az egymással **teljesen helyettesíthető** azok a források, melyeket az élőlények az elérhetőség függvényében használnak. A két forrás közötti kapcsolatot

lineáris szintvonalak írják le. Például egy kismélységi ragadozó számára a rágcsálók és a talajon fészkelő énekesmadarak fiókái helyettesíthetik egymást. A 1/13b. ábrán figyeljük meg, hogy nem azonos mennyiségek helyettesítik egymást (az egyenes meredeksége nem -1).

- **Kiegészítő** a két forrás, amennyiben együttes fogyasztásuk esetén kevesebb szükséges belőlük, mint külön-külön történő fogyasztásukkor. Például bizonyos babfajták rizszel való együttes fogyasztása az embernél akár 40%-kal is növelheti a hasznosítható fehérje mennyiségét. A bab lizínben, a rizs kén-tartalmú aminosavakban gazdag (1/13c. ábra).
- **Antagonista** két forrás, ha együttes fogyasztásuk esetén feldolgozásukhoz több energiára van szükség, mint ha külön-külön fogyasztanák ezeket (1/13d. ábra). Ekkor ugyanazon hasznosítási szint fenntartásához többet kell fogyasztani belőlük. A szintvonalak konkávok. Például a növényevő állatok esetében elkerülhetetlen a növény természetes anyagcseréje során keletkező másodlagos metabolitok elfogyasztása. Az ún. „nem-fehérjealkotó aminosavak”, mint a djenkol és pipekol, külön-külön nem csökkentik a magfogyasztó rovar növekedési sebességét. Amennyiben azonban mindkettő jelen van, akkor a rovarnak több maganyagot kell elfogyasztania, hogy a növekedését azonos szinten tartsa (Janzen és mtsai 1977).
- Egymást **gátló** forrásokról akkor beszélünk, ha esszenciális források magas koncentrációja létfontosságú folyamatokat akadályoz. A fény, CO_2 , víz stb. a növények számára esszenciális források, azonban bizonyos intenzitás vagy mennyiség felett gátolják a fotoszintézist (1/13e. ábra). A magas intenzitású fény fotooxidatív sérüléseket okoz a sejtekben és a védekezési mechanizmusban (Long és mtsai 1994). Sok növényfaj a levél helyzetének módosításával (pl. *Eucalyptus*-fajok), vagy színanyagok felhalmozásával csökkentti a fotoinhibitor hatást.

1.4 SZENNYEZÉSEK

Valamennyi, az emberi tevékenységből származó szilárd, folyékony és légnemű, a környezetbe kerülő és ott hosszabb ideig fennmaradó anyagot szennyezésnek kell tekintenünk. Nem szabad azonban figyelmen kívül hagyni, hogy valamennyi szennyeztípus a különböző élőlények toleranciája szempontjából is vizsgálható, mert egy részük közömbös lehet és csak az emberi esztétikai érzéket zavarja. Sajnálatosan, minden ellentétes erőfeszítés ellenére folyamatosan növekedik a szennyezések mértéke és ebből következően jelentősége. Elsődleges oka a jelenlegi túlnépesedés, ami az ember által termelt környezetre veszélyes anyagok mennyiségi növekedését és a rendkívül egyenetlen eloszlását eredményezi. A Föld lakossága egyre

növekvő mértékben a tengerpartokon él, így az óceánok szennyezettsége folyamatosan emelkedik. Az óceánokba jutó oldott vagy szemcsés (partikulált) szerves anyag (POM) nagyobbik része jelenleg még lebontásra kerül, azonban egyre növekvő környezeti terhelést jelentenek (pl. a műanyag palackok). Nagyon súlyosak viszont a talajfelszíni, vízi és mélyrétegű talajvízi szennyezések, melyek számos helyen az ivóvízbázist veszélyeztetik. A füstgázok, hőszennyezés, ózonréteg védő jellegének csökkenése, a szén-dioxid és metán koncentrációjának növekedése (üvegházhatású gázok), a nehézfémionok felhalmozódása pedig rendkívül fontos jelenségek és folyamatok az élővilág egésze szempontjából. Évente több ezer tonna ritkaföldfémeket használnak fel az elektronikai iparban, amely mára a világ egyik vezető iparága lett. A legtöbb esetben erősen toxikus elemek jelentős része visszakerül szennyezés formájában a környezetbe. A mezőgazdasági eredetű szennyezés elsődleges forrásai a

műtrágyák és növényvédelemben felhasznált kemikáliák. Az előbbiek gyakran felelősek állóvizek, vagy akár beltengerek (P-túlterhelésből származó) eutrofizációjáért.

Az atmoszferikus szennyeződés fő okozói a kéndioxid, hidrogénfluorid, ózon, nitrogén-oxidok, amelyek jelentős hatást gyakorolnak a vegetációra és a közösség szerkezetére. A közvetlen hatás a növényi részek károsodásában (fitotoxikus hatás) jelentkezik, például az SO_2 levélsárgulással járó (klorotikus) foltokat okoz növényeken a klorofilltartalom csökkenése következtében (Lee és mtsai 2017). A közvetett hatás a növényi biokémiai folyamatok megváltozását jelenti, amely kihat a növényt fogyasztó szervezetekre is (25.6). A biológiai szennyezés speciális formájaként jelenik meg a genetikailag módosított szervezetek tudatos vagy véletlen terjesztése, amely beláthatatlan és eddig még alig vizsgált evolúciós következményekkel jár a termelők és a fogyasztók szintjén is.

1.TA1 ALLOMETRIA

Az ökológiában és határterületein számos hatványfüggvény szerinti, azaz „allometrikus” közelítő összefüggés ismertes egyes demográfiai paraméterek és a testtömeg között. Allometrikus összefüggés érvényes például a folytonos populációnövekedési rátának (Fenchel törvény), az egyedek denzitásának (Damuth törvény), a generációs idő hosszának (Bonner törvény) a vonatkozásában. Mindezen összefüggések hátterébe a következő differenciálegyenlettel megfogalmazható **modell** állítható.

Legyen egy faj vagy más kategória valamely mennyiségi ismérvpárja x és y . Tekintsünk egy másik fajt az $x+\Delta x$ és $y+\Delta y$ ismérvpárral. A háttérben álló szabályt, illetve követelményt akként fogalmazhatjuk meg, hogy adott y ismérvérték mellett az Δy növekmény akkora legyen, hogy a $\Delta y/y$ **relatív változás** a $\Delta x/x$ relatív változásnak valamilyen állandószorososa, vagyis megfelelő a konstans érték mellett fennálljon:

$$\frac{\Delta y}{y} = a \frac{\Delta x}{x}. \text{ Ekkor, } \Delta x \rightarrow 0 \text{ mellett írható az infinitezimális}$$

$$\frac{dy}{y} = a \frac{dx}{x}, \text{ illetve } \frac{dy}{dx} = a \frac{dx}{x} \quad (1)$$

(ld. matematikai kalkulus). Ismeretes, hogy lényegében egyedül az $y(x)=x^a$ hatványfüggvény elégíti ki az utóbbi **differenciálegyenletet**. [Azt deriválással könnyen ellenőrizhetjük, hogy utóbbi $y(x)$ függvény valóban megoldása (1)-nek.] Az előbbi követelménynek megfelelően, ha például növekedőleg rendezett $x_1, x_2, \dots, x_p, \dots$ és $y_1, y_2, \dots, y_p, \dots$ adatokból álló $(x_1, y_1), (x_2, y_2), \dots, (x_p, y_p), \dots$ adatpárok esetében valamely adott a

értékre közelítésként fennáll, hogy, $\frac{y_i - y_{i-1}}{y_i} \approx a \frac{x_i - x_{i-1}}{x_i}$ a k o r

reálisan felvethető, hogy érvényes az $y(x)=x^a$ allometrikus összefüggés.

Az allometriáról sokrétű áttekintést ad Brown és West (2000) könyve, Burgess és mtsai (2017) közleménye pedig a moduláris szervezetek allometriáját vizsgálja.

1.TA2 NYUGALMI ÁLLAPOTOK

Az abiotikus faktorok és a források közrejátszanak a nyugalmi állapotok létrejöttében. A nyugalmi állapotok megjelölésére a **dormancia** kifejezést használjuk. Az élőlény ilyenkor **inaktív**an tölt el egy bizonyos, esetenként igen hosszú időtartamot, mert a kedvezőtlen körülmények miatt túlélése és szaporodása veszélyeztetve van, az átmeneti visszahúzóds tehát növelheti a rátermettséget. A nyugalmi állapot oka lehet kedvezőtlen környezeti hatás, például szárazság, táplálék hiánya, tartósan alacsony vagy magas hőmérséklet stb., vagy genetikai meghatározottság. Ugyanakkor, amint azt a 3. fejezetben, az egyházi növények  magbank képzésekor

láthatjuk, a nyugalmi állapot nemcsak kedvezőtlen időszakok túlélését teszi lehetővé, hanem **kockázat szétosztó viselkedésként növelheti az egyed rátermettségét, a populáció méretének stabilitását** (5. fejezet). A dormanciában töltött időtartam hossza igen változó. Az egyéves növények magjai átlagosan 1-5 évre kerülnek dormanciába (tranzien/permanens magbank), de ennél hosszabb időt is eltölthetnek a talajban, például az ürömevelű parlagfű, *Ambrosia elatior* [jelenleg *artemisiifolia*] magjai 25 éves magbanki „pihenés” után is csíráképesek maradnak. Az élő fajok magjai nem, vagy csak rövid időre kerülnek nyugalmi állapotba. Hosszú (kényszer)

1/13. kép. Ürömevelű parlagfű (*Ambrosia artemisiifolia*, Asteraceae)
© Qwert1234

nyugalmi állapotok azonban alacsonyabbrendű állatcsoportoknál is előfordulnak. Egy észak-amerikai evezőlábú rák (*Onychodiptomus sanguineus*) nauplius lárváit 300 éves tavi üledékből nevelték ki (Hairston és mtsai 1995).

A dormancia lehet **megjósolható** (prediktív) és **következmény** (konzekvenciális) típusú. Az első a kedvezőtlen körülmények beköszöntése előtt jelentkezik, és szezonális környezetre jellemző. Az állatoknál **diapauza**, a növényeknél **primer dormancia** a neve. A második viszont a kedvezőtlen körülmények következménye, amikor tehát azok már jelen vannak. Egyik formája az állatoknál megfigyelhető **esztiváció** (nyári „álmom”, a száraz és forró időszakra kiterjedő alacsony aktivitású életszakasz).

1.TA2.1 Prediktív típusú nyugalmi állapotok

A rovarfajokon végzett diapauzavizsgálatok a legismertebbek. Hazánkban több rovarfajon Sáringer Gyula (1964) végzett ilyen kutatásokat.



1/14. kép. Borsósziszik (*Bruchus pisorum*, Chrysomelidae)
© entomart.de/INS-2867.html

- Az **obligát** változata genetikailag rögzült, ami azt jelenti, hogy kedvező viszonyok esetén is bekövetkezik. A borsósziszik (*Bruchus pisorum*) és sok más vadon élő zsiszikkfaj (valójában a tápnövény fenológiai sajátosságaihoz adaptálódva), nyár közepére-végére imágóvá fejlődik, tápnövényét elhagyja, és olyan helyre vonul, ahol a következő tavaszig tölti az időt. Hiába állna rendelkezésre (vagy kínálnánk fel) tápnövényt, az állat nem

reagálna rá. A diapauza megszűnése után a reprodukтив érést a tápnövény pollenjével való táplálkozás indítja el.

- A **fakultatív** diapauza mélysége és jellege alapján hasonló az előbbihez, de lényeges különbség, hogy a nappalok hosszának csökkenése (fotoperiódusos

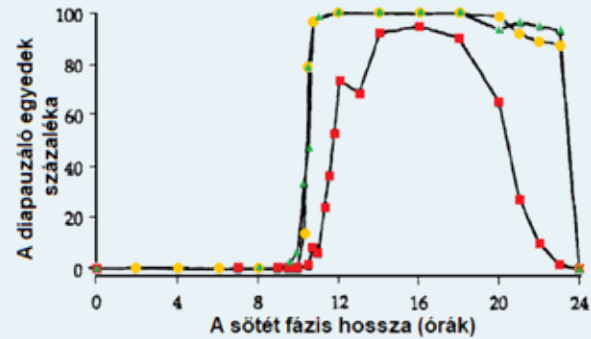


1/15. kép. Közönséges takácsatka (*Tetranychus urticae*, Tetranychidae)
© J. Holopainen

reakció) szolgál indukcióként és készíti fel az állatot. A közönséges takácsatka (*Tetranychus urticae*) egyedei, a hőmérséklettől függetlenül, 12 órás megvilágítás mellett, 80-100%-ban diapauzába kerülnek (1.TA2/1. ábra) (Kroon és mtsai 1997). Sok rovar esetében a lerakott tojás, másoknál a lárvá vagy a kifejlett egyed érzékeny a



1/16. kép. Káposzta bagolylepke (*Mamestra brassicae*, Noctuidae)
Fotó: Csóka György



1.TA2/1. ábra. Diapauza indukálása a fotoperiódus sötét szakaszának növelésével 16 (sárga pontok), 19 (zöld háromszögek) és 22 (piros négyzetek) °C hőmérsékleten a közönséges takácsatka (*Tetranychus urticae*) esetében. Látható, hogy kb. 12/12 óra fény/sötét periódus mellett, lényegében a hőmérséklettől függetlenül, majdnem a teljes populáció nyugalmi állapotba kerül [Kroon és mtsai (1997) nyomán módosítva].

nappal hosszának változására. A káposzta bagolylepke (*Mamestra brassicae*) például folyamatosan nevelhető hosszú nappalon (18 óra világos és 4 óra sötét), de ha a megvilágítás rövidül, akkor a populáció egyre nagyobb százaléka tölt nyugalomban (báb alakban) egy bizonyos időt. A diapauza feloldásához hideg időszak szükséges. Amennyiben a báboknak nincs részük 1-2 hónapig tartó alacsony hőmérsékletben, akkor nem fejlődnek tovább, hanem lassan kiszáradva elpusztulnak.

- Ismeretesek olyan fajok is, amelyek diapauzájában a fakultatív jelleg és a genetikai meghatározottság együtt jelenik meg. Ilyen például a burgonyabogár, amelynél a nyugalmi állapot genetikailag meghatározott, viszont indukciója a fiatal bogarakban következik be a nappal hosszúságának változására.



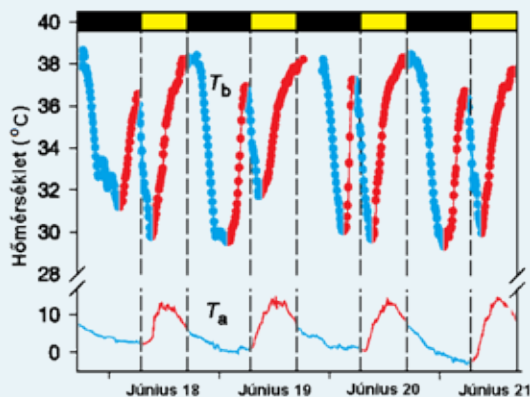
1/17. kép. Burgonyabogár (*Leptinotarsa decemlineata*, Chrysomelidae)
Fotó: Deli Tamás

1.TA2.2 Következmény típusú nyugalmi állapotok

Az **esztiváció** azonnali reakciót jelent az élet során valamilyen kedvezőtlen hatásra (magas hőmérséklet, táplálék hiánya stb.), de meg is szűnik a hatás végeztével. Ilyen például a fonálférgék betokozódása a nyári szárazság beköszöntésekor és újra aktiválódása az esők megjelenésével. Az emlősök (sok rágcsálófaj, medvéfélék egy része, mérsékelt égövi denevérfajok stb.) **hibernációja** esetén, egy fiziológiai felkészítő szakaszt követően, a testhőmérséklet tartósan alacsony értéken állapodik meg. A napi ritmusban jelentkező kedvezőtlen időszakok (hideg éjszakák) átvészelésére különböző adaptációk jelentek meg. Sok kistestű (80 g-nál kisebb testtömegű) és néhány nagyobb (500 g-nál



1/18. kép. Bagolyfecske (*Podargus strigoides*, Podargidae)
© P. Garlick



1.TA2/2. ábra. A közönséges bagolyfecske (*Podargus strigoides*) testhőmérsékletének napi változása. A fekete szakaszok az éjszakai, a sárgák a nappali időszakot jelölik. T_a levegő-, T_b testhőmérséklet (°C) [Körtner és mtsai. (2000) nyomán módosítva].

nagyobb madárfajnál naponta ismétlődik a **hidegmerevség** (torpor). Ebben az állapotban a testhőmérséklet, szabályozott módon, jelentősen lecsökken az energia megőrzése érdekében. Például az Ausztráliában élő bagolyfecske (*Podargus strigoides*) kb. 10 °C fokos napi testhőmérséklet-ingadozást és ezzel összefüggő aktivitásváltozást mutat (1.TA2/2. ábra). A legmelegebb nappali órákban a bagolyfecskek napozóhelyekre telepednek (Körtner és mtsai 2000).

1.TA3 ÖKOLÓGIAI SZTÖCHIOMETRIA

Az ökoszisztémák anyag- és energiaforgalmát, így a szerves anyag lebontásába belépő és kilépő anyagok egyenlegeit egy külön tudományterület vizsgálja, melyet **ökológiai sztöchiometriának** neveznek. Elser és Urabe (1999) így határozza meg a tudományterületet: **azon kényszerek és következmények vizsgálata, melyek kialakítják az ökológiai kölcsönhatásokban szerepet játszó elemek tömeg-egyenlegeit.** A szakterület olyan kérdések megválaszolásához is hozzájárul mint, például a szervezetek és táplálékuk elemi összetétele miként befolyásolja a produkciót, tápanyag ciklizálást és táplálkozáshálózati dinamikát. Többek között a von Liebig által leírt **limitációs elvvel** (lásd alább) is szoros kapcsolatban van, egyben új alapokra is helyezi azt. Vegyük észre a források csoportosításával való összefüggését is.

A limitációs elv a 14., 24. és 25. fejezetekben jelentős hangsúlyt kap. Mint látni fogjuk, az elhalt növényi szerves anyagot bontó, valamint a vízi környezetben élő szervezetek gyakran korlátozottak növekedésükben vagy szaporodásukban egyes esszenciális elemek hiánya következtében. Az limitációs elv eredeti formájában azt mondja ki, hogy **a növényegyed a tápanyagok bősége ellenére is csak a legkisebb mennyiségben jelen lévő esszenciális elem jelenlétének arányában képes felhasználni a többi tápanyagot** (von Liebig minimum törvénye). A limitáció mai megközelítése az előbbi definíciót kissé leegyszerűsítőnek, sőt divatját múltnak tartja több szempontból is (Hessen és mtsai 2004, Hessen és Anderson 2008). Az ökológiai sztöchiometria változatlanul elemek (főleg a C, N

és P) arányait veszi figyelembe fogyasztó és fogyasztott viszonyában és meghatározza az igényekhez képest mutatózó legkisebb mennyiséget, melyet **elemküszöb arálynak** nevezünk, amelynél a limitáltság következtében egy másik elemre vált át. Azonban azt állítja, hogy a szervezetek **a limitáló anyagokat nagy hatékonysággal veszik fel, és egyidejűleg a felesleges mennyiségben találhatóakat kiürítik, eltávolítják.** Von Liebig minimum törvénye szigorúan értelmezve csak az egyed növekedésére vonatkozik. Például az élesztő kultúra növekedését az oxigén és glükóz ellátási aránya limitálhatja. A sztöchiometriai elvek alkalmazása táplálkozási hálózatokra és közösségekre szintén gyakori, viszont értelmezését módosítani kell. A könyvben számtalan helyen fogunk találkozni olyan részekkel, ahol valamilyen limitáltságról van szó, például N-limitáció a teresztris, P-limitáció az akvatikus rendszerekben, N-limitáció a dekomponáló szervezetek tevékenysége során stb. A limitációk tényét olyan kísérletek eredményei alapján ismerjük, amelyek azt bizonyították, hogy például az N mennyiségének emelése a C beépülésének mértékét (a biomasszát) növeli. A von Liebig-féle minimum törvény érvényessége változatlan, de **a limitáltsági állapot úgy is megközelíthető, hogy a felesleges anyagmennyiségektől való megszabadulást és azok kiürítését hangsúlyozzuk.** Például a **P-limitáltság felesleges C-t jelent.** A C-től való megszabadulás persze sokféle módon történhet, például úgy is, hogy a felesleget tüskék, tövis, ragadós felületek, magas C-tartalmú vegyületek (pl. terpenoid) stb. lesznek, melyek éppenséggel a rátermettséget növelhetik. A dekomponáló szervezetek esetében (14. fejezet) a limitáltság Hessenék szerint ún. **töréspontok** közbeiktatásával működik. A lebontó szervezetek kezdetben C-ben gazdag, N-ben és P-ben szegény szerves anyagon aktívak, azaz az utóbbiak limitálnak. Amint a szubsztrátum bontása halad, a feleslegesen felvett C-t kibocsátják (a környezetben marad) és az addig limitáló anyagok kerülnek felvételre, amíg ismét nem a C válik limitálóvá. Ezt tekintjük töréspontnak, mert ekkor ismét a C-t veszi fel és az N és P marad a környezetben. A kritikus töréspontok sztöchiometriailag jól definiálhatók, a populáció növekedése lépcsőzetesen változik, melyek a C vagy az N és P felvételét jelentik. Más élőlények, például a levéltetvek – a fentieknek megfelelően – hatalmas mennyiségű széntől szabadulnak meg az ürülékükben (mézharmat) található triszacharidokkal, amit további szervezetek (pl. hangyák) hasznosítanak.

A sztöchiometriai analízisek a táplálkozási módok között jelentős különbségekre hívják fel a figyelmet. Az autotrof szervezetek nagy rugalmasságot mutatnak a C és az egyéb elemek (N és P) arányát tekintve. Ezzel szemben a heterotrofok viszonylag szigorú határok között tartják ezeket az arányokat. Amikor egy növény növekedési sebessége változik, akkor az N:C és N:P arányok is változhatnak, míg az állatoknál ilyen arányváltozásokat nem tapasztalunk. Az arányokban való „mozgás” nagyobb mértékét a növények esetében gyakran jelentkező anyagfelhalmozódás is jelzi (pl. C-alapú vegyületek, terpének vagy fenolok képzése). Az állatoknál a C-tárolásnak a zsírszövetképzés felel meg, ami hőszigetelésre vezethet, vagy az éhezés tolerálását teszi lehetővé.

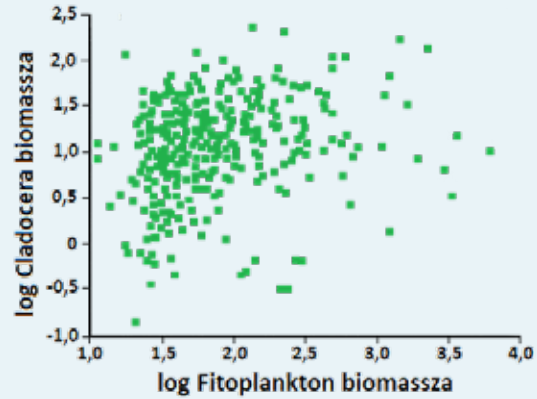
A második trofikus szinten található fogyasztó szervezetek (19. fejezet) táplálkozása tehát olyan – sztöchiometriai szempontból variábilis – autotrofikhoz kötött, amelyek növekedésükre nézve kényszerfeltételeket jelentenek a táplálék kiegyensúlyozatlan elemösszetétele következtében. Éppen ez lehet az alapja annak, hogy az auto- és heterotrof szervezetek biomasszája között általában tapasztalható pozitív korreláció (24/29. ábra) nem mindig jelentkezik (1.TA3/1. ábra). Például kísérleti bizonyítékok mutatják két ágascsapú rák (*Daphnia magna* és *D. cucullata*) és egy növényevő rovar, a dohányzsender (*Manduca sexta*) esetében a P-limitáltság hatását a növekedésben. A kiegyensúlyozatlan táplálék miatt kevesebb C jut el a közösség felsőbb táplálkozási szintjeire.



1/19. kép. Amerikai dohányzsender (*Manduca sexta*, Sphingidae) hernyója
© Daniel Schwen

Mint már korábban említettük a szárazföldi ökoszisztémákban a növények C:N aránya 100:1, a C:P aránya pedig 1000:1 körüli, ezzel szemben a vízi rendszerekben a fitoplankton egy korábban meglepően konstansnak tartott együttes C:N:P aránnyal jellemezhető, melyet **Redfield-aránynak** nevezünk és értéke 106:16:1 (Redfield 1958). Az utóbbi időben azonban kimutatták, hogy az arány állandósága csak konstans C-beáramlás esetén biztosított, ami nem teljesül az óceánokban. Az empirikus vizsgálatok alapján megfigyelt Redfield-arány érvényességi köre ezért szűkebb.

A tápanyaglimitáció meghatározása nem csak elvi jelentőségű. Az eutrofizáció kialakulásának megismeréséhez fontos egy alkalmas **tápanyaglimitáció indikátor** meghatározása, amely megjósolja a biomassza növekedését tápanyag bevitel



1.TA3/1. ábra. Nincs statisztikus összefüggés a fitoplankton és a zooplankton fő elemét képező ágascsapú rákbiomasszája között száztíz norvégiai tóból vett 440 minta alapján [Hessen és mtsai (2004) nyomán módosítva].

esetén. Ptacnik és mtsai (2010) például a Balti-tenger eutrofizációjának vizsgálatokor az oldott szervesetlen nitrogén (NH_4^+ , NO_3^- és NO_2^- összege) és a teljes foszfor arányát találták megfelelőnek más mutatók (pl. a szilárd fázisban lévő N:P mennyiségi arány) helyett.

Érdeemes megemlíteni azt is, hogy a C-bőségnek vagy éppen -limitációnak **evolúciós** következményei is vannak. A C-ben rendkívül gazdag források szimbiontákkal való együttélést eredményeztek, melyek a C egy részét felhasználják, de a nagyobb rész ekkor is a lebontási útvonalra kerül. A növényevők szénben még igen gazdag ürülékére pedig egy ürülékfogyasztó guild (21.4.1), a koprofágok specializálódtak. A táplálkozási láncok evolúciósan stabil szerkezete és így a hálózat stabilitása is a minél rövidebb lánchosszokon alapul, mert a hatékonyság ekkor a legnagyobb és a biológiai/biokémiai kényszerfeltételeknek legjobban megfelelő.

2

Niche

2.1 Bevezetés.....	26
2.2 A niche mint n dimenziós vektortér.....	26
2.2.1 Az „üres niche” problémája.....	27
2.2.2 A tér és idő mint niche-tengelyek.....	28
2.3 A forráshasznosítási függvény.....	29
2.4 Koegzisztenciális viszonyok: niche-szélesség és niche-átfedés.....	30
2.5 Generalisták és specialisták.....	31
Támogató anyagok	
2.TA1 A niche-fogalom kialakulása.....	33
2.TA2 Niche-értelmezési problémák.....	34
2.TA3 A niche-szélesség és niche-átfedés mérése.....	34
2.TA4 Példa a niche-szélesség számítására a Shannon indexszel.....	35
2.TA5 Példa a niche-átfedés meghatározására Renkonen indexszel.....	35

2.1 BEVEZETÉS

A populációk nem elszigetelten, hanem közösségek tagjaként, kölcsönhatások tengerében léteznek. A kölcsönhatások leggyakrabban források megszerzésével és megosztásával kapcsolatosak. Ez a fejezet azokra a nehéz kérdésekre keres választ, hogy milyen élő és élettelen ökológiai feltételek hatására van jelen a közösségben vagy hiányzik onnan egy populáció, milyen potenciális és aktuális hatóerők (kényszerek) korlátozhatják jelentését? A **különböző faji minősítésű populációk együttélésének problémái** a szünbiológia alapkérdése, melyek értelmezésében a niche-fogalom jelentős szerepet játszik. Az együttélés azon formáira különösen jól alkalmazható, amelyekben források (pl. táplálék) felosztása történik verseny formájában. Forrásfelosztás több szerveződési szinten is zajlik: populáción belül és különböző faji minősítésű populációk között. Mindkét esetben az **egyedek** vetélkednek a forrásokért. Bár a tényleges kölcsönhatások mindig egyedek között történnek, a niche-elkülönülés mégis az egyik legjelentősebb **közösségszintű szervezőerő** lényegét kísérli megragadni. A „nicheológia” egyúttal körvonalazza az abiotikus faktoroknak azon intervallumát, amelyeken belül a populációk fennmaradhatnak.

2.2 A NICHE MINT n DIMENZIÓS VEKTORTÉR



2/1. kép. Joseph Grinnell (1877-1939)

A „niche” francia szó (ejtése: nis, jelentése fülke, bemélyedés, amelybe valami behelyezhető). R.H. Johnson használta átvitt értelemben elsőként az ökológiában 1910-ben, de fogalmi tisztázására Grinnell (1917), majd Elton (1927) vállalkozott (2.TA1).

A ma legszélesebb körben elfogadott ún. **hutchinsoni niche-konceptió** értelmében minden egyes populáció, illetve egyed a maga speciális niche-ével rendelkezik. Mivel a hatótényezők száma

elméletileg nagyon nagy lehet, ezért Hutchinson a niche-t egy **n dimenziós vektortér részeként** értelmezte, melynek minden egyes dimenziója egy-egy hatótényezőnek (pontosabban a hatótényező specifikus megengedési tartományának) felel meg. Megjelenítése a hagyományos térszemléletben természetesen nem lehetséges, hanem csak megfelelő matematikai eszköztárral. Hutchinson, meglepő módon, 1944-ben megjelent hidrobiológiai témájú cik-



2/2. kép. Charles Sutherland Elton (1900-1991)
© Jaksic és Castro (2021), doi: 10.1007/978-3-030-56379-0

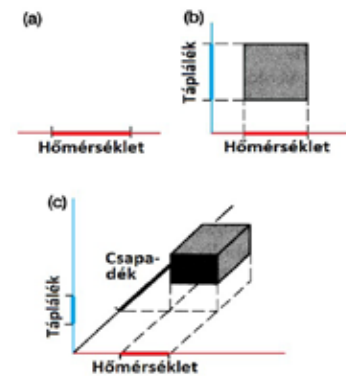


2/3. kép. George Evelyn Hutchinson (1903-1991)
© limnology.org

részletes kifejtése csak 1957-ben lát napvilágot. Hutchinsonra nagy benyomást tettek Gause (1934) eredményei, aki laboratóriumi körülmények között egysejtű-populációk versenyét vizsgálta és alapvető megállapításokat tett együttélésük lehetőségére vonatkozóan (12.3.1).

A hutchinsoni niche „felépítését” a 2/1. ábra szerint kell elképzelnünk. Vegyünk először egyetlen niche-tengelyt, például a hőmérsékletet. Ennek ábrázolására kijelölhetjük egy koordinátatengelyen azt a szakaszt, amelyet a szóban forgó élőlény alsó és felső hőmérsékleti tolerancia határai fognak közre. Egy másik tengelyen hasonló módon hozzárendelhetünk egy újabb hatótényezőt, például a csapadékot, majd ismét egy újabbat, például a táplálékot. Továbbiakkal is bővíthetjük a hatótényezők körét, bár háromdimenziósnál nagyobb niche-teret nem tudunk ábrázolni. Az összes tényezőt figyelembe véve egy absztrakt (elvont értelemben vett) niche-tér, konkrétan sokdimenziós térfogat nyerhető. A gyakorlatban viszonylag kevés niche-dimenziót tudunk vizsgálni, például tápláléktípust, táplálékméretet, abiotikus faktorokat (pH, ionkoncentráció stb.).

Hutchinson számára a niche tehát a **biotikus és abiotikus tényezők olyan értéktartományainak kombinációját** jelenti, melyeket az adott szervezet toleranciahatárai jelölnek ki (Arthur 1987). Az élőlénynek az elméletileg létező összes hatótényezőjével kijelölt toleranciataromány a teljes, vagyis **korlátozó tényezők nélkül megvalósuló ún. fundamentális niche-t** jelenti (ezt az elnevezést MacArthur



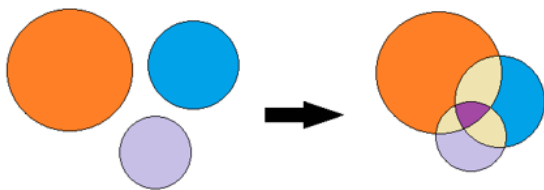
2/1. ábra. Egy populáció hasznosítási tartományainak megjelenítése egy (a), kettő (b) és három (c) niche-dimenzió esetén [Begon és mtsai (1990) nyomán módosítva].

kének lábjegyzetében közli azt a niche definíciót, amelyet változtatásokkal ugyan, de ma is használunk (maga a cikk nem is ezzel foglalkozik). „A niche úgy definiálható, mint a környezeti faktorok összessége, melyek a szervezetre hatással vannak; a niche így egy n -dimenziós hipertér részét jelenti, amely hasonló a statisztikai mechanika fázisteréhez.” A niche-elmélet



2/4. kép. Georgiy Frantsevich Gause (1910-1986) orosz-szovjet biológus

javasolta), amely a természetben nehezen értelmezhető. Ezek a tényezők a valóságban nem mérhetőek meg, ezért a fundamentális niche-t nem tudjuk kvantifikálni, mérhető módon bemutatni. Helyette a gyakorlatban egy populáció az ún. **realizált niche**-sel rendelkezik, amely a fundamentálisnak



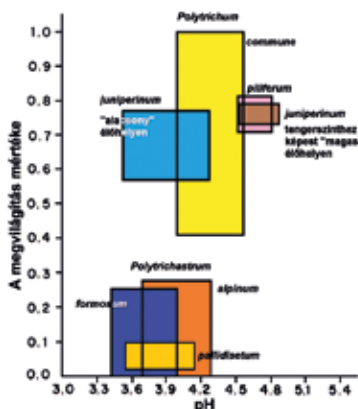
2/2. ábra. Három populáció kétdimenziós niche-e Venn-halmazzal ábrázolva. Bal oldalon az elkülönült virtuális, jobb oldalon a realizált niche-ek láthatók.



2/5. kép. Szőrmoha (*Polytrichum commune*, Polytrichaceae) © Fabelfroh

szükségszerűen fed át, míg más tengelyeken (pl. hőmérséklet) teljesen átfedhet. A 2/2. ábrán a körök önmagukban és elkülönülten olyan populációk niche-eit jelképezik, amelyek nincsenek kölcsönhatásban. Kölcsönhatások kialakulásakor a realizált niche-k részleges átfedésbe kerülhetnek más populációk niche-eivel.

Konkrét példára térve, a savanyú talajt kedvelő 4 *Polytrichum* és 3 *Polytrichastrum* szőrmohafaj (Polytrichaceae) két niche-dimenzió (talaj pH értéke és fényintenzitás) szerinti átfedését, illetve elkülönülését a 2/3. ábrán láthatjuk. A négyszögek (kétdimenziós intervallumok) azokat a realizált niche-eket jelölik, amelyek mentén a populációk egymás mellett léteznek a két dimenzióban. Jelentős átfedéseket is látunk, például a *Polytrichastrum pallidisetum* és a másik két faj együttes előfordulásában. A pH és a fényintenzitás intervallumai, melyeken belül a mohafajok létezhetnek, jelölik ki a kétdimenziós niche-t. Természetesen számtalan egyéb tényező is befolyásolja a jelenlétüket vagy

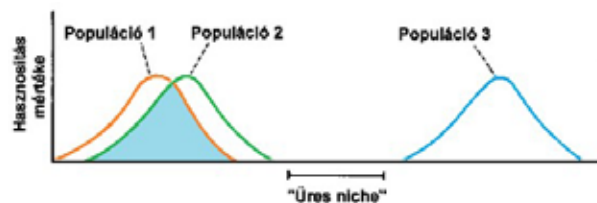


2/3. ábra. A savanyú talajt kedvelő négy *Polytrichum* és három *Polytrichastrum* mohafaj (Polytrichaceae) két dimenzió (talaj pH és megvilágítás) szerinti niche-átfedése [Hutchinson (1965) nyomán módosítva].

hiányukat egy adott környezetben, ezeket azonban külön-külön meg kell határozni. Így érthető, hogy a pH–fényintenzitás kétdimenziós fázissík mellett a **limitáló** és **limitált** faktorok egy egész sorozatát azonosíthatnánk, melyek együtt a sokdimenziós **niche-reprezentációig** haladnak (2.TA2).

2.2.1 Az „üres niche” problémája

Előre bocsátjuk, hogy az üres niche kifejezés a mi felfogásunk szerint a niche-sel kapcsolatos **téveszmék** egyik típusa (több változata ismert az angol szakirodalomban: unfilled niche, empty niche, vacant niche, magyarul: üres niche). A fogalom a „kihasználatlan forrástengely szakaszok” értelmezéséhez kapcsolódik és a niche-konceptió félreértésén alapul. Már Grinnell több írásában megjelenik a kérdés, hogy a fajok milyen mértékben töltik be a teret, maradnak-e üres „helyek”? A modern niche-fogalom atyja, Hutchinson, is három alkalommal használja ezt a kifejezést egy híres cikkében (Hutchinson 1959) és az ma is tovább él! Az üres niche problémáját néhány, egyébként kiváló tudós (Lawton 1984, Price 1975, 1984) annak ellenére tárgyalta, hogy egy neves populációgenetikus már korábban (Lewontin



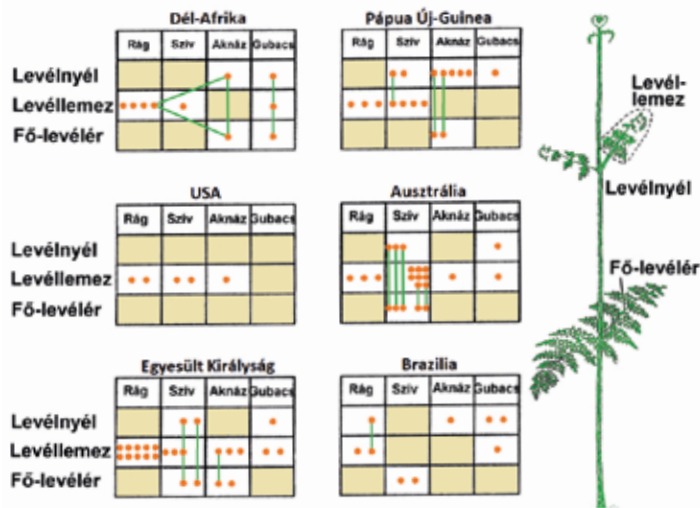
2/4. ábra. Egy folytonos forrásváltozó olyan szakaszán, ahol nem található azt a forrásszakaszt hasznosító populáció, egyes kutatók szerint „üres niche” keletkezik [Arthur (1987) nyomán módosítva].

1983) világosan leszögezte, hogy a niche nem létezik azon szervezet nélkül, amelyről szó van és ugyanezen a véleményen volt Juhász-Nagy (1986) is. Az üres niche feltételezést az arról értekező szerzők arra alapozták, hogy ilyen esetben a forráshasznosítási függvény (2.3) forrástengelyének valamely részét nem foglalja el egyetlen populáció sem. Tehát nem azt jelenti, hogy a forrás maga nincs ott, hanem csak azt, hogy éppen nem került hasznosításra (2/4. ábra).

Lawton több munkájában a kozmopolita saspáfrányt (*Pteridium aquilinum*) fogyasztó fitofág rovarok fajszerkezetének vizsgálata során vélte ezt az állítást megalapozottnak. Azt találta, hogy a Föld különböző régióiban előforduló növény ugyanazon részeit (pl. levélnyel, levéllemez) más-más rovarfajok fogyasztották, illetve egyes földrajzi helyeken egyáltalán nem fogyasztották, vagyis a növény valamely



2/6. kép. Saspáfrány (*Pteridium aquilinum*, Polypodiaceae) © Rasbak



2/5. ábra. Az „üres niche” téves koncepciója tükröződik a kozmopolita saspáfrányt (*Pteridium aquilinum*) fogyasztó rovarok vizsgálatában, különböző földrajzi helyeken. Egy adott földrajzi régióban nem hasznosított, de más régióban hasznosított növényi testrészeket üres niche-eknek nevezték el (sötétített cellák az ábrán). A piros pontok herbivor rovarfajokat jelölnek [Lawton és mtsai (1993) nyomán módosítva].

része kihasználatlan forrásnak bizonyult (2/5. ábra). Ennek közelebbi okait, valamint további részleteket később tárgyaljuk (23.TA1), de itt is megemlítjük Lawton és mtsai (1993) megjegyzését, mely szerint a növényevő rovarok megtelepedési (kolonizációs) folyamata a saspáfrányon nagyrészt véletlenszerű folyamat lehetett, amely mögött az interspecifikus verseny niche-elkülönítő (szegregáló) hatása nem érvényesült. Emiatt kihasználatlan forrászakaszok maradhattak. Price (1983) képszerűbben fogalmazva állítja ugyanezt, amikor azt írja, hogy az elméleti ökológusok által vizionált szoros **fajelrendezés** (species-packing, MacArthur 1972) a forrástengelyen, amely a fajok közelségét úgy képzei, mint a szardíniákat a dobozban, alapvetően téves, mert jelentős „ökológiai tér” (nem hasznosított forrászakasz) lehet közöttük.

Az üres niche problémája különösen élesen vetődik fel az ún. behurcolt vagy **inváziós** fajok esetében. Egy ilyen faj sokszor olyan élőhelyre lép be, amely nagymértékben bolygatott, vagy ha nem is ilyen jellegű, akkor pedig egy helyi fajt szorít ki a verseny folyamatában, vagyis lényegében „újra rendez” a közösséget, tehát nem szabad helyet foglal el vagy nem is „várja” szabad hely. Ennek ellenére sok esetben az inváziós faj minden nehézség nélkül telepszik meg a közösségekben.

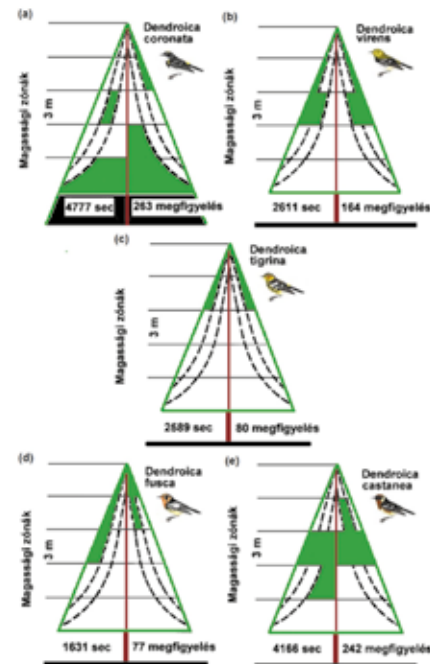
Az üres niche elutasítását az alábbi niche-értelmezés igazolja: **A niche-t a faj „hozza magával”, az attól el nem választható, nélküle nem létező, illetve a faj jelenlétében „keletkező” komplex attribútum** (Lewontin 1983). Juhász-Nagy felfogása szerint is az ökológiai niche a ható- és a tűrőképességi tényezők komplementer viszonyának eredménye (Juhász-Nagy 1970, 1986). Ha nincs élőlény, akkor nincs tűrőképességi tényező és így nincs hatótényező sem, vagyis ilyen esetben nemcsak üres niche-ről, de niche-ről is értelmetlen beszélni.

2.2.2 A tér és idő mint niche-tengelyek

Egy másik – ellentmondásosan kezelt – probléma az, hogy szerepelhet-e a **tér** és az **idő** niche-tengelyként? A rövid válasz az, hogy **nem**.

A **tér** és az **idő** egy vagy több **hatótényező elérhetőségének koordinátáit jelöli ki**. Niche-tengelyekként nem értelmezhetők, általában „mögöttes” forrás(ok) elérhetőségét jellemezhetjük velük. Sokszor tapasztalható, hogy a forrás használata időben vagy térben elkülönül, ilyenkor kimutatható, hogy az idő- és a térkoordináták **nem függetlenek** a forrás elérhetőségétől. Másrészt időben és térben **egyszerre számos forrás** elérhetősége (sokszor ellentétes irányban) változik, ami tovább erősíti a tér és az idő koordinátái, valamint a források közötti függőséget. Például az időbeli aktivitás szétválása mögött meghúzódhat a tápláléktípusok eltérő aktivitása, a predációs kockázat időbeni változása, vagy a különböző ektoparaziták eltérő napszakos aktivitása.

Valamennyi élő szervezet rendelkezik térigénnyel. A növények, de állatok esetében is gyakran találkozhatunk azzal a kifejezéssel, hogy a „térért versengenek”. A növények „térigénye” a tápanyagok elérhetőségével kapcsolatos. A szenci-nege territóriumtartása (4.TA1) a territóriumban található forrásokkal függ össze. A territórium nagysága arányos azzal a táplálékmennyiséggel, amely az utódok felneveléséhez szükséges. Ha a tér nem forrás tényező, akkor nem is niche-dimenzió, ezért



2/6. ábra. A *Dendroica* [jelenleg *Setophaga*] genusba tartozó öt madárfaj niche-szegregációja. MacArthur megfigyelései alapján (bal oldalon a kereséssel töltött idő, a jobb oldalon a megfigyelések száma) a madárfajok – bizonyos átfedésekkel – a lombkorona különböző részeiben (magasság és törzstől való távolság) keresték a táplálékukat (zöld színű felületek). MacArthur az elkülönülés okaként a limitált forrásokért folyó versenyt jelölte meg [Pianka (1988) nyomán módosítva].



2/7. kép. Narancstörkű lombjárom (Setophaga fusca, Parulidae) © Francesco Veronesi

a térbeli niche-szegregáció (ami szintén kedvenc kifejezése egyes kutatóknak) sem létezhet.

A MacArthur (1958) által vizsgált, a *Dendroica* [jelenleg *Setophaga*] genusba tartozó öt észak-amerikai lombjáromfaj fenyő-félék lombzatában, különböző magasságokban keresi a táplálékot (2/6. ábra). A fajok eloszlása a lombzatban a táplálék bizonyos mértékű felosztását tükrözi, amely

a táplálékkeresési helyek („a tér”) felosztásában is megjelenik. A magyarországi fakopáncsok is határozott „térbeli” szegregációt mutatnak annak tekintetében, hogy a lombhullató fák mely részeit használják leggyakrabban táplálékkeresés közben (Török 1990). A kis fakopáncs (*Dendrocopos minor* [jelenleg *Dryobates*]) főleg a lombkorona felső részében, a közép fakopáncs (*Dendrocopos medius* [jelenleg *Dendrocopetes*]) a felső és középső régiókban, míg a nagy fakopáncs (*Dendrocopos major*) inkább a törzsön és az alsó régiókban keresi táplálékát (2/7. ábra).



2/8. kép. Kis fakopáncs, hím (Dryobates minor, Picidae) © Zoltys

Bár az ágvastagság, amelyen az adott harkályfaj táplálékát keresi, összefügg a madár testtömegével, ezek a fajok sem függetlenek a táplálékforrás tekintetében, amit a részben eltérő táplálékösszetételük is tükröz. Mindkét vizsgálat esetében a leveleken, ágakon és a fatörzsek felszínén (a harkályoknál a fatestben is) élő ízeltlábúak előfordulása a térkoordinátáktól nem teljesen függetlenek. A lombjáromok és a harkályok



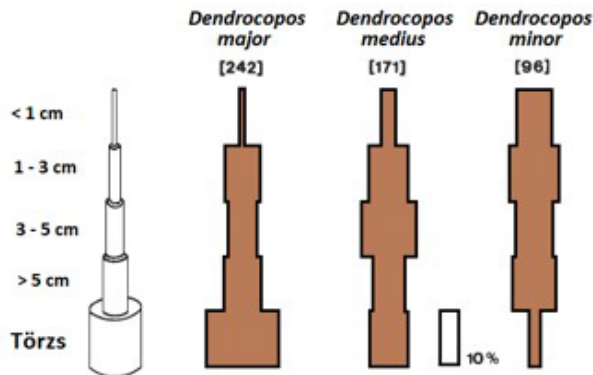
2/9. kép. Közép fakopáncs (Dendrocopetes medius, Picidae) © Török Miklós

térfelosztása valójában a táplálékkészlet felosztását jelentheti. Ezt a felosztást valószínűleg a táplálékért folyó verseny tartja fenn, bár ez nem bizonyított, mert a fajok elkülönülése megfigyeléseken alapul (nem kísérleteken) és a verseny okozta rátermettségcsökkenés sem ismert (12.6.1).

A fentiek általánosságban is felvetik a dimenziók közötti függetlenségi problémát. Az említett nappal és éjjel

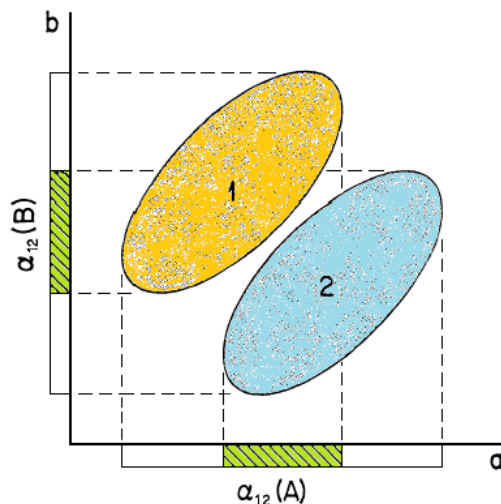


2/10. kép. Nagy fakopáncs, hím (Dendrocopos major, Picidae) © Török Miklós



2/7. ábra. Három fakopáncsfaj táplálékkeresési helyeinek százalékos eloszlása egy hazai tölgyerdőben a szaporodási időszak alatt. Bal oldalon a farészek vastagsága, középen keresési helyek százalékos eloszlása, felül a fajnevek alatt a mintaszám látható. Testhosszok: *Dendrocopos major* 23 cm, *D. medius* [jelenleg *Dendrocopetes*] 22 cm, *D. minor* [jelenleg *Dryobates*] 14 cm [Török J (1990) nyomán módosítva].

ugyanazt a forrást fogyasztó élőlények egyetlen niche-dimenziót (egy forrástényezőt) használnak és azt tekintve nem szegregálódnak az időbeli aktivitásuk eltérése ellenére sem. Ugyanakkor lehetséges, hogy más forrástényezők mentén elkülönülnek. Az is előfordulhat, hogy két fogyasztó nem áll versenyben annak ellenére, hogy a forráshasznosítási függvényeik egy dimenzióra vetítve átfednek (2/8. ábra).

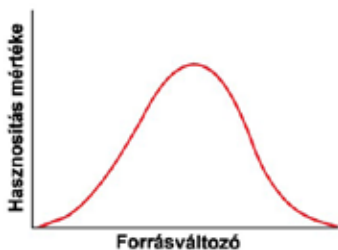


2/8. ábra. Példa két, nem versenyző fajra, amelyeknek a forráshasznosítási intervallumai részben átfednek, ha csak egy forrástengelyen (a és b) elfoglalt értéktartományt tekintünk. A két árnyékolt ellipszis (1 vagy 2) a két faj kétdimenziós hasznosítási tartományát mutatja. Az átfedési szakaszra (vonalkázott területek) vonatkozó kompetíciós együttthatók $\alpha_{12}(A)$ és $\alpha_{12}(B)$. További magyarázat a szövegben, a kompetíciós együttthatókra nézve pedig a 12. fejezetben [May (1975) nyomán módosítva].

2.3 A FORRÁSHASZNOSÍTÁSI FÜGGVÉNY

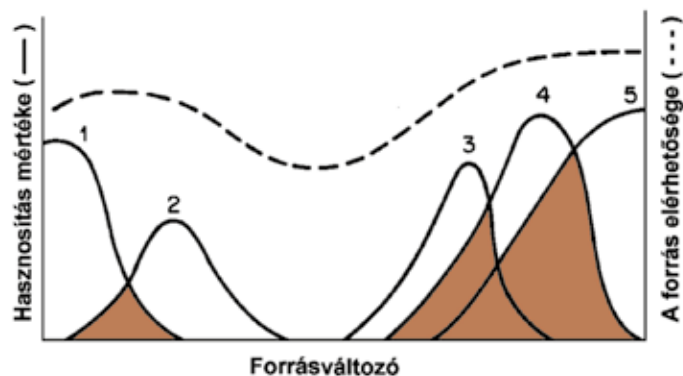
A hutchinsoni n dimenziós niche-sel összefüggésben vezette be a múlt század egyik neves ökológusa, Robert MacArthur (1972a), az ún. **forráshasznosítási függvényt** (RUF = Resource Utilisation

Function). A RUF nem más, mint a felhasználási intenzitás az adott forrásváltozó függvényében (ami pl. tömeggyarapodással, szaporodási ráta növekedésével vagy más \rightarrow rátermettségváltozóval becsülhető). Egy hipotetikus RUF-ot jelenít meg a 2/9. ábra, amely a vízszintes tengelyen egy forrásváltozót (pl. táplálék-méretet) ábrázol, a függőleges tengely pedig a felhasználás intenzitását mutatja. A hasznosítás mértéke az egyedek rátermettségével vagy populációk növekedési rátájával arányos.



2/9. ábra. MacArthur egydimenziós forráshasznosítási függvénye, a RUF, amely egyetlen forrástengelyen egy populáció (vagy egyed) általi hasznosítási eloszlását mutatja be [Arthur (1987) nyomán módosítva].

A RUF tárgyalásakor egyszerűsítésként csak **egyetlen** forrástényezőre koncentrálnunk, miáltal leegyszerűsödik a másképp nehezen kezelhető hutchinsoni megközelítés. Alap esetben csak egyetlen niche-tengely vizsgálatára kerül sor, ugyanakkor többféle forrás figyelembevételkor többdimenziós RUF is bevezethető (Arthur 1987). Megjegyzendő, hogy **míg az n dimenziós niche-fogalom a toleranciahatárookra összpontosít, addig a RUF arra, hogy mi történik e határok között.** Azaz nemcsak azt a szakaszt jelöli ki a forrástengelyen, ahol él és szaporodik az egyed (vagy a populáció), hanem a **forráshasznosítás határok közötti „eloszlására”** is utal. A RUF-ok alakja, ugyanazt a forrást hasznosító több egyed vagy populáció esetén más és más lehet (2/10. ábra). A RUF-ok az interspecifikus verseny kontextusában is használatos fogalmak, azonban a két versengő egyed vagy populáció RUF-jainak átfedése (2/10. ábra) nem azt jelenti,



2/10. ábra. Öt populáció (1-5) elméleti forráshasznosítási görbéje. A szaggatott vonal a forráselérhetőséget jelzi. A hasznosítási görbék alakja és magassága eltér, esetenként jelentősen átfedhetnek (árnyékolt részek) [Arthur (1987) nyomán módosítva].



2/11. kép. Robert Helmer MacArthur (1930-1972)

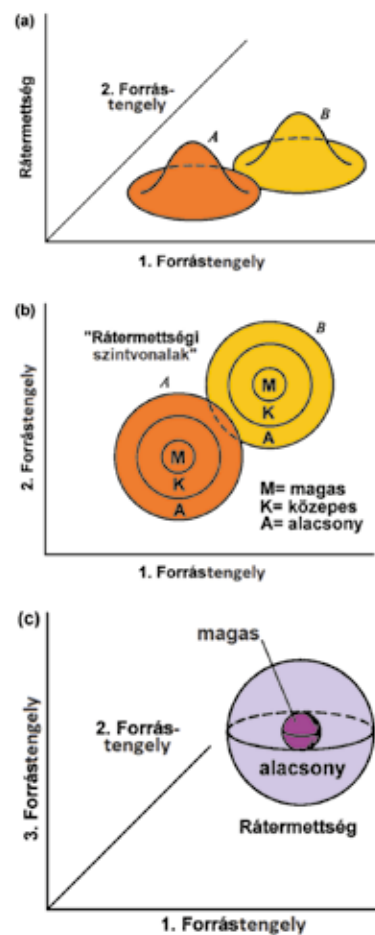
hogy a verseny feltétlenül fenn is áll (Cohen 1978). A Hutchinson-féle n dimenziós niche-fogalom, illetve annak értelmezését megkönnyítő RUF-jellegű leírás alapvetően **formális és funkcionális** megközelítés is egyszerre. Azért az, mert a RUF-ok az egyedek vagy populációk közötti viszonyt is tükrözhetik (2.4).

A legnagyobb számú niche-dimenzió három, ahol még érzékeltetni tudjuk a hasznosítási függvényt (2/11. ábra). Két forrástengely esetén harang alakú felületet, egyfajta kétváltozós sűrűségfüggvényt kapunk (2/11a. és b. ábrák), 3 forrástengely felvétele esetén gyakran gömb vagy ellipszoid felületének egy részére emlékeztető 3 dimenziós alakzat képzelhető el (2/11c. ábra). A 2/11a-c. ábrákon a hasznosítási értékeket Pianka (1988) a **rátermettségnek** felelteti meg. A 2/11c. ábrán belülről kifelé haladva egyre alacsonyabb rátermettségű héjakat különböztethetünk meg. A rátermettség kifelé haladva azért csökken,

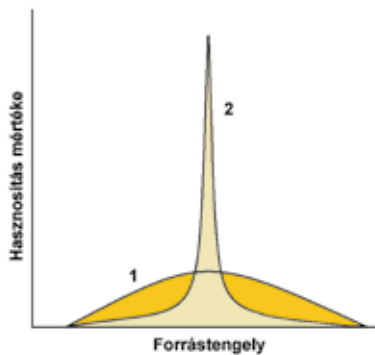
mert egyrészt a források középponttól távolabb eső tartományainak hasznosíthatósága kisebb, másrészt egyre nagyobb valószínűségű a hasonló igényű fajtárs vagy más fajú egyedekkel való versengés lehetősége. (További részletek a 12. fejezetben.)

2.4 KOEGZISZTENCIÁLIS VISZONYOK: NICHE-SZÉLESSÉG ÉS NICHE-ÁTFEDÉS

A populációk különböző készlethasznosítási görbékkel jelenhetnek meg egy forrástengelyen, átfedés nélkül, vagy átfedéssel, mely lehet részleges, ritkábban teljes. Az átfedések és a következményeik azonban igen eltérőek lehetnek a koegzisztenciális viszonyok tekintetében. Szélsőséges esetként mutatjuk

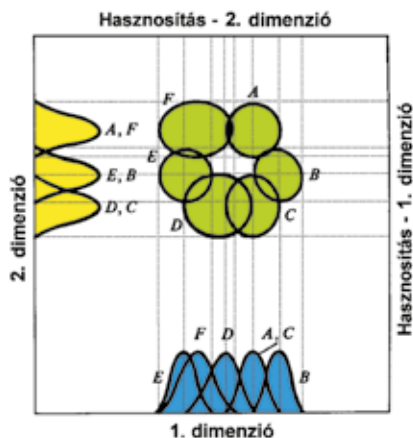


2/11. ábra. (a) Két forrástengely által alkotott „rátermettségi harangfelületek” (2D-s sűrűségfüggvények) 3D-s ábrázolása. (b) Az (a) ábrához tartozó szintvonalak. A koncentrikus körök eltérő (alacsony, közepes, magas) rátermettségű izoklíneket jelentenek. (c) Három forrásnak megfelelő (itt) gömbszerű, 3D-s rátermettségi alakzat. A kis gömb a magasabb rátermettségű forráskombinációkat foglalja magában [Pianka (1988) nyomán módosítva].



2/12. ábra. Két populáció (1,2), melyek a forrástengely ugyanazon részét fedik le, mégis a hasznosításuk jellege erősen eltér. Az 1-es számú populáció az elfoglalt szakaszt egyenletesebben használja, a 2-es számú viszont elsősorban a forrástengely közepő részén hatékony. A maximum ugyanannál a forrástengely értéknél található.

matikai magyarázata a 2.TA3-ban található. Adott forrástényezőhöz tartozó niche-szélesség (2.TA4) az egyednek vagy populációnak a forrástényezőre vonatkozó hasznosítása. A niche-átfedés (2.TA5) két vagy több egyed, illetve populáció hasznosítási görbéje átfedésének mértéke ugyanazon a tengelyen. Két dimenzió figyelembevételekor megrajzolható hasznosítási görbék a 2/13. ábra szerinti alakot öltik. Az egyik forrást tekintve egyes populációk RUF-jai teljes fedésben vannak, míg a másik forrás felől nézve ugyanezek a populációk elválnak egymástól és mások kerülnek átfedésbe. Az ábra közepő részén található



2/13. ábra. Hat populáció niche-átfedése két niche-dimenziót (forrástengelyt) külön-külön és egyszerre figyelembe véve. Az első dimenzió felől öt populációt (A és C teljesen átfed), a második felől viszont csak hármat látunk, mivel az A az F-el, a B az E-vel és a C a D-vel fed át teljesen. Az egydimenziós ábrázolásoknál (RUF-ok) jelentős átfedéseket láthatunk a populációk között, de a két forrástengely hasznosításainak együttes szintvonalas ábrázolásakor (körök és ellipszisek) jelentősebbek az elkülönülések [Pianka (1988) nyomán módosítva].

a 2/12. ábrát. Két olyan populációt látunk, melyek a forrástengely ugyanazon tartományában található, a RUF-ok ellenben nagyon különböznek. Az egyik alacsony és „széttérült” (1), a másik magas és „szűk” (2). Az (1)-es populáció a teljes forrástengelyt egyenletesebben használja, a (2)-es viszont egy részét igen intenzíven, más részét alig.

A niche-szélesség és -átfedés mérésére szolgáló indexek matematikai magyarázata a 2.TA3-ban található. Adott forrástényezőhöz tartozó niche-szélesség (2.TA4) az egyednek vagy populációnak a forrástényezőre vonatkozó hasznosítása. A niche-átfedés (2.TA5) két vagy több egyed, illetve populáció hasznosítási görbéje átfedésének mértéke ugyanazon a tengelyen. Két dimenzió figyelembevételekor megrajzolható hasznosítási görbék a 2/13. ábra szerinti alakot öltik. Az egyik forrást tekintve egyes populációk RUF-jai teljes fedésben vannak, míg a másik forrás felől nézve ugyanezek a populációk elválnak egymástól és mások kerülnek átfedésbe. Az ábra közepő részén található körök és ellipszisek együttesen ábrázolják a két dimenzió szerinti hasznosítást. Látható, hogy két forrás figyelembevételekor jelentősen változnak az átfedések az egyetlen forrás esetéhez képest.

Két faj (populáció vagy egyed) két dimenzióban mérhető niche-átfedésének számszerűsítésére több indexet ismerünk (2.TA3). Leggyakoribbak a MacArthur–Levins-féle, a Morisita–Horn és a Renkonen indexek. A niche-szélesség mérésére használhatjuk a Shannon, a Levins-féle, és Smith-féle indexeket [lásd

a felsorolt indexek tárgyalását Magurran (1988) könyvében valamint a 18.3-ban és 18.TA2-ben].

2.5 GENERALISTÁK ÉS SPECIALISTÁK

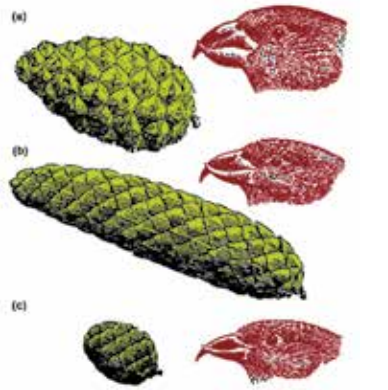
Az élőlények „táplálkozási szokásai” igen változatosak. Testméret, taxonómiai hovatartozás, az élőhely jellege, fiziológiai sajátosságok stb. alapján egyaránt képezhetünk csoportokat, melyekbe az egyes tápláléktípusokra igen különböző mértékben „specializálódott” populációk kerülhetnek. **A specializálódás azt jelenti, hogy egy populáció a rendelkezésre álló forráshalmaznak csak egy viszonylag szűk részhalmazát veszi igénybe.** Szembetűnő ez a növényevő (herbivor) rovarfajok esetében, ahol – eddigi ismereteink szerint – a fajok kb. 70-80%-a „specializált”, azaz a tápnövények köre nagyon szűk, adott esetben csak egyetlen növényfaj. Mások meglepően széles táplálékkörrel rendelkeznek, vagyis majdnem a teljes elérhető forráshalmazt hasznosítják. Például az emlős ragadozók táplálékspektruma széles, vagy sok rovarevő madárfaj számos gerinctelenfaj mellett növényi táplálékot is fogyaszt. Teljes mértékben „mindenevő” (omnivor) élőlényt nem találunk. Felvethető a kérdés, hogy miként alakulhatott ki ez a véletlenszerűtől nyilvánvalóan nagyon eltérő táplálkozási eloszlás? Ha a problémát a hatóképes tényezők és a toleranciaspektrum közötti kapcsolat oldaláról nézzük, vizsgálandó például, hogy vajon az élőlény képes-e tolerálni azokat a számára kedvezőtlen anyagokat, melyek a különféle forrásokban előfordulnak. A generalista szervezeteket széles, a specialistákat pedig szűk tolerancia-tartományokkal lehet jellemezni a források értéktartományát tekintve. Másik szempontunk az lehet, hogy az előbb említett általános forráshalmazt hasznosítani akaró populációk milyen viszonyba kerülnek egymással. Ha a forrásfelosztás konfliktussokkal jár, akkor előnyösebb a forráshalmaz olyan alkalmazását választani, ahol nincs versenytárs, vagy csak kevés versenytárral kell kapcsolatba kerülni. Mindazok a hatások, melyekről említés történt, egyben szelekciós mechanizmusokként is működnek és a populációk elkülönüléséhez (divergenciájához) vezetnek. Azon egyedek rátermettsége ui. nem fog csökkenni, amelyek kevés ráfordítással hatékonyabb forrás megszerzési vagy hasznosítási utakat találnak [ez magában foglalhatja a nagyobb körben hatékony érzékszervi észlelést, mint például egyes hazai fehérlepkefajok (*Pieris* spp.) esetében, melyek a káposztafélékhez tartozó tápnövényekben található glükoszínolatokat felismerik]. Speciális emésztőenzim-apparátus kialakítása szintén vezethet forrásszelekcióhoz.

Alternatívaként felmerül a genetikai változatosság beszűkülése, amely miatt – például a herbivor rovarok esetében – más tápnövények hasznosítása nem lehetséges.



2/12. kép. Közönséges spárgabogár (*Crioceris asparagi*, Chrysomelidae) © Siga

Mai ismereteink alapján nem tudjuk egyértelműen eldönteni, hogy egy élőlény specializáltsága az evolúciós múltban lejátszódott verseny eredményeként, vagy „véletlenül” alakult ki. Az utóbbi esetnek látszik a csak a közönséges spárgán (*Asparagus officinalis*) élő, tehát monofág, a levélbogarak (Chrysomelidae) családjába tartozó három spárgabogárfaj (a *Crioceris* genus fajai) együttélése évmilliók óta, melyek közül egy fajt itt bemutatunk.



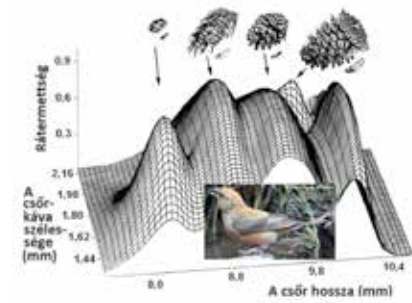
2/14. ábra. KeresztcSORÚ (*Loxia* genus) madárfajok csőrének morfológiai adaptációja a táplálékforrás sajátosságaihoz. A csőr mérete arányban áll az elsődleges tápláléknak számító fenyőfaj tobozainak robusztusságával, melyekből a madarak lezárt állapotban is képesek a magvakat kiemelni. (a) erdei fenyő (*Pinus sylvestris*) toboza és a nagy keresztcSORÚ (*Loxia pytyopsittacus*) feje; (b) lucfenyő (*Picea abies*) toboza és a keresztcSORÚ (*L. curvirostra*) feje; (c) vörös fenyő (*Larix decidua*) toboza és a szalagos keresztcSORÚ (*L. leucoptera*) feje [Rabenold és Bromer (1989) nyomán módosítva].

vándorlás kényszere. Ha egy keresztcSORÚfaj csőrét művi úton „normális” csőrre alakítják, a fenyőmagvak eltávolításában mutatott hatékonysága jelentősen csökken. Ugyanakkor az operált csőrrel is könnyedén szedi ki a magvakat a már **teljesen felnyílt** tobozokból. A csőr regenerációjával a káva visszanyeri eredeti formáját és újra hatékony tobozfelnyitó eszközzé válik. Nem minden fenyőfaj toboza nyílik fel teljesen, a speciális csőralak ezek esetében különösen előnyös. Ahogy a 2/14. ábrán is látható, a speciális alak mellett a csőr mérete is korrelál a toboz méretével, illetve a pikkelyek robusztusságával. Az adaptáció lehetővé teszi, hogy a tobozokat csak rövid időre felnyitó, majd ismét visszazáró fenyőfajok magjai is táplálékforrásokként szerepelhetnek. A keresztcSORÚ (*Loxia curvirostra*) fajkomplexen (a csőr fenotípusa alapján elkülöníthető részpopulációk) belül divergens szelekciót és adaptív radiációt mutatott ki Benkman (2003). A szelekció elsősorban a csőr hosszára irányul, mert ez határozza meg a táplálkozási hatékonyságot, és ezen keresztül a rátermettséget. A 2/15. ábra öt alpopuláció rátermettségi felületét ábrázolja, amely az éppen zajló adaptív radiáció szerint jól elkülöníthető rátermettségi „csúcsokat” és „völgyeket” mutat aszerint, hogy a tápláléklul szolgáló fenyőfajok tobozainak robusztussága milyen mértékű. A különböző fenyőfajok

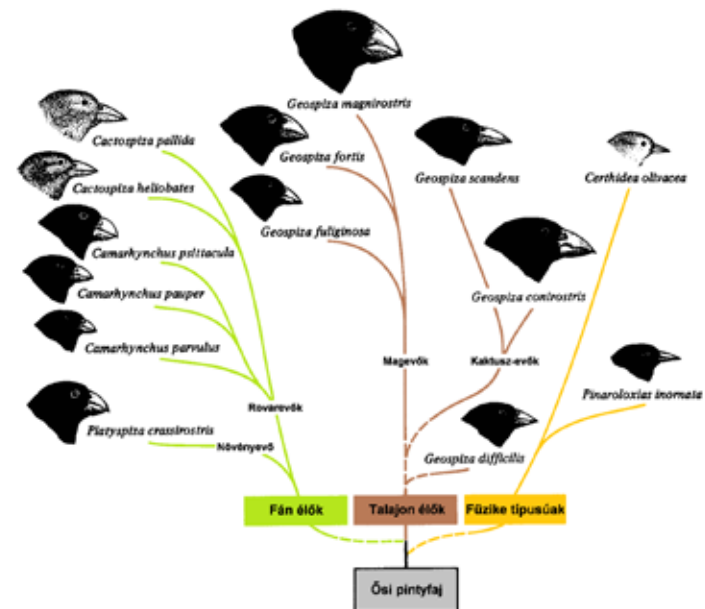
kizárólagos használata eredményezi az adaptív radiációt.

A specializált vagy generalista genotípus hatékonysága az ökológiai környezettől függ. Mindkettő lehet hatékony és sikeres (13. TA13). A niche-sel kapcsolatban a sikeresség más populációkkal való összefüggésben (**koegzisztenciális** szempontok miatt) vetődik fel. Ugyanazt a niche-tengelyt használó populációk együttélése a niche-tengely mentén való részleges elkülönülés útján valósulhat meg. Ilyenkor, egy folytonos változó (pl. magméret) szélső értékeire való specializálódást figyelhetünk meg. A **niche-felosztás** rendszerint egyetlen (legtöbbször a táplálék) dimenziót érinti, számtalan más tengely változatlan maradhat.

A Galápagos-szigeteken adaptív radiációval kialakult 13 pintyfaj (Darwin-pintyek) specializációja szembetűnően megmutatkozik a csőr alakjában és méretében, amely a helyi táplálékforrásokhoz való alkalmazkodást példázza (2/16. ábra).



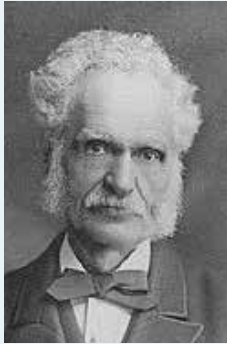
2/15. ábra. A keresztcSORÚ (*Loxia curvirostra*) fajkomplexen belül jelentkező szétválás a tápláléklul szolgáló fenyőmagvak tobozából való kiszedésével összefüggő lokális adaptáció eredménye. A tobozok alatt látható háló az egyes alpopulációk rátermettségi felülete. A csúcsok egy adott toboztípust leghatékonyabban használó részpopulációkat mutatják [Benkman (2003) nyomán módosítva].



2/16. ábra. Példa a niche-felosztásra: adaptív radiáció a Galápagos-szigeteken élő Darwin-pintyek esetében. A szigetek limitált, de heterogén forrástípusokat kínáló jellege alakította ki a három nagy fajcsoport csőralkaját. A csőralak tükrözi a táplálék típusát [Pianka (1988) nyomán módosítva].

2.TA1 A NICHE-FOGALOM KIALAKULÁSA

Darwin leírásaiból érezhető, hogy már ő is feltehetően önmagának a következő egyszerű kérdést (melyre azonban válaszolni nehéz): „mit 'csinálhat' az a rengeteg faj **ugyanott?**”, amikor



2/13. kép. Henry Walter Bates (1825-1892) © J. Thomson

Henry Walter Bates amazonasi beszámolóiban arról olvasott, hogy egyetlen nap alatt, Belém környékén, kb. 700(!) lepkefaj egyedét fogták. Ennek a sok fajnak hasonló növényi fajgazdagság felel meg? Vajon az egyes fajok hernyói más-más növényfajon táplálkoznak, vagy sok faj ugyanazt a növényfajt fogyasztja, ám ebben az esetben a forrást meg kell osztaniuk? De nemcsak a lepkefajok száma, hanem általában

a fajgazdagság gondolkodtatta el az akkori kor természetbúvárait. Bates (akit Darwin a „megfigyelés hercegének” nevezett, és akiről a mimikri egyik fajtája kapta a nevét) ugyanis több mint 14 ezer állatfajjal tért vissza Brazíliából, amiből 8000 faj a tudományra újnak bizonyult. Darwin, és mások is, elképzelhetetlennek tartották, hogy ez a sok faj ne specializált, igényeiben elkülönült módon éljen együtt ugyanabban a **tértségben**. Nyilván ez és hasonló példák inspirálhatták egy fogalom létrehozását, amely éppen ezt az **azonos élőhelyen való közös létezést** kívánta leírni.

Grinnell (1917) a kaliforniai chaparral-ben (bozotos, örökzöld cserjékkel és alacsony fákkal) élő kaliforniai gezerigó (*Toxostoma redivivum*) madárfaj elterjedését meghatározó tényezőket vizsgálta és megállapította, hogy a gezerigó elterjedését a hőmérséklet és páratartalom korlátozza. Az utóbbiak meghatározott értékei a chaparral bizonyos részein alfajok elkülönülését tették lehetővé. Az élőhely sajátosságai tehát erőteljesen jelentkeztek. Ezek után nem meglepő, hogy Grinnell niche-definíciója a **topográfiai** sajátosságokhoz, az élőhelyhez kötődött, amelyben egy adott faj előfordult. Vagyis minden faj rendelkezik olyan tulajdonságokkal, amelyek egy adott földrajzi hely biotikus és abiotikus paramétereinek (= az élőlény igényei) megfelelnek. Evelyn Hutchinson, aki Robert MacArthur-ral együtt a modern niche-elmélet kidolgozója, említi Grinnell-ről, hogy a niche-t „mint **az élőhely legkisebb aleggységét**” írta le, azt az „alapvető egységet ... amelyet egyetlen faj vagy alfaj elfoglal”. Ez az erősen térbeli, valamilyen lokalitáshoz kötött szemléletmód teljesen tévútra vezette a niche értelmezését. Grinnell ui. azzal, hogy a niche-t azonosította az élőhely



2/14. kép. Kaliforniai gezerigó (*Toxostoma redivivum*, Mimidáje) © Susan T. Cook, Channel City Camera Club

(habitat) fogalmával, értelmezési zavart okozott, mert az élőhely maga számtalan niche-változóval rendelkezik, ezért nem tekinthető különálló niche-tengelynek. Igen sok faj elterjedési területén belül különböző élőhelyeken fordul elő, ahol a környezeti faktorkok szélsőségesen más, de ugyanolyan értékeket is mutathatnak. A különbségeket vagy időlegesen, vagy állandóan tolerálni képes fajok **generalisták**. Mások sokkal szűkebb élőhelyi sajátosságok között élnek, azokhoz alkalmazkodtak (**specialisták**). Vagyis az élőhelyeknek vannak közös vonásaik, melyek következtében alkalmasak egy faj számára, de mivel lényegesen különbözőek is, egyik sem azonosítható a niche-sel. Emiatt is szükségünk van egy olyan elméleti konstrukcióra, amely az egyes élőhelyek sajátosságai fölé emelik és általánosíthatóvá teszik a fogalmat.

A XX. század kétségtelenül egyik legnagyobb hatású ökológusa, Charles S. Elton (1927), az előbbiektől jelentősen eltérő véleményt képviselt. Teljes mértékben figyelmen kívül hagyta a Grinnell által hangsúlyozott topografikumot és helyette egy ún. funkcionális niche-koncepciót fogalmazott meg, melynek lényege: **az állat által betöltött funkciót jelentette a közösség trofikus és egyéb kapcsolataiban**. („By a niche, is meant the animal's place in its community, its relations to food and enemies, and to some extent to other factors also.” p. 50.)

Grinnell térbeli niche-fogalma sohasem vált általánosan elfogadottá, bár jelentős hatása volt. Elton funkcionális niche-felfogása kitartóbban jelen volt tudományos körökben és két irányban befolyásolta a további vizsgálatokat. Az egyik irány Odum (1971), a Nemzetközi Biológiai Program (az angol elnevezés rövidítése szerint: ún. IBP-korszak) egyik legjelentősebb ökológusának nevével fémjelézhető, aki így határozta meg a niche-t: **„egy szervezetnek a közösségen és ökoszisztémán belül elfoglalt pozíciója vagy státusza, amely a szervezet strukturális adaptációjának, fiziológiai válaszainak és specifikus (öröklött vagy tanult) magatartásának eredménye”**. Ez a definíció eltoni funkcionális felfogásra hasonlít. Megengedte azt a feltételezést is, mely szerint különböző közösségekben más és más fajok rendelkezhetnek ugyanazzal a niche-sel. A másik irányzatot Hutchinson (1957) képviselte, aki felismerve a potenciális ható tényezők számosságát, egy „mesteri” mozdulattal a niche-t az absztrakt térbe helyezte (lásd főszöveg).

A hazai ökológus társadalomban az MTA Ökológiai Bizottságának (1987) niche-meghatározása terjedt el. E szerint: „[Az ökológiai niche – a] populációk vagy populációkollektívumok együttélésének (koegzisztenciájának) *elvont értelmezésére* szolgáló fogalom. Egy adott populációra vagy populációkollektívumra vonatkozóan a toleranciasajátosságoktól függően egy ökológiai helyzet (*ökostátus*) adható meg, a környezeti tényezők egy adott kombinációjában, amelyet milió-térnek nevezünk. Az ökostátus tehát a ténylegesen ható környezeti tényezők-ből, mint koordinátákból képezett absztrakt n-dimenziós attribútum-tér olyan része, amelynek értékeinél a populáció vagy populációkollektívum egyedei bizonyos valószínűséggel túlélni és szaporodni képesek. Az ökostátust reprezentáló ponteloszlás függvényekkel történő jellemzésének eredményeként kapjuk egy adott populáció vagy populációkollektívum niche-ét.

Fundamentális niche-nek azt a függvényekkel jellemzett ponteloszlást tekintjük, amely a populáció vagy populációkollektívum potenciális helyzetét írja le a milió-térben, míg azt a függvényekkel jellemzett ponteloszlást, amellyel a populáció vagy populációkollektívum helyzete a milió-térben egy adott esetben valóban (aktuálisan) jellemezhető, *realizált niche*-nek nevezzük?. (Kiemelések az MTA Ökológiai Bizottságtól.)

Észrevehető, hogy Hutchinson inkább egyed-, az előző leírás inkább populáció-, és populációkollektívum-szinten értelmezi a niche-t. Ebben a tankönyvben a szerzők a niche-t az **egyedre és populációra** egyaránt vonatkoztatják.

2.TA2 NICHE-ÉRTELMEZÉSI PROBLÉMÁK

A niche-fogalom, megszületése óta, szélsőséges véleményeket váltott ki. Egyesek (pl. Pianka 1988, Root 1967) minden ellentmondásossága ellenére rendkívül fontosnak tartják. Mások azt állítják róla, hogy előbb-utóbb szükségtelenné válik, és jobb inkább elkerülni a használatát. Nem kétséges, hogy a problémák egy része értelmezési, más részük pedig a már korábban tárgyalt ellentmondásokból fakad.

Hutchinson a niche-elmélet központi elemének tekintette az interspecifikus versenyt, melynek jelentőségéről Gause laboratóriumi kísérleteinek eredményei alapján győződött meg. Azonban Gause niche-definíciója is az eltoni **közösségben játszott szerep** fogalmához volt közel, mert azt a **hatást** fejezte ki, melyet populációk gyakorolnak egymásra. Hutchinson definíciója a verseny jelentőségét nem tükrözte, hiszen elsősorban **igényeket**, vagyis a populáció toleranciahatárait leíró faktorok sorozatát határozta meg. Ennek az ellentmondásnak a feloldására vezette be Leibold (1995) a hatás- és igény-niche fogalmait, az elsővel a szabályozás jelentőségét, a másoddal azokat a niche-paramétereket emelve ki, melyre egy populációnak szüksége van. A hatást (szabályozást) fejenkénti (per capita) fogyasztásban fejezik ki, de a populációk maguk is függnek a szabályozó faktoroktól. [Az igény helyett Meszéna és mtsai (2006) az „érzékenységet” javasolják, mert pontosabban írja le a hatókörnyezet és tolerancia viszonyát.]

A niche-ek „száma” egy közösségben mindig azonos a fajok (populációk) számával. Bármely új faj, amely egy közösségbe lép, kiterjeszti a niche-teret azzal, hogy újabb toleranciafaktorokat jelenít meg (Meszéna és mtsai 2006).

2.TA3 A NICHE-SZÉLESSÉG ÉS NICHE-ÁTFEDÉS MÉRÉSE

Mindenekelőtt konkrétabbá tesszük a populációk, illetve egyedek forráshasznosítási mérőszámait. Egyszerűség kedvéért olyan esetre szorítkozunk, ahol a niche-tér minőségi vagy mennyiségi **kategóriák** együttese. Megjegyzendő, hogy számos körülmény lehetséges figyelembevételével ez sokféle koncepció alapján történhet. Ha a forrás folytonos hasznosítási tengelyen mérhető (pl. hőmérséklet), akkor a tengely szóba jövő teljes

szakaszát kisebb szakaszokra oszthatjuk fel és a szakaszon belül a hasznosítást rögzítettnek tekintjük (pl. nagyon alacsony, alacsony, közepes, magas, nagyon magas hőmérséklet – mindezt a niche határain belül értve).

A populáció, más esetben az egyed által felhasználható r számú i forráskategória ($i=1, \dots, r$) b_i forráshasznosításának b_i mértékét $a_i F_i$ szorzatként értelmezzük, ahol a_i a populációnak vagy egyednek az i kategóriára vonatkozó **elektivitása** (preferenciája), F_i pedig az i kategória elérhetősége a forráskategóriák körében. Ha az F_i **elérhetőségi** értékek azonosak, akkor az egyedre vagy populációra vonatkozó táplálékhasznosítási $(b_1 \dots b_r)$ vektor például a táplálékhasznosítás forráskategóriánkénti megoszlását fejezi ki, ha viszont az a_i preferencia értékek azonosak, akkor a $(b_1 \dots b_r)$ vektor az elérhetőség megoszlását mutatja. Legyen például szó három kategóriáról, ezek kiválasztási preferenciája legyen $a_1 = 0,7$, $a_2 = 0,4$, $a_3 = 0,1$, a forráskategóriák elérhetőségi értékei $F_1 = 10$, $F_2 = 50$ és $F_3 = 50$ (Lawlor 1980). A $(b_1 \dots b_r)$ vektort nevezzük **forráshasznosítási vektornak**. Ez jelen esetben: $(7, 20, 5)$. A populáció vagy egyed **normált forráshasznosítási vektorához** úgy

jutunk, hogy a forráshasznosítási vektor $\sqrt{h_1^2 + \dots + h_r^2}$ hosszával osztjuk a b_i komponenseket (vö. lineáris algebra). A példa esetében a vektor hosszúsága 21,77, a normált vektor $(0,32, 0,92, 0,23)$. (Az adódó nem-negatív normált vektor hossza 1, innen az elnevezés. Így az előbbi vektorok **valószínűségi vektoroknak is tekinthetők** és nem okoz zavart, ha p_i -kel jelöljük a normált komponenseket.)

A fentiek szerint normált felhasználási arányok alapján határozhatjuk meg különféle definíciók szerint a niche-szélességet, illetve két populáció vagy két egyed vonatkozásában a niche-átfedést. Tekinthető egy populáció vagy egyed egyik egyszerű és kézenfekvő **niche-szélességi**, konkrétabban forráshasznosítás-szélességi mérőszámának a $p_{max} - p_{min}$ különbség. Másik elterjedten használt niche-szélességi mérőszám, a sok közül, a preferenciákra vonatkozó **reciprok Simpson index** vagy **Levins index**. Ezt korábban többek között a fajdiverzitás mérésére (!) vezették be (Simpson 1949). Képlete:

$$S = 1 / \sum_{i=1}^r p_i^2.$$

További hasonló közismert index, melyet gyakran niche-szélesség mérésére használnak, a **Shannon index** (alkalmazása 2.TA4), melynek képlete az előbbi jelöléssel:

$$H' = - \sum_{i=1}^r p_i \log p_i.$$

Valamely A és B populáció vagy egyed esetében fontos lehet azok niche-ének **átfedése**. Közismert niche-átfedési mérőszám a D -vel jelölt **Renkonen index** (alkalmazása 2.TA5)

$$D(A, B) = \sum_{i=1}^r \min(p_{Ai}, p_{Bi}).$$

Másik gyakran használt niche-átfedési, eredetileg szintén hasonlósági mérőszám a **Morisita–Horn index**, melynek képlete:

$$Q(A, B) = \frac{\sum_{i=1}^r p_{Ai} p_{Bi}}{\sqrt{\sum_{i=1}^r p_{Ai}^2} \sqrt{\sum_{i=1}^r p_{Bi}^2}},$$

$Q(A, B)$ nem egyéb, mint a $(p_{A1} \dots p_{Ar})$ és $(p_{B1} \dots p_{Br})$ normált forráshasznosítási vektorok ún. **koszinusz hasonlósága**, amit a matematikában vektorok iránykülönbségének mértékéként használnak.

Mind a niche-szélesség, mind a niche-átfedés mérésére nagyszámú egyéb mérőszám is használatos.

2.TA4 PÉLDA A NICHE-SZÉLESSÉG SZÁMÍTÁSÁRA A SHANNON INDEXSZEL

Egy vizes élőhelyen az erdei békák (*Rana dalmatina*) táplálékösszetételét vizsgáljuk, vagyis azt, hogy az elfogott zsákmányegyedek hogyan oszlanak meg a zsákmánytípusok között.

2.TA4/1. táblázat. Adatok a niche-szélesség számításához a Shannon indexszel

Fajok	Egyedszám	p_i	$\log p_i$	$p_i \log p_i$
Kék dongólégy	56	0,444	- 0,3522	- 0,1564
Házilégy	32	0,254	- 0,5952	- 0,1512
Vetési bagolylepke	22	0,175	- 0,7579	- 0,1326
Répilepke	5	0,040	- 1,4010	- 0,0561
7-pettyes katicabogár	3	0,024	- 1,6232	- 0,0390
Karcsú szitakötő	3	0,024	- 1,6232	- 0,0390
Bagolylepke hernyó	1	0,008	- 2,1004	- 0,0168
Pöszörlégy	1	0,008	- 2,1004	- 0,0168
Mezei poloska	1	0,008	- 2,1004	- 0,0168
Réti farkaspók	1	0,008	- 2,1004	- 0,0168
Földigiliszta	1	0,008	- 2,1004	- 0,0168
Összesen:	126			

A megfigyelés során a 2.TA4/1. táblázatban látható zsákmánytípusokat fogyasztották az erdei békák. A niche-szélességet a Shannon indexszel számítjuk:

$$H' = - \sum_{i=1}^r p_i \log p_i,$$

ahol H' a Shannon index mérőszáma, a p_i az i -edik zsákmányfaj egyedeinek aránya a fogyasztott teljes egyedszámhoz viszonyítva. Az $i=1, \dots, r$ a zsákmányfaj tartományt jelöli.

A fentiek alapján a p_i értéket minden egyes zsákmánytípusra kiszámítjuk, például $56/126 = 0,444$. A képlet segítségével megkapjuk a H' index értékét, amely viszonylag alacsony, 0,66. Ehhez a következő magyarázatot kell fűzünk: H' értéke akkor lenne magasabb, ha az egyedszámok

egyenletesebben oszlanának el a fogott zsákmánytípusok között, vagyis közel azonos számú zsákmányoltak volna minden típusból, valamint, ha több típust zsákmányoltak volna a békák. Ebben az esetben csak 11 zsákmánytípus került az étrendbe és azok között is igen egyenetlen az egyedek eloszlása.

2.TA5 PÉLDA A NICHE-ÁTFEDÉS MEGHATÁROZÁSÁRA RENKONEN INDEXSZEL

Erre a célra egyszerű laboratóriumi megfigyelést végzünk két madárfaj (A és B) befogott egyedein, kellő ismétlésben. Kis tányérkákban több tucat gyomnövény begyűjtött magvait kínáljuk fel. (A kitett magvak tömegét előzetesen lemérjük, és ha ismerjük az átlagos egyedi magtömeget, akkor a fogyasztás után a visszamaradt magvak tömegéből meghatározhatjuk az elfogyasztott magvak számát.) A 2.TA5/1. táblázatban található eredményeket kaptuk.

A Renkonen index képlete:

$$D(A, B) = \sum_{i=1}^r \min(p_{Ai}, p_{Bi}),$$

ahol p_{Ai} az A faj i -edik gyomnövényfaj magvaiból fogyasztott mennyiségének aránya az összes elfogyasztott maghoz viszonyítva, valamint p_{Bi} a B faj-ra vonatkozóan ugyancsak az i gyomnövény fogyasztására számított arány. Minden tápláléktípus tekintetében összehasonlítjuk A és B fogyasztási arányát és minden tápláléktípusnál vesszük a kisebbik p értéket és összeadjuk őket a teljes táplálékspektrumra vonatkozóan. Példánkban az ötödik növényfajból A és B faj egyaránt 13-13 termést fogyasztott, az arány A -nál $13/288=0,045$, B -nél $13/162=0,080$, vagyis a 0,045-öt kell hozzáadnunk a többi

2.TA5/1. táblázat. Adatok a niche-átfedés meghatározására Renkonen indexszel

Növényfaj (<i>i</i>)	Az A madárfaj által fogyasztott magvak száma	Az A madárfaj által fogyasztott magvak aránya az összes fogyasztott maghoz (p_{Ai})	Az B madárfaj által fogyasztott magvak száma	Az B madárfaj által fogyasztott magvak aránya az összes fogyasztott maghoz (p_{Bi})
1	0	0	10	0,062
2	25	0,087	0	0
3	245	0,851	5	0,031
4	0	0	134	0,827
5	13	0,045	13	0,080
6	5	0,017	0	0
Összesen:	288		162	

tápláléktípusnál hasonlóan számított értékhez. Amennyiben százalékosan szeretnénk kifejezni a hasonlóságot, akkor a végeredményt megszorozzuk 100-zal. Tehát a 6 táplálék alapján

a két madárfaj által fogyasztott táplálék hasonlósága 7,6% ($0 + 0 + 0,031 + 0 + 0,045 + 0 = 0,076 \cdot 100$), ami csekély mértékűnek tekinthető.

Demográfia

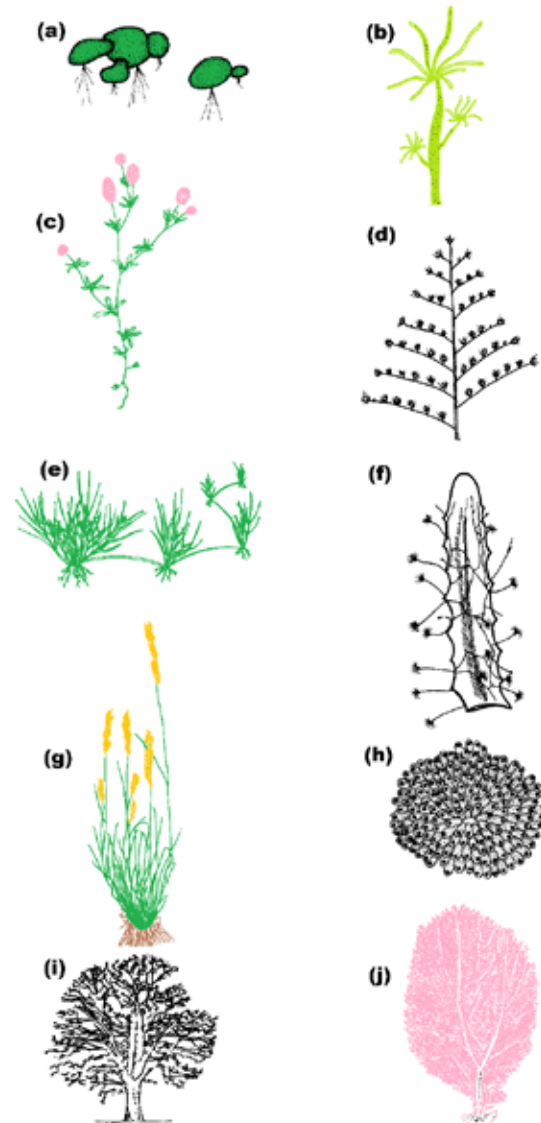
3.1 Bevezetés	38
3.2 Populációk mérete és denzitása	41
3.3 Fekunditási programok	41
3.4 Életciklusok	41
3.4.1 Szemelpár fajok elkülönülő szaporodási időszakokkal	41
3.4.2 Szemelpár fajok tetszőleges időpontbeli szaporodással	42
3.4.3 Iteropár fajok elkülönülő szaporodási időszakokkal	42
3.4.4 Iteropár fajok tetszőleges időpontbeli szaporodással	43
3.5 Élettáblák szerkesztése, mutatóik és értelmezésük	43
3.6 Túlélési görbék	46
3.7 Populációnövekedési ráták	47
3.7.1 Alap populációnövekedési ráta, R_0	48
3.7.2 Bruttó populációnövekedési ráta, R	48
3.8 Humán populációk növekedése	49
3.8.1 A malthusi paradigma	50
3.8.2 Populációs életkorfák	50
Támogató anyagok	
3.TA1 Fogás–jelölés–visszafogás módszer	51
3.TA2 Szinkronizált tömeges utódprodukció	51
3.TA3 Két- vagy többéves átfedő szemelpár fajok	52
3.TA4 A kohorsz élettáblákban szereplő adatok kibővítése	53
3.TA5 Átfedő iteropár fajok túlélési görbéi	53
3.TA6 Strukturált populációk egyedszámváltozásait leíró Leslie-modell	54
3.TA6.1 Példa a Leslie mátrixra	55
3.TA6.2 Konvergencia	56
3.TA6.3 Példa olyan esetre, ahol a konvergencia nem áll fenn	57
3.TA6.4 Érzékenységvizsgálat	57
3.TA6.5 A Leslie mátrixbeli elemek ingadozásainak hatása a bruttó populációnövekedési rátára	57
3.TA6.6 A demográfiai Leslie-modell folytonos megfelelője	57

3.1 BEVEZETÉS

A „népességtan” – ismertebb és mára széles körben elfogadott nevén **demográfia** – talán az emberiség által művelt egyik legrégebbi, mondhatjuk ősi tudományterület. Jelenlegi ismereteink szerint az egyik első népszámlálás jellegű felmérést Kínában végezték Kr.e. 2238-ban. Hasonlóan a kínai felmérésekhez más ókori (perzsa, görög) adatgyűjtések – szintén nem tudományos igényekből fakadóan – az adóképes népesség és a hadra fogható férfiak létszámának megállapítása céljával történtek, így a gyerekeket és nőket általában nem vették számba. Az Augustus római császár által elrendelt és ötvenként megtartott tartományi népszámlálást **census**-nak (összeírásnak) nevezték. A rómaiak módszerét a mai modern népszámlálásban is alkalmazzák, és most is censusznak nevezik. Magyarországon az első hivatalos, az ország egész területére kiterjedő népszámlálás 1869-ben történt Keleti Károly szervezésében. A népszámlálás eredménye a humán populációméret megállapítása. Az állat- és növényfajok populációméretének megismerése már sokkal nehezebb feladat. A populációméret időbeli változásának, a növekedésnek vagy a csökkenésnek a kimutatása azonban csak természetes hozadéka annak a vizsgálatnak, amely a humán és nem-humán demográfia valódi feladatát képezi: **a populációs folyamatokat befolyásoló vitális értékek (születés, halálozás, el- és bevándorlás) számszerű változásának mérése, leírása és magyarázata.** A demográfia szóban szereplő „dem” (a görög: *dēmos* = nép) populációt jelöl. A populációk térben és időben együtt található egyedek, melyek ivaros vagy ivartalanul szaporodnak. Az el-, illetve bevándorlás a természetes populációk azon sajátosságára utal, hogy azok **nyitott** entitások. A demográfiai vizsgálatok során azonban az el-, illetve bevándorló egyedeket rendszerint nem veszik figyelembe, mert azok nagymértékben növelik a vizsgálatok nehézségeit, a modellek bonyolultságát. Így többnyire ezeket **zárt** populációknak tekintik.

A demográfiai vizsgálatok tárgya tehát a populáció, melynek egyedei rendszerint eltérő **fejlődési fokozatokban, stádiumokban** találhatóak. A vizsgálatokhoz természetesen jól kell ismerni az egyedfejlődési folyamatot és az életkor meghatározására alkalmas módszereket, ami számos élőlény esetében korántsem egyszerű. Például egy növény esetében az egy-, kettő- vagy többleveles állapotot, a virágzást, termések képződését stb. állapíthatjuk meg fejlődési fokozatként. A teljes átalakulással fejlődő (holometabol) rovaroknál pedig több fejlődési stádiumot (tojás, 1-6 különböző lárvastádium, báb és imágó) különíthetünk el, melyek határát vedlések jelzik. De még az emlősök fejlődését is beoszthatjuk kisebb vagy nagyobb időlépték szerint különböző szakaszokra (pl. egyéves, kétéves stb. vagy fiatal, középkorú és idős). Egy-egy korcsoportban bizonyos számú egyeddet regisztrálhatunk és így **korcsoporteloszlást** kapunk, mely alapja a **korfa** vagy **életkorfa** készítésének.

A testszerveződési alapelvek szempontjából két fő szervezettípust különítenek el, az **uniter** és a **rametképző** szervezetet. (Utóbbiakat gyakran nevezik félvezető módon moduláris szervezeteknek is.) Az uniter élőlények testének alapszabása (pl. alak vagy szervek száma) jellemző a fajra és egy populáción



3/1. ábra. Rametképző növény- és állatfajok morfológiai hasonlósága. A kép baloldalon növények, jobboldalon állatok láthatók: (a) rametekre szétteső békalencse (*Lemma* sp.); (b) közönséges hydra (*Hydra vulgaris*, Hydrozoa); (c) moduljaival szabadon elágazó tarló here (*Trifolium arvense*, Fabaceae); (d) tollkorall (*Pennaria*, Hydrozoa); (e) oldalirányba indázó fűfaj (*Buchloë* sp., Poaceae); (f) tengeri csengetyűke (*Campanularia* sp., Hydrozoa); (g) tarackot formáló fű (*Festuca* sp., Poaceae); (h) mohaállat (*Cryptosula* sp., Bryozoa); (i) nagyfokú architektúrállal komplexitást mutató tölgyfa (*Quercus* sp., Fagaceae); (j) legyezőkorall (*Gorgonia* sp., Anthozoa) [Begon és mtsai (1990) nyomán módosítva].

belül csak kevésbé variál. Egyedfejlődésük megismételhetetlen, csak egyszer zajlik le és a befejeződés után minden egyednél hasonló testfelépítést eredményez. Az állatok túlnyomó többsége és néhány növényfaj (pl. bükkfa) uniter élőlény. A rametképző szervezetek esetében két funkcionális egységet különítenek el: a **ramet** a többi ramettel genetikailag azonos, önálló életre képes egység (fiziológiai egyed), és a **genet** (genetikai egyed), mely az összes, genetikailag azonos ramet együttesét jelenti (a genet az uniter szervezet egy egyedének felel meg) (3/1. ábra). A rametképző szervezetek esetében a növekedés és fejlődés rametenként



3/1. kép. Macskamancs korall (*Stylophora pistillata*, Pocilloporidae)
© dr.scott.mills

ismétlődően történik, a test alapszabása változó (flexibilis), erősen függ a környezettől. Minden rametnek külön életciklusa van. Demográfiai vizsgálatokat könnyebb uniter szervezetekkel végezni, mert a zigótából kifejlődő genet megegyezik az egyeddel, ellentétben a rametektől álló élőlényel,

ahol a genet számos hasonló rametből épül fel (Harper 1977). A rametek genetikai szempontból az eredeti genet klónjai.

A flexibilis testszerveződés ellenére természetesen a rametképző élőlények egyedei is rendelkeznek olyan jellegzetes testalakokkal, amelyről felismerhetők, például a földieper esetében. Az állatok közül rametképző lények például a kolóniaképző csalánozók (Cnidaria), zsákállatok (Ascidia) és mohaállatok (Bryozoa) (3/1. ábra). A rametképző szervezetekkel végzendő demográfiai vizsgálatok nehézségeit könnyű belátni, ha arra gondolunk, hogy például a sarjakkal szaporodó amerikai rezgő nyár (*Populus tremuloides*) egyetlen genetikai egyede, egy vizsgálat becslése szerint, tízezer éves lehetett, és 81 hektárt borított (Oborny 2011). Ezért általában nem a teljes genetet, hanem a rametet tekintjük a rametképző szervezetek demográfiai egységének, annak ellenére, hogy az anyanövény és az utódnövények ugyanazon genetnek a részei. Egy földieper anyanövényről az inda (sztolon) mentén vagy végén képződött és az anyanövény közelében legyökerezett újabb epernövény (ramet) az eredeti egyednek pontos genetikai mása, klónja (3/2. ábra). A rametképző szervezetekre jellemző **klonális**,



3/2. kép. Kolonialisan élő zsákállatok (*Ecteinascidia* sp., Ascidia)
© Eulalia Rubio

vegetatív jelleg sok esetben uralkodó szaporodási és terjedési mód. Az apró békalencse (*Lemma minor*), sok évelő növényfaj és egyes állatcsoportok (pl. levéltetvek) is rendelkeznek ezzel a képességgel. A rametképzéssel szaporodó növényfajok egyedei – elméletileg – örök életűek a rametek pusztulása ellenére is. Mindezek

miatt az anyanövény, vagy egyáltalán az egyedek megállapítása nagy nehézségekbe ütközik, és szinte lehetetlen is. Például a 3/3. ábrán látható bozótalkotó fűzfaj (*Salix lasiolepis*) architektúrája igen változatos, a rametek korszerkezetének egész sorozatát mutatja. A rametképzés egyben a helyváltoztatásuk módja is.



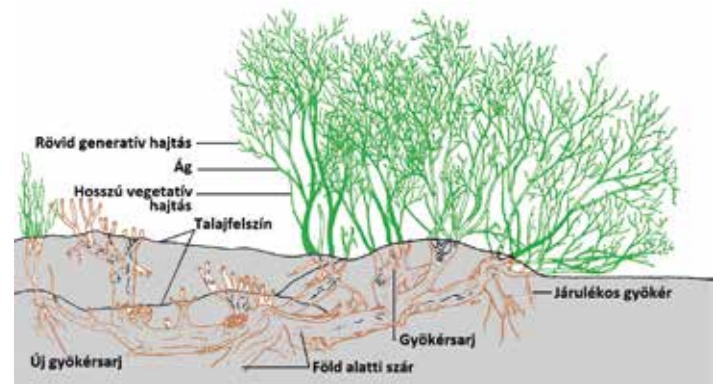
3/3. kép. Kolonialisan élő mohaállatok (*Securiflustra securifrons*, Bryozoa) közepén, körülöttük kigyókarú tengeri csillagok (*Ophiocarina nigra*, Ophiotomidae)
© Bernard Picton

További morfológiai alapfogalom a **modul**. A modulok hasonló morfológiai és/vagy



3/2. ábra. Az anyanövény és a hozzá indával kötődő, de önálló életre képes ramet (jobbra) egy klonális növényfajnál, a földiepernél [Cockburn (1991) nyomán módosítva].

élettani képletek, szervek. A növényeken modulnak tekintjük a leveleket, hajtásokat, virágokat. A modulnak számító elemekből (pl. az ivartalanul szaporodó virágállatok polipjaiból) képződő új egyedek, illetve az indákról sarjadjók azonban már rameteknek minősülnek. Burgess és mtsai (2017) szerint a moduláris állatok strukturálisan olyan egyedekből épülnek fel, amelyeket ismétlődő morfológiai egységek, modulok alkotnak és melyek mindegyike önállóan is képes megszerezni, felhasználni és megosztani forrásokat. A demográfiai analízis alanyai nemcsak rametek, hanem modulok is lehetnek. McIntire és Hik (2002)



3/3. ábra. A *Salix lasiolepis* fűzfaj rametszerkezete. A hosszú földalatti szár igen idős lehet és a számtalan földfeletti ramet különálló egyedek benyomását kelti [Price és mtsai (1997) nyomán módosítva].

levelek demográfiáját vizsgálta herbivor (galléros pocoknyúl, *Ochotona collaris*) hatása alatt lévő kanadai alpesi évelő növényfajokon. Az intenzív levélrágásra a *Korbesia myosuroides* sásfaj rövidebb leveleket növesztett, de gyorsabb ütemben.

Az ivarosán szaporodó élőlények életciklusa a zigóta kialakulásával kezdődik és az egyed pusztulásával fejeződik be. Gyakorlati okok miatt kezdetét azonban általában a peteburok elhagyásától, a tojásból történő kibújástól vagy a megszületéstől számítjuk. A szécinege (*Parus major*) életciklusának



3/4. kép. Galléros pocoknyúl
(*Ochotona collaris*, Ochotonidae)
© JW Frank

az egyedfejlődési (posztembrionális) stádiumok kategóriáit, melyek alapján a demográfiai analízis legfontosabb eszközt az élettáblát elkészíthetjük. Más esetekben korcsoporti kategóriákat létesítünk. Az élettábla elsődlegesen az adott populációban a kategóriák szerinti egyedszámot mutatja be. Egy populáció demográfiai analízisekor a **halálozás** minden fajtáját, a természetes (betegség, ragadozás, baleset, természeti katasztrófa stb.) és mesterséges (vadászat, halászat, szennyezés stb.) folyamatok során elpusztult számát gyakran összevonják. Az élőlények szaporodását a hátrahagyott utódok számával mérhetjük. A termékenység vagy **fertilitás** az egyed szaporodásra való képességét fejezi ki, tehát egy fiziológiai állapotra utal (Krebs 1985). A demográfiai elemzéseknél használatos utódszámot



3/5. kép. Babzsizsik
(*Acanthoscelides obtectus*, Bruchinae)
Fotó: Szentesi Árpád

a **fekunditással** adják meg. A **potenciális fekunditás** azt az utódszámot jelzi, ami a nőstény egyedekre nézve, életükben, ideális körülmények között jelenne meg. Ez azonban csak lehetőség és ilyen esetek a természetben csak ritkán adódnak, ezért a valóságban **realizált fekunditással** (továbbiakban fekunditás) számolhatunk, ami az adott körülmények között a nőstények által ténylegesen létre hozott utódok számát

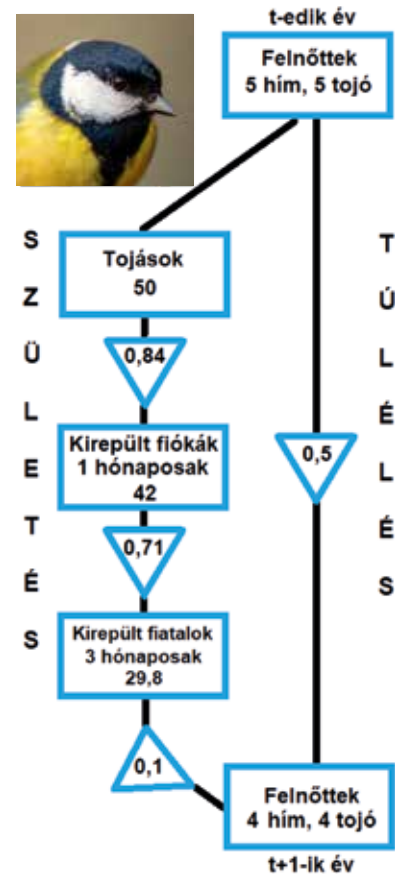
jelenti. A babzsizsik (*Acanthoscelides obtectus*) nősténye, amennyiben mézes vízzel itatják, kb. 120 tojást rak, ellenben csak kb. 30-at, ha ilyen táplálékot nem kap (Leroi 1978). A szaporodás időszakában elérhető készletek tehát jelentősen befolyásolják az utódok számát. A **túlélés** kifejezi, hogy egy korcsoport egyedinek hány százaléka jut a következő korcsoportba, vagy olyan valószínűségi változó, amely kifejezheti azt, hogy mekkora egy egyed várható élettartama vagy mekkora valószínűséggel éri meg a szaporodási életkort.

folyamatábráját láthatjuk a 3/4. ábrán, amely lényegében egy grafikus élettábla. Feltételezzük, hogy 10 azonos korú (öt hím és öt tojó) egyed egyszerre kezdi a költést t időpontban, majd a $t+1$ időpontban nyolc egyed képezi a következő generáció kiindulási létszámát. (Eltérően a szócínege életciklus modelljétől az alap demográfiai modellek általában csak a nőstényeket veszik figyelembe.) Az életcikluson belül megkülönböztetjük

szakirodalomban. Az alábbiakban azt a definíciót fogadjuk el, mely szerint a populációra jellemző generációs idő **az egyes egyedek egyedi életének kezdetétől az első utódjuk egyedi életének kezdetéig eltelt időtartamok átlaga**.

A generációs idő tekintetében óriási különbségek vannak az élővilágban. Egy *Escherichia coli* baktériumpopuláció generációs ideje kedvező körülmények között akár negyedórákban mérhető, egy levéltetűfajnak évente akár 10 generációja is lehet, azaz közelítően 0,1 év a generációs idő. Az európai angolnának (*Anguilla anguilla*) 5-20 év a generációs ideje (6/13. ábra). Ember esetében a generációs idő eltérő lehet az egyes földrészekben. A humán genomon az utóbbi 250 ezer évben történt mutációs mintázatok vizsgálata alapján 27 évre teszik az átlagos generációs időt (Wang és mtsai 2021). A nőknél 23 év, a férfiaknál hosszabb, 31 év a generációk átlagos időtartama. Egyes bambuszfajok (*Phyllostachis* spp.) 100-120 éves korukban hoznak először és utójára termést. A generációs idő legtöbb állat- és növényfajnál csak kismértékben tér el a különböző természetes populációik között. Az ember esetében viszont jelentős különbségek lehetnek a populációk között a társadalmi körülményektől függően.

Egyszer szaporodónak, **szemelpárnak** (latin: *semelparus*, *semel* = egyszer, *pario* = szül, létrehoz) nevezünk egy fajt, ha az egyedek életében csak egy szaporodási esemény lehet, utána a szülői egyedek elpusztulnak. Ebben az esetben a reprodukcióra rendszerint nagy az energiaráfordítás. **Iteropár** (latin: *itero* = ismét) a szaporodási típus, ha az egyedek az életük során többször is szaporodhatnak. Ekkor az egyes reprodukciós eseményekbe fektetett energia kisebb. A két alapvető szaporodási típus része



3/4. ábra. A szócinege (*Parus major*) életciklusának folyamatábrája. A 10 felnőtt egyedtől 50 tojás származik, a kirepült fiatal egyedek alacsony túlélése (a háromszögekben látható túlélési arányok) azonban csak három egyedet eredményez a következő évre. Az eredeti felnőttek 50%-os túlélése mellett ez összesen nyolc felnőtt egyedet jelent. A feltüntetett túlélési ráták mellett a populáció rövid időn belül kipusztulna. A bevándorló egyedek számától függ a populáció fennmaradása. A generációk korstruktúrájától eltekintünk [Perrins (1965) adatait felhasználva, Begon és Mortimer (1981) nyomán módosítva]. Fotó: Török Miklós

az életmenet-stratégiáknak (5.2.5 és lásd alább). A szaporodás mindkét esetben történhet jól körülhatárolható (továbbiakban szaporodási) időszakhoz kötve vagy anélkül.

A demográfiai jellemzőket és azok mértékét a következőkben **determinisztikusnak** tekintjük, mert ez a modellek előfeltétele. Természetesen a demográfiai paraméterek a valóságban az egyedek között sztochasztikus változékonyságot mutatnak (**demográfiai sztochaszticitás**). A **környezeti sztochaszticitás** a populáció összes egyedét érintő, térben, időben megnyilvánuló véletlenszerűség.

3.2 POPULÁCIÓK MÉRETE ÉS DENZITÁSA

Korunkban jelentős természetvédelmi és gazdasági érdekek fűződnek a növény- és állatpopulációk méretének, abundanciájának a megállapításához. Az **abundancia** (tömegesség) egy populációnak például egyedszámmal vagy biomasszával kifejezett méretét jelenti.

A már említett census csak nagyon ritkán alkalmazható a természetes populációknál, ezért különböző **mintavételi eljárásokat** dolgoztak ki. Bármilyen módszerrel végezzük is azonban a mintavételt, amely intenzitását, helyét és idejét tekintve kritikus eleme minden vizsgálatnak, több-kevesebb pontossággal csak **becsülni** tudjuk a populációk méretét. A modern demográfiai vizsgálatok során gyakran alkalmazott populációméret-becsülő eljárás a **fogás–jelölés–visszafogás** módszer (3.TA1), mely egy adott területen található egyedek számát becsüli (Southwood 1984, Krebs 1989, Demeter és Kovács 1991). Lényege egy populáció több egyedének megjelölése, majd a jelölt egyedek szabadon bocsátása és egy idő múlva, a jelölt és nem-jelölt egyedek kellő keveredését követően, egy új mintában a jelöltek arányának megállapítása. Botanikai, és sok esetben zoológia vonatkozásban is, a területi mintavételezés alakilag legtöbbször **kvadráton** (négyzetű területen) alapul. Mérete és alakja függ a vizsgálandó taxonoktól.

Amennyiben a populációméretet terület- (pl. m^2 , ha, km^2) vagy térfogategységre (pl. liter, m^3) vonatkoztatjuk, **denzitás** (sűrűség) értékekhez jutunk. A terület- vagy térfogategység megválasztása összefügg az állat- vagy növényfaj testméretével.

3.3 FEKUNDITÁSI PROGRAMOK

A **fekunditási programok** olyan, genetikailag meghatározott szaporodási stratégiák, amelyek az adott életciklus és a vele szoros kapcsolatban lévő szaporodási típus jellemzői. A szaporodási eseményeket, az eseményekénti utódok számát és a szaporodási időt írják le. Mindezeket környezeti hatások befolyásolhatják. Ilyen az ún. magbankképzés (3.4.1), a szinkronizált tömeges utódprodukció (3.TA2) stb. Ezek összefüggésben állnak az életmenet-stratégiákkal (5. fejezet), mint például az ún. **kockázatsökkentés** (vagy kockázatsztetosztás). Ennek során egy gyakran változó, az utódokra vonatkozóan nehezen

megjósolható minőségű környezetben élő egyedek (pl. sok egyéves növény- és sáskafaj esetében) mag-, vagy tojásbankot képeznek, amelyből az utódok több éven át szétszórva kelnek ki. Ez biztosítja a populáció fennmaradását akkor is, ha az adott évben valamennyi kikelt vagy megszületett egyed elpusztul. De ugyanez lehetővé teszi azt is, hogy forrásellátottság szempontjából kedvezőtlen évben az egyed „újra kalibrálja” szaporodását és az átlagosnál kevesebb utódot neveljen fel (lásd még egyedi optimalizáció, 5.TA2).

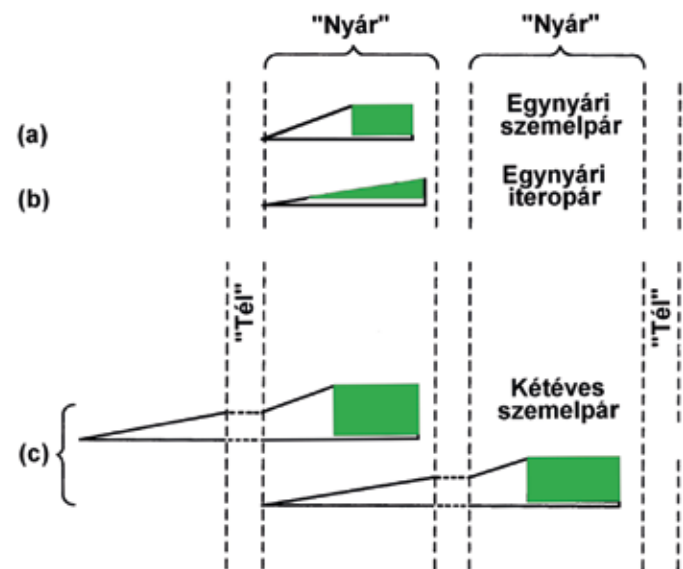
3.4 ÉLETCIKLUSOK

Az életciklusok (az ivaros szaporodó populációkban a zigóta kialakulásától az egyed elpusztulásáig eltelt időtartam) négy alapvető típusba sorolhatók.

3.4.1 Szemelpár fajok elkülönülő szaporodási időszakokkal

Ilyen életciklussal nagyon sok, egyetlen naptári évben élő növény- és rovarfaj rendelkezik. Például a tavasszal kikelt csíranövényből felnövekedő növény még a szezon folyamán magot hoz, majd ősszel elpusztul, tehát a ciklus hossza 12 hónap vagy annál rövidebb (3/5A. ábra).

Ide tartoznak az egyényári növények, például a pásztortáska (*Capsella bursa-pastoris*) és az egyényári perje (*Poa annua*), az állatok



3/5A. ábra. Uniter élőlények főbb életciklusai. Az egyéves (egyényári) szemelpár (a) és iteropár (b) esetében az évszakok (tél és nyár) jelentős szerepet játszanak, mert az összes szaporodó egyed a tél beálltával elpusztul és csak az áttelelni képes fejlődési stádiumok maradnak meg. A két éves szemelpár (c) a második évben szaporodik és azután pusztul el. A rajzok bal oldali csúcsa az egyed fejlődésének kezdete, a vízszintes teljes hossz az élettartama és a zöld rész a szaporodási szakasz [Begon és mtsai (1990) nyomán módosítva].



3/6. kép. Pásztortáska
(*Capsella bursa-pastoris*, Cruciferae)
© H. Zell

közül a rovarfajok többsége szemelpárnak tekinthető. A gyapjaslepke (*Lymantria dispar*) június végétől augusztus közepéig kikelő felnőtt egyedei a párzást követően tojászsomókat raknak (ezeket tekintjük **kohorsznak**, de lásd még 3.5), majd elpusztulnak. A tojások áttelelnek, a kikelő lárvák júliusra fejezik be a fejlődésüket és a bából való kikelés után új lepkenemzedék jelenik meg.

Ennél és sok más egyéves faj esetében a generációk egymástól elkülönülők, diszkrétek. Szemelpár fajok között két vagy több évig élők is előfordulnak (3.TA3).

A természetes szemelpár populációkban gyakori a **magbank** (növényeknél) vagy **tojásbank** (állatoknál) képződése. Az, hogy melyik mag milyen időtartamú **nyugalmi állapotra (dormanciára)** programozódik, valószínűleg véletlenszerű. A pásztortáskával végzett egyszerű kísérlettel megmutatható a magbank létezése. Egy olyan kvadrátba, ahol azelőtt nem fordult elő a növény, elvetjük a magjait. A felnövekedő új növények termést hoznak, a magvak szétszóródnak a kvadrátban. A következő évben a kikelt pásztortáska egyedeket magképzés előtt eltávolítjuk a kvadrátból. A rákövetkező években is ugyanezt tesszük, mindaddig, amíg újabb növények jelennek meg. Az



3/7. kép. Gyapjaslepke
(*Lymantria dispar*, Erebidae)
hímje, jellegzetes fésűszerű csáppal
Fotó: Csóka György

egyszeri magszórásból még akár öt év múlva is csíráznak növények, a csírázóképeség mértani sorozat szerint csökken az időben (3/6. ábra). A jelenség nem korlátozódik az egyéves növényfajokra. A tojások tartós nyugalmi állapota például több egyenesszárnyú fajra is jellemző. A hazánkban is élő ritka és védett fűrészlábú szöcske (*Saga pedo*) szűznemzéssel (partenogenetikusan) szaporodik és a lerakott tojásainak többsége három év alatt

(Lemonnier-Darcemont és mtsai 2009), néhány pedig még öt év diapauza után is kikelhet (Nagy B., személyes közlés).

A magbankot képző populációknál csökkenhet a kipusztulás esélye egy adott területről, melynek humán vonatkozása egyes esetekben komoly jelentőséggel bírhat. Gondoljunk az örömlévelű parlagonfű (*Ambrosia artemisiifolia*) által okozott népegészségügyi problémára, melynek mérséklése meglehetősen nehézkes. A széllel terjedő magvak egy területen megtelepedve akár 20 évig is életképesek maradnak.

A hosszabb ideig nyugalmi állapotban (magbankban) lévő magvaknak rendkívül nagy jelentősége van a sivatagi, félsivatagi életmódhoz alkalmazkodott rövid életű (efemer), szemelpár növényfajok esetében. A gyakran hosszú évekre talajba került magvak a megjósolhatatlan időközönként jelentkező csapadék hatására extrém gyorsasággal csírázhatnak. A „szülők” és az utódok nem alkotnak átfedő generációkat, ugyanakkor az egy adott évben szaporodó egyedek különböző évekből is származhatnak (3.TA3).

3.4.2 Szemelpár fajok tetszőleges időpontbeli szaporodással

Ebben az esetben az egyedfejlődés és a szaporodás az év bármely időszakában megtörténhet, azonban minden egyed generációs ideje azonos. A tetszőleges időpontbeli szaporodást folyamatos szaporodásnak is nevezik. Az indo-pacifikus tengerekben honos nappali polip (*Octopus cyanea*) lehet példa erre a típusra (3/5B. ábra). A meleg, sekély vizű tengerek lakója. Az év bármely szakában szaporodhat, de mindegyik példány életideje kb. 12-15 hónap.

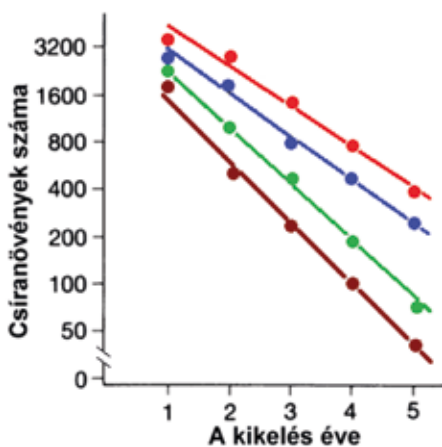
Ez a viszonylag ritka életciklus nem fluktuáló környezetben alakulhat ki, ahol a környezeti tényezők (pl. hőmérséklet, táplálékellátottság) állandónak tekinthetők. Az egyedek maguk választják meg a szaporodás időpontját, ennek ellenére a populációban, mindig találhatóak éppen szaporodó egyedek. A szaporodás után az egyedek elpusztulnak.

3.4.3 Iteropár fajok elkülönülő szaporodási időszakokkal

Ez az egyik leggyakoribb szaporodási mód a két évnél hosszabb életű fajok körében. Az egyedi élet során több szaporodási esemény is lehet. A generációk átfednek, azaz a szülők és az utódok



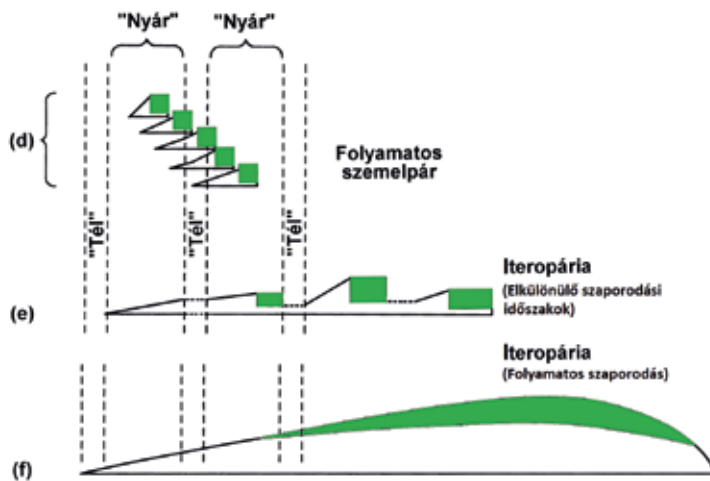
3/8. kép. Fűrészlábú szöcske
(*Saga pedo*, Tettigoniidae)
Fotó: Szövényi Gergely



3/6. ábra. A magbankból kelt csiranövények száma (logaritmusos skála) az évek során néhány egyéves szemelpár növényfaj esetében: mezei tarsóka (*Thlaspi arvense*, piros), pásztortáska (*Capsella bursa-pastoris*, kék), tyúkhúr (*Stellaria media*, zöld), közönséges aggófű (*Senecio vulgaris*, barna) [Begon és mtsai (1990) nyomán módosítva].



3/9. kép. Nappali polip
(*Octopus cyanea*, Octopodidae)
© Pauline Walsh Jacobson



3/5B. ábra. Uniter élőlények főbb életciklusai. (d) Folyamatos szemelpár (tetszőleges időpontban szaporodó fajok) az év bármely szakaszában szaporodhatnak, azután elpusztulnak. Több évig élő iteropár fajoknál a szaporodás történhet elkülönülő szaporodási időszakokban (e) vagy folyamatosan (f). A jelölések mint a 3/5A. ábrán [Begon és mtsai (1990) nyomán módosítva].

egyszerre vannak jelen a populációban (3/5B. ábra). A mérsékelt övben az évszakok, a trópusi övben száraz és esős időszakok elkülönítő hatása miatt jelentkehetnek a körülhatárolható szaporodási időszakok. A hazánkban gyakori széncinege is ide tartozik. A széncinegék várható élettartama a különböző európai populációkban 2-3 év (Payevsky 2006), de az egyedek már egyéves korukban szaporodhatnak. Ezzel ellentétben a hosszú életű fajoknál az ivarérettség elérése általában több évet igényel, például a dolmányos albatrosz (*Thalassarche melanophris*) 5-7 éves korára éri el az ivarérettséget, de akár 30 évig is élhet. Növények körében ide tartoznak a fásszárúak.



3/10. kép. Dolmányos albatrosz (*Thalassarche melanophris*, Diomedidae) © J.J. Harrison

3.4.4 Iteropár fajok tetszőleges időpontbeli szaporodással

Általában olyan fajokat sorolhatunk ide, amelyeknél a szaporodás az élet során többször lehetséges, és erre nézve nincs kitüntetett szezonális időszak sem. A generációk itt is átfedők. Ez a szaporodási mód jellemző az emberre is. A tengeri élőlények sorában, többek között, előfordul a soksertéjű férgesknél, így a mélytengeri *Hyalinoecia robusta* (Polychaeta, Onuphidae) fajnál is, amely partenogenetikusán minden évben szaporodik (Arias és Paxton 2022), az árapály zónában élő rákoknál (Decapoda) és puhatestűeknél (Gastropoda) (Collin és mtsai 2017). A korallzátonyokon élő halfajok is gyakran iteropár szaporodásúak, például az ajakoshalakhoz (Labridae) tartozó *Thalassoma hardwicke*,

amelynél az ívás újhord idején mutat maximumot, de más holdfázisban is előfordul a populációban (Mitterwallner és Shima 2022).

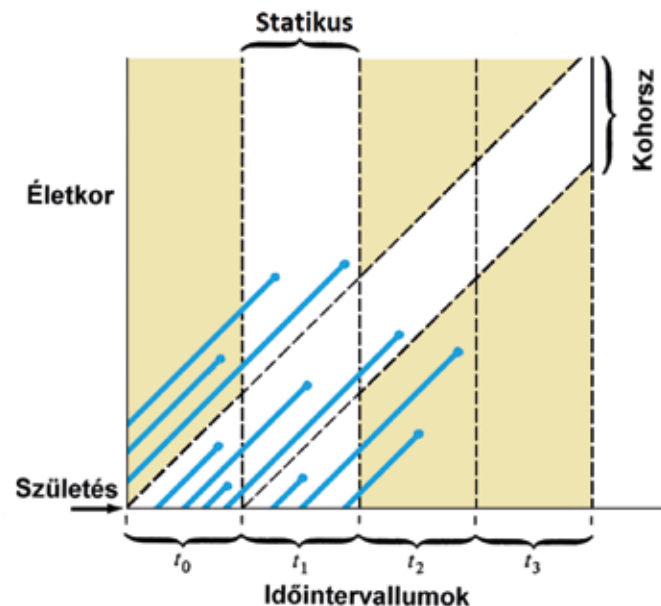


3/11. kép. *Thalassoma hardwicke* (Labridae) © Philippe Bourjon

3.5 ÉLETTÁBLÁK SZERKEZTÉSE, MUTATÓIK ÉS ÉRTELMEZÉSÜK

A demográfiai vizsgálatok alapját általában az élettáblák képezik, melyekből **túlélési és mortalitási görbék** szerkeszthetők. Az élettábla adatok számos alapvető demográfiai folyamat megismerésére adnak lehetőséget.

Valamennyi élettáblára – függetlenül a szaporodási típustól – érvényes, hogy alapadatokként fejlődési kategóriánkénti vagy korcsoportonkénti egyszámokat tartalmaz. A konvencionális élettáblák készítése két egészen eltérő megközelítéssel lehetséges: az **első** esetben egy közel azonos időpontban keletkezett, kikelt vagy megszületett egyedek csoportjának, melynek neve **kohorsz** (latin: *cohors* = a légió első, legnagyobb katonai egysége) **sorsát követjük nyomon, ameddig ennek a csoportnak az utolsó egyede is el nem pusztul** (3/7. ábra). Azaz, egy növényállomány nagyjából azonos időben megérett magjainak, egy rovarpopuláció azonos időben lerakott



3/7. ábra. Kohorsz (dinamikus) és statikus (szegmens) élettábla elvi alapja. A t_0, \dots, t_3 szakaszok az egyedek megszületésének és nyomonkövetésének időtartamát jelölik. A két vonalak egyedeket, a vonalak végén látható pontok pedig elpusztulásukat jelentik. A feltüntetett kohorsz egyedei a t_0 időszakban születtek, a statikusként vizsgáltak pedig a t_1 időszakban esnek bele korukra való tekintet nélkül [Pianka (1988) nyomán módosítva].

tojásainak egyedszámváltozását regisztráljuk. (Egyetlen szülő egy alkalommal született utódai, egyetlen madár fészekaljában lévő fiókák együttese is kohorsznak számít, azonban az ilyen vizsgálatok nagyszámú egyedre kívánnak, ezért szokták összevonni több szülő utódait.) Egy kohorsz egyedszáma alapján készült élettáblát **kohorsz** vagy **dinamikus élettáblának** nevezzük. Elkészítése nagy figyelmet igényel, de az ilyen élettábla teszi lehetővé a fajspecifikus halálozási dinamika tanulmányozását.

A **második** megközelítés **egy rögzített megfigyelési időintervallumban veszi figyelembe az egyedek számát**, stádiumok vagy korcsoportok szerinti bontásban (3/7. ábra). Az ilyen adatokból készült élettáblát **statikusnak** nevezzük. Használatos a kifejező **korstruktúra tábla** elnevezés is, de előfordul a **szegmens** megjelölés is. Ez az élettábla egyrészt



3/12. kép. Közönséges tarlószáska (*Chorthippus brunneus*, Acrididae)
Fotó: Szóvényi Gergely

alkalmas lehet a kohorsz élettábla közelítésére is. Másrészt viszont sokszor pontatlan, mert a mintába kerülő növények vagy állatok életkorának meghatározása gyakran bizonytalan. A növények élettáblájának készítése annyiban könnyebb, hogy a helyben találhatóáguk (és jelölhetőségük) a folyamatos azonosítást lehetővé teszi. A statikus élettábla az adott időszakaszban élő

populáció összetételét hivatott tükrözni pontos vagy becsült életkori adatok alapján. Utóbbi az állatökológiában gyakori. Ember esetében mind kohorsz, mind pedig statikus élettábla viszonylag könnyen készíthető az elérhető nagyszámú vitálistatistikai és más nyilvántartások alapján. A kétféle élettábla lényegében azonos akkor, ha a populáció struktúrája időben nem változik, azaz **stabilis**. Humán statikus élettáblák például államigazgatási szempontból is fontos információkat nyújthatnak.

Visszatérve a kohorsz élettáblára, annak elkészítése általában csak szigorúan kontrollált körülmények között (állatok esetében például laboratóriumban, állatfarmon) lehetséges. Ez egyúttal azt is jelenti, hogy a természetes mortalitási faktorok (ragadozás,

parazitizmus stb.) itt nem érvényesülnek. Természetes körülmények között csak bizonyos fajoknál készíthetünk viszonylag könnyen kohorsz élettáblát, például a természetes élőhelyükön mesterséges odúban költő madarak fiókáit (az adott évben ott költő összes egyed összes fiókája lesz egy kohorsz) gyűréssel megjelöljük, majd a következő években a visszatérő gyűrűs egyedek alapján tudjuk nyomon követni a kohorsz egyedszámának változását.

A hazánkban is gyakori közönséges tarlószáska (*Chorthippus brunneus*) egy kohorszának élettábláját a 3/1. táblázat mutatja. E sáskafaj egyedei a tojásból négy lárvastádiumon keresztül fejlődnek imágóvá. A kohorsz élettáblában szereplő legfontosabb változók a következők (x a következőkben életkorra vagy fejlődési stádiumra utal):

- A tényleges a_x ($x = 0, 1, \dots$) mért egyedszámokat az a_x oszlop tartalmazza. A közönséges tarlószáska élettáblájában a kiindulási tojásszám (a_0) 44 000, ami számos nőstény nagyjából egy időben rakott megtermékenyített petéjét jelenti. Minden további oszlop adatai az a_x adatokból származtathatók.
- A második oszlop (l_x) az a_0 kezdeti egyedszámra normált a_x adatokat mutatja, melyet **túlélésnek** vagy túlélési rátának is nevezünk. Az ökológiában az l_x az x stádiumra vagy korcsoportra megmaradt egyedszám és a kiindulási egyedszám arányát fejezi ki ($l_x = a_x/a_0$). (A humán vitálistatistikákban l_x -nek eleve a_x -et tekintik, vagyis l_0 -nak a_0 felel meg. Ennek megfelelően ott módosul a további mennyiségek megadása is.) Az l_0 értéke 1, néha, főleg a régebbi irodalomban 1000 is lehet (Hutchinson 1978, Begon és Mortimer 1981).
- Az **elpusztult egyedeknek a kiindulási tojásszámra vonatkozó arányát** (halálozási ráta) az x stádiumban (d_x) megkapjuk, ha két egymásra következő stádium túlélési arányának $l_x - l_{x+1}$ [$= (a_x - a_{x+1})/a_0$] különbségét képezzük. A tarlószáskánál a $d_0 = 1,000 - 0,080 = 0,920$.
- A **korspecifikus** vagy **stádiumspecifikus halálozási ráta** (q_x) a pusztulás intenzitását méri az x stádium ideje alatt, azaz $q_x = (a_x - a_{x+1})/a_x$. A 3/1. táblázatban látható, hogy a közönséges tarlószáska esetében q_x értéke legnagyobb a tojásstádiumban, viszonylag alacsony és egymáshoz hasonló a lárvastádiumokban. A tarlószáskánál a $q_0 = d_0/l_0 = 0,92$.

3/1. táblázat. A közönséges tarlószáska (*Chorthippus brunneus*) kohorsz élettáblája. Összesen hat fejlődési stádiummal számolunk, melyek közül csak az imágóknak (kifejlett, ivarérett egyedek) vannak utódaik, ezért az m_x oszlop első öt cellája üresen marad [Begon és mtsai 1990] nyomán módosítva].

x	a_x	l_x	d_x	q_x	k_x	F_x	m_x	$l_x m_x$
Tojás (0)	44 000	1	0,920	0,92	1,09			
Lárval (1)	3513	0,080	0,022	0,28	0,15			
Lárvall (2)	2529	0,058	0,014	0,24	0,12			
Lárvalll (3)	1922	0,044	0,011	0,25	0,12			
LárvalV (4)	1461	0,033	0,003	0,11	0,05			
Imágó (5)	1300	0,030				22 615	17	0,502

- Néha feltüntetjük az ún. ölfőhatást (k_x) is, ami a stádiumra jellemző halálozás standardizált mérőszáma:

3/2. táblázat. A Rhum-szigeten vizsgált nőstény gímszarvas (*Cervus elaphus*) borjak kohorsz élettáblája. A borjak 1957-ben születtek [Lowe (1969) nyomán módosítva].

Életkor években (x)	Túlélés (l_x)	Mortalitás (d_x)	Korspecifikus mortalitás (q_x)
1	1	0	0
2	1	0,061	0,061
3	0,939	0,185	0,197
4	0,754	0,249	0,330
5	0,505	0,200	0,396
6	0,305	0,119	0,390
7	0,186	0,054	0,209
8	0,132	0,107	0,810
9	0,025	0,025	1

$k_x = \log_{10} a_x / a_{x+1} = \log_{10} l_x / l_{x+1}$. A denzitásfüggés és a populáción belüli verseny kimutatásában használják (4.4).

A kohorsz élettábla mutatóinak valószínűségi jelentését a (3.TA4)-ban ismertetjük.

A populációméret alakulásában természetesen alapvető szerepe van az egyedi utódprodukciónak, azaz a

fekunditási rátának (m_x). Ezen az ivaros szaporodásnál többnyire az egy nőstényre eső

átlagos utódszámot (néha azok közül is csak a nőstényeket) értjük egy

adott életkori időintervallumban (pl. egy év alatt) vagy fejlődési stádiumban.

Állatökológiai vizsgálatok során a populáció adott korcsoportbeli összes nősténye

által létrehozott (néha csak nőstény) utódok számát F_x -szel szokás jelölni.

A többi rovarhoz hasonlóan a közönséges tarlószécska esetében is fennáll, hogy tojásokat csak az imágók raknak,

ezért a tojás- és lárvastádiumok m_x cellái üresen maradnak. A 3/1.



3/8. ábra. Egy gímszarvas (*Cervus elaphus*) fogából készített csiszolat az életkor megállapítása céljából. A fogak növekedését nyári szélesebb (világos) és téli keskenyebb (sötétebb) sávok jelzik [Preparátum és fotó: Marosán Miklós].

táblázatban a hímek és nőstények együttes egyedyszáma van feltüntetve, ha csak a nőstény egyedekre adnánk meg a fekunditási rátát, az durván a kétszerese lenne a táblázatban szereplő értéknek.

Statikus élettábla esetében a fenti mennyiségeket akkor számoljuk fenntartás nélkül, ha a statikus élettáblát egy kohorsz élettábla közelítésének tekintjük.

A **kohorsz élettábla** elkészítése – mint említettük – a legtöbb természetes populáció esetében viszonylag nehéz. Ehhez több nőstény nagyjából egy időben született utódját szokták vizsgálni. A hosszabb élettartam kitarító megfigyelést igényel, mint amelyet Lowe (1969) gímszarvasokon (*Cervus elaphus*) végzett, amelyek akár 16-18 évig élhetnek természetes körülmények között. A szarvas-tehenek a negyedik évtől kezdődően általában 1-2 évente egy-egy borjat ellenek (nagyon ritka az ikerszülés). Egy Skócia partjainál található, kb. 10 000 ha méretű szigeten (Rhum, korábban Rùm) évente átlagosan 1500-1800 gímszarvaszt számláltak. A vizsgálat ideje alatt (1957 és 1966 között) természetes halállal összesen körülbelül 700, vadászatok alkalmával pedig 2100 állat pusztult el. A szarvaspopuláció számlálását közvetlen megfigyeléssel, a vadászatok terítékének részletes vizsgálatával, valamint az elhullott állatok felkutatásával végezték. A tapasztalatok szerint két ember 1 hónap alatt tudta átfésülni a szigetet, és az elhullott állatok kb. 85%-át találták meg.

A **kohorsz** vagy **dinamikus élettábla** készítéséhez az 1957-ben született nőstény borjak életét követték nyomon. 1966-ra a kohorsz kb. 90%-a elpusztult. Az adott kohorszba tartozás besorolása kisebb részt a fülbe rögzített biléták, nagyobbrészt a fogak kopása alapján történt (3/8. ábra). Az ezen adatokból készített élettábla (3/2. táblázat) jelentős korszpecifikus mortalitást mutatott idős korban.

A **statikus élettábla** készítésére szintén az 1957 és 1966 között elpusztult gímszarvas tehenek adatait használták, de ebbe – a szegmens elve szerint – már bevonták az összes további életkorban elhullott teheneket is. A cél ugyanis az volt, hogy az 1957-es **korösszetételt rekonstruálják**. Az élettábla adatai között nyilván fiatal és idős tehen egyaránt szerepelt. Az elhulláshoz tartozó életkor meghatározása az előbbivel azonos módon történt. A logikai út a következő volt: ha egy elhullott állatot 1960-ban 10 évesnek találtak, akkor 1957-ben 7 éves volt (és 1950-ben született). Ilyen módon megbecsülték az 1957-es szarvas-tehen-populáció korösszetételét és méretét (3/3. táblázat).

A statikus élettábla készítésekor feltételezték, hogy a környezet stabil volt, azaz az 1957 előtti években nem okozott sem a szaporodásban, sem a mortalitásban variációt, vagyis például az 1957-ben élt 59 hatéves tehen az 1956-os 78 öt éves egyed túlélteit jelenti, és így tovább visszafelé. Azaz, mintha az aktuális populációt egyetlen kohorszként kezelnénk. Viszont ezt a feltételezést a táblázat halálozási és túlélési mutatói nem támogatták, mert 1958-ban és 1966-ban több egyed található, mint az ezeket megelőző években. Vagyis a táblázat alapján készített korcsoportonkénti mortalitási becslés nem pontos. Ahogy Lowe megjegyzi, egy elhullott állat teste a nyári hónapokban 3 hét alatt

3/3. táblázat. A Rhum-szigeti gímszarvas (*Cervus elaphus*) tehének statikus (szegmens) élettáblája. Az 1957-es rekonstruált népesség késsel kiemelve. A sárga szín azokat az adatokat jelöli, ahol ellentmondások keletkeztek az élettáblában [Lowe (1969) nyomán módosítva].

Életkor (x)	Egyedszám (a_x)	Túlélés (l_x)	Mortalitás (d_x)	Korspecifikus mortalitás (q_x)
1952(1)	129	1	0,116	0,116
1953(2)	114	0,884	0,008	0,009
1954(3)	113	0,876	0,251	0,287
1955(4)	81	0,625	0,020	0,032
1956(5)	78	0,605	0,148	0,245
1957(6)	59	0,457	0,047	-
1958(7)	65	0,504	0,078	0,155
1959(8)	55	0,426	0,232	0,545
1960(9)	25	0,194	0,124	0,639
1961 (10)	9	0,070	0,008	0,114
1962 (11)	8	0,062	0,008	0,129
1963 (12)	7	0,054	0,038	0,704
1964 (13)	2	0,016	0,008	0,500
1965 (14)	1	0,080	-0,023	-
1966 (15)	4	0,031	0,015	0,484
1967 (16)	2	0,016	-	-

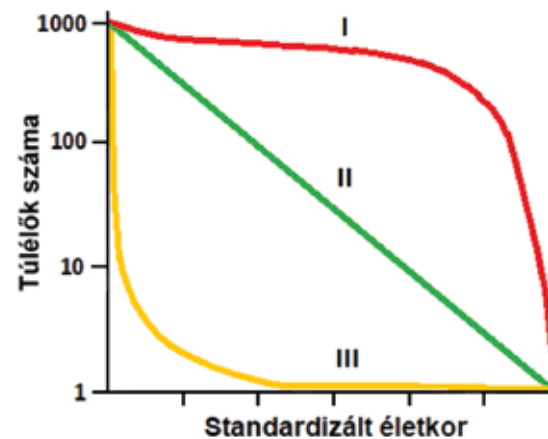
lebomlik, eltűnik, ezért nyilván nem minden elhullott egyed megtalálhatta meg, ténylegesen az 1957-es állománynak csak a 87%-a került elő. Az összes mortalitást figyelembe véve, a legnagyobb pusztulás (37,1%) az egyéves borjaknál jelentkezett, a fennmaradó különbség a bikák (30,4%) és a tehének (32,5%) között oszlott meg. Az átlagos évi halálozás a bikák között 3,5%, a tehéneknél 4,3% volt. A halálozás okai közt ragadozás, szikláról való leesés, törések (láb és állkapocs!), valamint kerítések és különféle huzalok által okozott sérülések is voltak, azonban a szarvasok többsége a rossz táplálkozás és éhezés következtében pusztult el.

3.6 TÚLÉLÉSI GÖRBÉK

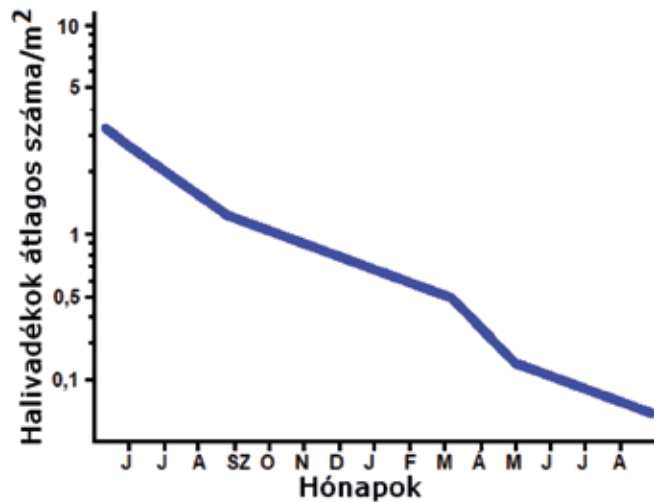
A túlélési görbe a vizsgált populációban, időegység alatt megmaradó, túlélő egyedek standardizált számát (l_x) mutatja. Az l_x -eket logaritmikus skálán ábrázolva lehetővé válik a görbék összehasonlítása fajok, populációk, ivarok, élőhelyek között. Túlélési dinamikáról tulajdonképpen csak kohorsz élettáblára alapozva beszélhetünk. Azonban gyakran nevezük túlélési görbének (pl. humán vonatkozásban) a statikus élettábla alapján szerkesztett életkorra vonatkozó egyedszám grafikonokat is.

Különböző fajok túlélési vonásait és a köztük lévő eltéréseket már korán leírták. A jellegzetes vonások alapján túlélési típusok állapíthatók meg (3/9. ábra). A három fő túlélési típus a

kézikönyvek sztereotip ábrájává vált, holott érvényességi körük meglehetősen korlátozott, mivel a fajok között jelentős eltérések lehetnek. Az I. típus csak az idős korban mutat jelentős túlélés-csökkenést, a fejlett utódgondozás miatt a fiatalkori mortalitás minimális. A II. típus az életkor előrehaladtával közel egyenletesen csökkenő túlélést jelez. A III. pedig rendkívül jelentős



3/9. ábra. A túlélési görbék három idealizált típusa. Az I-es a jelenkori emberre, a II-es a legtöbb madárfajra, a III-as pedig a rovarokra és halakra jellemző. A túlélők számát logaritmikus skálán tüntettük fel [Pearl (1928) nyomán módosítva].



3/10. ábra. Az atlanti lazac (*Salmo salar*) halivadékok túlélése kikelésük helyén mért denzitással becsülve, 1973-74-ben. (A logaritmus skálán látható csökkenés valójában exponenciális csökkenésnek felel meg.) [Gardiner és Geddes (1980) nyomán módosítva].

mortalitást mutat az egyedi élet korai szakaszában (tojás, ikra, fiatal lárvák, halivadék stb.), mert általában hiányzik az utódgondozás, a megmaradó egyedek mortalitása viszont nagyon alacsony. A sok kivétel miatt nehéz a nagyobb taxonok fajainak kohorszait jól jellemezni. Általában mégis azt mondhatjuk, hogy az I-es típust az átfedő generációjú iteropár fajokra (pl. az afrikai elefánt, *Loxodonta africana* vagy az ember) tartják jellemzőnek. A II-est a szintén átfedő generációjú, de elkülönülő szaporodási periódusokkal rendelkező iteropár fajokra (pl. madarak), a III-ast pedig az egy- vagy többéves szemelpár fajokra (pl. rovarok, polipok), valamint néhány átfedő generációjú iteropár fajra (pl. halak). Az atlanti lazac (*Salmo salar*) ivadékainak túlélési görbéje a halfajokra jellemző III. típus

második szakaszát tükrözi (Gardiner és Geddes 1980), a Skótfelföld Shelligan Burn nevű patakjában mért halivadékdenzitás majdnem egyenletesen csökkent (logaritmus skálán) (3/10. ábra). Valószínű, hogy a mortalitás legnagyobb része a megtermékenyített ikrákat érinti, azonban ezek halandóságát szinte lehetetlen természetes élőhelyen élő populációkban nyomon követni. Különböző gerincesfajok túlélési görbéjét a 3.TA5-ben mutatjuk be.

Összevethetjük a közönséges tarlósáska és az egynyári perje túléléseit (3/1. és 3/4. táblázatok). A tarlósáska túlélési görbéje megfelelne a III. típusnak, a legnagyobb mortalitás a tojásstádiumban jelentkezik. Az egynyári perje görbéje kevésbé meredek lenne, de alapjában véve hasonlítana a sáskához. Mindkét faj egyéves és szemelpár, ennek ellenére jelentős különbség van a stádium- vagy korszpecifikus mortalitásokban (q_x). Míg a sáska korszpecifikus mortalitása nagyon magas kezdeti értéket követően többé-kevésbé azonos szinten marad (3/1. táblázat), addig a perje korszpecifikus mortalitása kezdetől fogva folyamatosan emelkedik (3/4. táblázat).

3.7 POPULÁCIÓNÖVEKEDÉSI RÁTÁK

A populációnövekedési ráták a vizsgált populáció méretének növekedését, csökkenését, nettó méretváltozását vagy éppen stagnálását jelzik valamely bázisértékhez viszonyítva, és a legfontosabb demográfiai mutatóknak számítanak. Valamennyi tárgyalásra kerülő ráta kinyerhető a fekunditási adatokat is tartalmazó élettábla adataiból. Az ismertetésre kerülő ráták bevezetését az alkalmazási körök oldaláról közelítjük meg. Megjegyzendő, hogy adott esetekben a rátákat nőstény részpopulációra számolják.

A populációnövekedési ráták nem tévesztendő össze a populációméret időbeli növekedési ütemével, mely esetben a változást valamilyen **időtartamra** vonatkoztatjuk.

3/4. táblázat. Az egynyári perje (*Poa annua*) kohorsz élettáblája. Az x oszlop a növények korcsoportjait mutatja 3-hónapos periódusokban. A 28 hónap természetesen nem a növények élettartamát, hanem a kohorsz magvakból származó első és utolsó növény kikelése és elpusztulása közötti időt mutatja, mert a magvak nem egyszerre keltek ki [Begon és Mortimer (1981) nyomán módosítva].

x	a_x	l_x	d_x	q_x	k_x	m_x
3	843	1	0,143	0,143	0,067	0
6	722	0,857	0,232	0,271	0,137	300
9	527	0,625	0,250	0,400	0,222	620
12	316	0,375	0,204	0,544	0,342	430
15	144	0,171	0,107	0,626	0,426	210
18	54	0,064	0,046	0,722	0,556	60
21	15	0,018	0,014	0,800	0,699	30
25	3	0,004	0,004	1		10
28	0	0	–			–

3.7.1 Alap populációnövekedési ráta, R_0

Tipikusan egyéves növény- vagy állatfajok esetében gyakori, hogy adott kohorsz egyedei a naptári év elején indulnak fejlődésnek, az év folyamán szaporodnak, majd el is pusztulnak, az utódok (magok, rovarok tojásai) mint egy következő kohorsz egyedei pedig alvó állapotban várják ki a következő év kedvező periódusát, és akkor indulnak fejlődésnek. A generációk tehát nem átfedők. Többnyire szemelpár fajok tartoznak ebbe a körbe, esetenként elkülönülő szaporodási időszakokkal (R általános jelentését lásd alább).

Az **alap populációnövekedési ráta** (R_0) az életképes, következő évi utódszám és a szülői kohorsz egyedszámának az aránya, vagyis a kohorsz egy egyede által a kohorsz végéig létrehozott átlagos életképes utódok száma. Nevezik még **nettó szaporodási** (vagy **reprodukciónövekedési**) **rátának** is, valamint a generációs időre vonatkozó szaporodási rátának is. Leegyszerűsítve az egy egyedre eső átlagos utódszámot jelenti. Az **alap** jelzőt az indokolhatja, hogy végül is a legtöbb természetes populáció különböző kohorszok egyedeiből áll, ezért elvileg az egyes kohorszok demográfiai tulajdonságai, mint „alaptulajdonságok” összegződnek a populáció demográfiai tulajdonságaiban.

A 3/1. táblázat a_x , l_x és m_x jelöléseit használva ($x=0, 1, \dots, x_{max}$) R_0 -t úgy írhatjuk fel, hogy

$$R_0 = \left(\frac{1}{a_0}\right) \sum_{x=0}^{x_{max}} a_x m_x, \text{ vagy másként } R_0 = \sum_{x=0}^{x_{max}} l_x m_x.$$

Ha az adott populáció elkülönülő (adott korban, stádiumban) szaporodási időszakokkal rendelkezik, akkor azt x^* -gal jelölve $R_0 = a_{x^*} m_{x^*} / a_0$. Például a közönséges tarlószécske esetében csak az imágók szaporodnak (3/1. táblázat), $R_0 = 1300 \cdot 17 / 44 \cdot 000 = 0,502$. Megjegyezzük, hogy minden szaporodási stratégiára, minden demográfiai mozzanatra tekintettel levő adekvát populációnövekedési ráta bevezetése aligha lehetséges.

3.7.2 Bruttó populációnövekedési ráta, R

Egy populáció általában különböző kohorszok tagjainak, mondhatjuk, különböző generációknak az elegye. Eltekintve

3/5. táblázat. Nyolc faj egy egyedre eső maximális **napi** bruttó populációnövekedési rátája (R_{max}) és generációs ideje (T) napokban megadva [Pianka (1988) nyomán módosítva].

Faj	Taxon	R_{max}	T_{napok}
<i>Escherichia coli</i>	Baktérium	Kb. 60	0,014 (= 20 perc)
<i>Paramecium aurelia</i>	Protozoa	1,24	0,33 – 0,5
<i>Tribolium castaneum</i>	Rovar	0,12	kb. 80
<i>Magiicada septemdecim</i>	Rovar	0,001	6050
<i>Rattus norvegicus</i>	Emlős	0,015	150
<i>Microtus agrestis</i>	Emlős	0,013	171
<i>Canis familiaris</i>	Emlős	0,009	Kb. 1000
<i>Homo sapiens</i>	Emlős	0,0003	kb. 9850 (kb. 27 év)

az ebből adódó strukturáltságtól, vizsgálhatjuk egy tetszőleges populáció egyedszámát valamely (egyszerűség kedvéért 0-nak tekintett) $t_0 = 0$ időpontban, majd T idővel később, vagyis a T időpontban. Az N_T egyedszám az N_0 egyedszámnak valamely R -szerese: $N_T = RN_0$. A – meglehetősen általánosan értelmezett – R arányszámot **bruttó populációnövekedési rátának** nevezzük. Hangsúlyozandó, hogy az R populációnövekedési ráta bevezetéséhez semmilyen feltevés nem szükséges (vesd össze az R_0 ráta bevezetések az életciklusra vonatkozó feltevésekkel). Állandó (kor)strukturájú, másképpen stabil populáció esetében a T időtartam elteltével a populáció azonosnak tekinthető az eredetivel, ezért ekkor $N_{T+T} = RN_T = RRN_0 = R^2N_0$ és általában, $N_{kT} = R^k N_0$. Természetesen R függ a T időtartamtól, generációs időtől (sőt adott esetben a T_0 időpont megválasztásától is), így R helyett jogos lehet például az R_T jelölés használata is. Ha T éppen a kohorsz létezési időtartama (vagyis a generációs idő), akkor R a kohorsz generációs populációnövekedési rátájával (R_0) azonosítható.

Ami a T időtartamot illeti, ez lehet mikrobiális szervezetek esetében akár néhány óra, máskor viszont 1 vagy több év is. Humán populációk esetében több éves T időtartamot vesznek tekintetbe. Ezek (5 év, 10 év stb.) függenek a szekuláris (naptári) időtől is.

Például tekintsük Magyarország lakosságát mint „populációt” 2006-ban, 2009-ben, 2012-ben és 2015-ben január 1.-én. ($T = 3$ év) (Demográfiai Évkönyv 2015). A vonatkozó népességszámok 10 076 581, 10 030 975, 9 931 925 és 9 855 571. A megfelelő bruttó populációnövekedési ráták: $R_{3év,2009} = 10\,030\,975 / 10\,076\,581 = 0,9955$ és $R_{3év,2015} = 9\,855\,571 / 9\,931\,925 = 0,9923$. A bruttó populációnövekedési rátáról továbbiakat lásd a 3.TA6-ot.

Ha $R < 1$, akkor a populáció csökken, ha $R > 1$, növekedik, és nem változik, ha $R = 1$. R értéke természetesen adott populáció esetén is függ a környezeti és a populáción belüli körülményektől. Adott körülmények között az R bruttó növekedési ráta elérhet bizonyos $R_{Tmax} = R_{max}$ maximumot. Stabil populációs csoportstruktúrát feltételezve az R_{max}

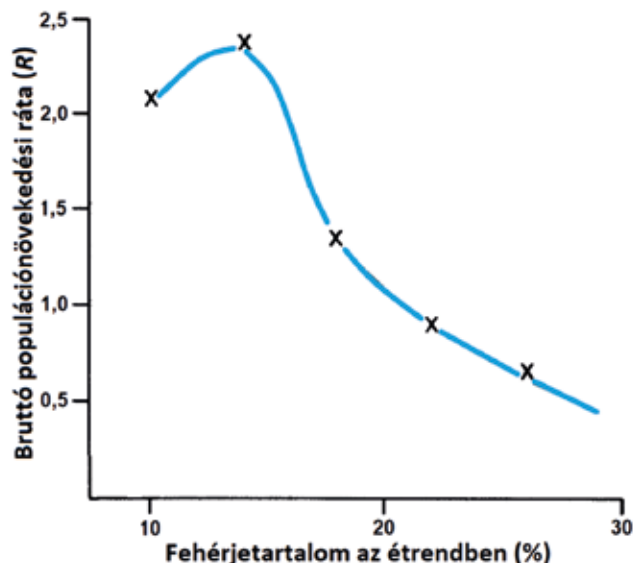


3/14. kép. Gabonaálszú (*Rhizopertha dominica*, Bostrichidae)
© Clemson University - USDA
Cooperative Extension Slide Series



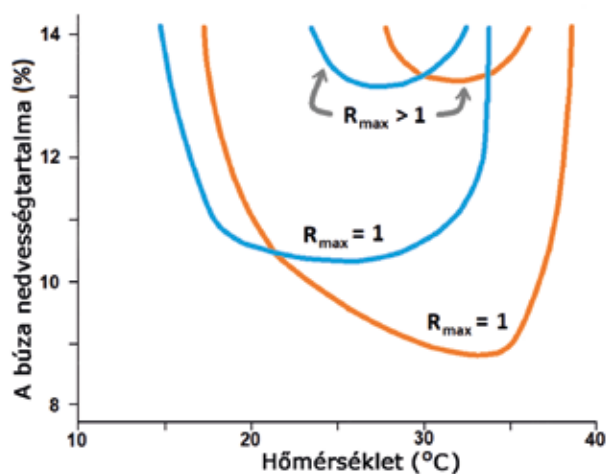
3/13. kép. Rizszsuzsok (*Calandra oryzae*, Curculionidae)
© O Leillinger

fajra jellemző, genetikailag meghatározott sajátosság. A 3/5. táblázat



3/11. ábra. Egy laboratóriumban tartott patkánypopuláció bruttó növekedési rátájának változása, ha a táplálékuk fehérjetartalmát változtatták. Az R legnagyobb értéke 2,4/év 14%-os fehérjetartalom esetén. Az ennél magasabb fehérjetartalom a táplálékban gátló hatású volt a populáció növekedésére [Crawley (1983) nyomán módosítva].

adatokat közöl különböző fajok R_{max} értékeiről (az értékek egy napra vonatkoznak, ezért $R < 1$ is lehet). Az R változását egy patkánypopuláció tápláltsági viszonyaitól függően a 3/11. ábra, míg két, gabonamagvakat fogyasztó bogárfaj (rizszszuszok, *Sitophilus oryzae* [jelenleg *Calandra oryzae*]) és gabonaálszú, *Rhizopertha dominica*) R_{max} értékeinek érvényességi határait, a hőmérséklet és páratartalom függvényében, a 3/12. ábra mutatja.



3/12. ábra. Bruttó populációnövekedési ráta értékek érvényességi határai (kontúrvonalai) két gabonában élő rovarfaj (gabonaálszú, narancssárga vonal és a rizszszuszok, kék színű vonal) esetében, ha a hőmérséklet és a gabona nedvességtartalma változik. Az alacsony nedvességtartalom, illetve a túl alacsony vagy túl magas hőmérséklet nem kedvez a szaporodásuknak [Krebs (1985) nyomán módosítva].

Bebizonyítható, hogy ha a fent feltételezett stabilitás nem is áll fenn, az esetek egy részében (Leslie-modell, 3.TA6) a T , $2T$, ... -beli populációs életkori struktúra konvergál egy bizonyos határeseti életkori struktúrához, mely tehát **aszimptotikusan stabil**. Ha tehát értelemszerű jelölést használva általános esetben az $R_{0,T}$, R_T , $2T$, ... arányok változnak is, az esetek nagy többségében előbb-utóbb bekövetkezik az egymást követő generációkra vonatkozó aszimptotikusan állandó méretarány (más esetekben ciklikus is lehet a populáció struktúrájának alakulása).

3.8 HUMÁN POPULÁCIÓK NÖVEKEDÉSE

Az emberi populáció demográfiai vonásai iránti érdeklődés nagyon régi. Mindenekelőtt a forrásokkal való kapcsolat, lokális túlnépesedések, a hosszú időn át jóval magasabb mortalitás (és alacsonyabb túlélés), az időszakosan jelentkező súlyos járványok hatásai, politikai viszonyok változásai, valamint lokálisan a be- és elvándorlás – az utóbbi különösen napjainkban nyer jelentőséget –, azok a szembeűnő jelenségek, melyekről minden tudományos számítás nélkül is tudjuk, hogy évszázadokon át befolyásolták a demográfiai folyamatokat. Ennek tanulmányozása az ipari forradalom kezdetétől azonban már „kvázi-tudományos” szintre is emelkedett; például azért, mert a biztosító társaságok kezdtek statisztikai adatokat gyűjteni a teherszállítással és emberi „kockázati tényezőkkel” összefüggésben a haszon növelése érdekében. Az iparosodásban élenjáró Angliában, az egyház-községek szintjére lebontva, éves kimutatások készültek a születések és halálozások számáról és akkor ismert okairól is a XVI. században. Az emberi népesség 1800 körül érte el az 1 milliárdos lélekszámot, azután exponenciális jellegű növekedést mutatott (27/1. ábra). Az utóbbi években a gyarapodás üteme lassult. Ugyanakkor minden korábbi, a növekedés mértékére vonatkozó prognózis hibásnak bizonyult (27/6. ábra), mert jelentős demográfiai különbségek mutatkoztak, melyek mögött gazdasági, kulturális és politikai tényezők működtek (27.1). Például míg egyes régiókban népességrobbanás, másutt éppen összeomlás zajlik. Az el- és bevándorlás is sokkal nagyobb arányokat öltött a vártnál. A „**fejlődő**” országokban a népességnövekedésnek alapvetően három okát említik (Bongaarts 1998):

- A korábban átlagosan 5-6 **gyermekszülés** ugyan 3-ra csökkent, ez azonban továbbra is 50%-kal magasabb a nulla növekedési szintre jellemző 2 gyermek/nő értéknél.
- A **halálozás** a jobb életkörülmények és egészségügyi ellátás miatt csökkent, az élettartam folyamatosan növekedik. 1950 óta a várható életkor 50%-kal emelkedett. (Az iparilag fejlett országokban 1840 óta minden évben kb. 3 hónappal növekedik a várható élettartam.)
- A legfontosabb, amit a demográfusok **populációs tehetlenségnek** neveznek, arra a tendenciára utal, hogy egy populáció változatlanul növekedik, még akkor is, ha a fertilitás a 1,9 gyermek/nő szintre csökken konstans halálozás és zéró bevándorlás mellett. Ennek oka a

populáció korösszetétele, amelyben a fiatal, nemzőképes korosztályok mérete igen nagy. Ezek a nők a gyermekszülési kort elérve még hosszú ideig fenntartják a növekedést a fertilitáscsökkenés ellenére is.

Ezzel ellentétben, Európában, Észak-Amerikában és Japánban mindenütt népességsökkenés következett be, mert már az 1970-es években a „lecserélési” szint (2 gyermek/nő) alá esett a születési ráta. Az idők számaránya viszont jelentősen emelkedett. A pontatlan becslések abból következnek, hogy a populációnövekedési előrejelzések nagyon érzékenyek a „lecserélési” szinttől való kismértékű eltérésekre.

3.8.1 A malthusi paradigma

Az emberi népesség (geometriai arány szerinti) és a táplálkozásra fordítható javak (számtani arány szerint) növekedése között fennálló különbséget elsőként Thomas R. Malthus publikálta nevezetes könyvében (1798), akkor még névtelenül.

Malthus képzett matematikus és a politikai közgazdaságtan professzora volt és személyében az első populációdinamikai modell megalkotóját is tisztelhetjük. Könyve első publikálásakor nem sokan vettek téziseiről tudomást, ellenben a második kiadás 1830-ban már óriási vihart kavart, elsősorban a túlnépesedés csökkentésére alkalmas módszerek (a szaporodásról való önkéntes lemondás, háborúk, járványok és éhezés) víziója miatt. A tények elleplezése lenne azt állítani, hogy mindezek a tényezők az azóta



3/15. kép. Thomas Malthus (1766-1834)
© Wikipedia

eltelt időszakban lényegesen változtak, vagy éppen érvénytelené váltak volna; közismert ugyanis, hogy az emberiség egész történetében alig néhány év telt el háborúk nélkül és napjainkban is milliárdok éheznek, és évente tízmilliók halnak meg betegségekben. Malthus megállapításait a populációnövekedés és a javak termelési ütemében mutatkozó különbözősége nézve a tapasztalatok nem, vagy csak részlegesen cáfolták.

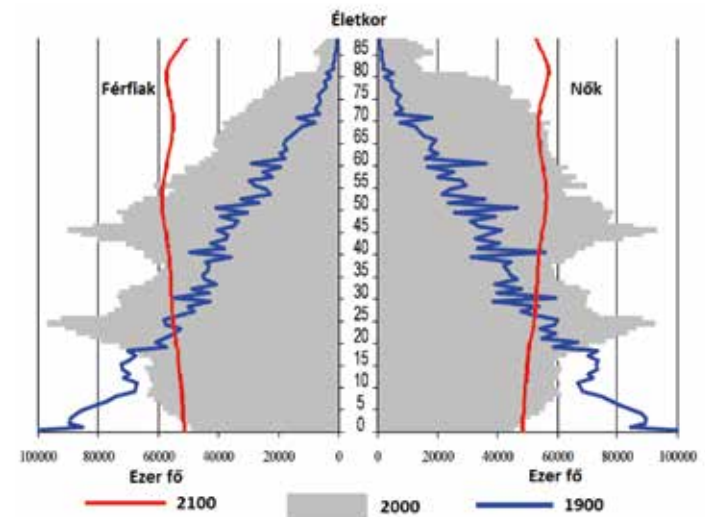
Ami a klimatikus hatásokat illeti, a mezőgazdasági termelés környezeti kitétsége (a kedvezőtlen körülmények gyakoribb megjelenése) rendszeresen szociális problémákat, éhezést, háborúkat és az emberi populáció csökkenését váltották ki. A klimatikus változások sokkal nagyobb szerepet játszhattak az emberi civilizáció alakulásában, mint azt korábban vélték, és az újabb kutatási eredmények új dimenziót adnak a klasszikus malthusi koncepciónak. Másrészt viszont, bár becslések vannak, nem ismerjük a Föld eltartóképességét az emberi populációméret szempontjából (27.1). Úgy tűnik azonban, hogy az emberi populáció növekedése teljesen eltér

a természetes populációk növekedésétől, mert az intraspecifikus verseny nem jelentkezik olyan mértékben, hogy az a populációsabályozás szintjét elérje (4. és 27. fejezet).

A humán túlélési görbe alakja (3/9. ábra I. típus) az adott populáció egészségügyi viszonyainak javulásával egyre felsőbb korcsoportokban kezd süllyedni és közben egyre „derékszögűbbé” válik (ún. **rektangularizáció**).

3.8.2 Populációs életkorfák

Az életkorfa vagy demográfiai fa a populáció korszerkezeti adatait demonstrálja a statikus élettábla adatai alapján. A már több alkalommal említett egyedi kormeghatározás nehézsége miatt az állatok esetében ritkábban készítének ilyen. Az emberi populációkra vonatkozó statikus élettáblák viszont lehetőséget kínálnak erre.



3/13. ábra. Magyarországi népesség életkorfája 1910-ben (kék vonal) és 2000-ben (szürke felület) mért, valamint a 2100-ban várható értékekkel (piros vonalak). Az 2000-es korfán világosan látszik az I. és a II. Világháború által előidézett népességihiány. Az első esetben a 80 év körüli férfiak, a második esetben a 2000-ben 30-40 éves korosztály szüleinek alacsony száma mutatja. A korfa alsó része tipikusan jelzi az előregedő társadalmat, ami még fokozottabban jelenik meg a 2100-ban várható fán [https://docplayer.hu/2100691-A-megelőzo-orvostan-es-nepegessegstan.html].

Az életkorfán minden egyes korosztályt a születéstől a legidősebb életkorig egy téglalap képvisel, melyek függőleges oldala rögzített hosszúságú, a másik oldalának hossza pedig a korosztály egyedszámának arányát mutatja az összegyedszámhoz képest. A korfának két oldalán a nők és a férfiak számát ábrázolják. Történelmi és szociológiai viszonyokkal kiegészítve tükrözi egy ország vagy azon belül egy adott terület populációját érintő eseményeket (3/13. ábra).

3.TA1 FOGÁS–JELÖLÉS–VISSZAFOGÁS MÓDSZER

A fogás–jelölés–visszafogás (JFV, capture–mark–recapture) módszer gyakran alkalmazott eljárás állapotpopulációk egyed-számának meghatározására. Olyan esetekben, amikor nagytű, nyílt területen legelésző állatok egyedszámát becsülik, modern eszközök (pl. drónok) segíthetik a felmérést. A legtöbb helyzet azonban sokkal bonyolultabb. Kis testméretű, folytonosan mozgó, például egy területen repkedő poszméhek vagy lepkek esetében másfajta módszer alkalmazása előnyös. Ekkor több tucat vagy több száz egyedet kíméletesen befognak és egyedileg, a szárnyra v. potrohra elhelyezett jelekkel, vagy ha ez nem lehetséges, akkor egységesen, az összes fogott egyedet fluoreszcens festékporokkal jelölik. (A jelölt állatok rendszeres tisztálkodása ellenére, a fluoreszcens porok még ha csak nyomokban maradnak is az állat testén, lehetővé teszik az azonosítást UV-fényben.) A jelölt egyedeket ezután visszaengedik a populációba. Feltételezik, hogy a visszabocsátástól eltelt néhány nap alatt a jelölt egyedek elkeverednek a jelöletlenekkel. Ekkor a befogást (ez a visszafogás stádiuma) megismélik. A befogott egyedek között megszámlálják a jelölt és jelöletlen egyedeket.

A legegyszerűbb populációbecslés, az ún. Petersen-módszer logikája az, hogy vizsgált populáció becsült mérete (\hat{N}) úgy aránylik a megjelölt egyedek számához (J), mint a visszafogott teljes (jelölt + jelöletlen) egyedszám (F) a visszafogott egyedek között talált jelölt egyedek számához (V). Egyenlet formájában:

$$\frac{\hat{N}}{J} = \frac{F}{V}.$$

Az egyenletet átrendezve kapjuk a becsült populációméretet:

$$\hat{N} = \frac{FJ}{V}.$$

A Petersen-módszer mellett ma igen sokféle és gyakran technikailag, valamint matematikai szempontból is bonyolult eljárást alkalmaznak (Southwood 1984, Demeter és Kovács 1991).

3.TA2 SZINKRONIZÁLT TÖMEGES UTÓDPRODUKCIÓ

Az évszázados időtartamú erdészeti feljegyzésekből ismert, hogy a hosszú életű növényfajok (akár az egyed, akár a klón élettartamát tekintve) hajlamosak a **szinkronizált tömeges termésprodukcióna** („makkos év”, masting). Ilyen években nagy területekre kiterjedve, egy populáció összes egyede, esetenként több faj egyedei is egy időpontban hoznak nagy termést. A jelenséget napjainkra már a tudományos igényű készített megfigyelések is igazolják. Leggyakrabban fajok (*Pinus*, *Larix*, *Quercus*, *Fagus* stb. genus fajai) esetében tapasztalják, de lágyszárúaknál is kimutattak, például a *Chionochloa* (Poaceae) genus fajainál. Nevezetes egyes bambuszfajok állományának 100 évenkénti egyszeri virágzása és termésképzése. Az állatvilágban viszonylag ritka ez a jelenség.

Előfordulását megfigyelhetjük a 13 és 17 éves kabócafajok körében (*Magycicada* genus), valamint egyes cserebogárfajoknál (*Melolonthinae*).

A növények esetében az egyik legrégebbi magyarázat a források fluktuációjával, variabilitásával összhangban változó termésprodukción, vagyis „jó” években nagy, „rosszabb” években várhatóan sokkal kisebb a termés. Ugyanakkor egy sor más magyarázat is lehetséges, melyek közül **szélbeporzású** fajok szaporodási hatékonyságának növelése az egyik legesélyesebb, mert egyidejűleg nagy mennyiségű pollen kerül a levegőbe (Kelly 1994). A Janzen (1969) által javasolt **predátor** táplálkozási **telítettség**, mint szelekciós tényező, szintén szerepet játszhat a szinkronizáció kialakulásában. Ezen elmélet szerint az időnként jelentkező óriási termésprodukción képes az összes termés- és magfogyasztót táplálékkal ellátni és még marad is annyi mag, hogy a következő generáció létrejöhessen. A következő évben a termés- és magpredátorok már csak kis termésprodukción (mely főleg a nem szinkron szaporodó egyedektől származik) találhatnak, így a predátorok többsége elpusztul. A folyamat elősegíti, hogy szinkronban szaporodó növényegyedek túlélése növekedjen, a nem szinkronban szaporodók pedig csökkenjen. A szinkronizáció kialakulását a szélbeporzás hatékonysága és a predátor táplálkozási telítettség együtt is alakíthatja.

A hosszú egyedfejlődésű (13 vagy 17 év) kabócafajok utódprodukciónak egyedekre vonatkozó szinkronizációját tekintve is számtalan magyarázat merül fel. Kétségtelen, hogy a közbülső időszakokban megjelenő populációkat a ragadozók szinte nyomtalanul eltüntetik, ezért a predátor táplálkozási telítettség valós szelekciós tényező lehet (Williams és Simon 1995). A hosszabb fejlődési periódus kialakulásában egyesek szerint a hosszú életű parazitoidok (Lloyd and Dybas 1966a, 1966b), a földfelszín alatti intra- és interspecifikus versengés (Bulmer 1977, Grant 2005) és a hibridizáció elkerülése (Cox és Carlton 1988) játszhatnak szerepet. Ez utóbbi hipotézis kapcsán modellezők arra hívják fel a figyelmet, hogy a 13 és 17 prímuszámok, és az ilyen időközönként megjelenő populációk jól megőrizhetik elkülönülésüket más populációktól (pl. predátoraiktól), és nem áll fenn a ciklusok találkozása. (Ha ugyanis pl. 13 helyett mondjuk 15 év volna a szaporodási ciklus, akkor egy 3 vagy 5 éves szaporodási ciklusú predátor



3/16. kép. 17 évig fejlődő egyik kabócafaj (*Magycicada septendecula*, Cicadidae) © Fontaine K és mtsai (2007). doi: 10.1371/journal.pone.0000892



3/17. kép. Fehértörzsű fenyő (*Pinus albicaulis*, Pinaceae) © R Snieszko

vagy elősködő a 15 év alatt 5 vagy 3 alkalommal „találkozna” az adott fajjal.) Egy kritikus populációméretnél jelentkező Allee-hatás (7.TA5) bevonása a modellekbe a periodikus kialakulását és fennmaradását még valószínűbbé teszi (Tanaka és mtsai 2009).

A szinkronizált utódprodukciónak jelensége fontos, populációdinamikát befolyásoló tényező is lehet. Például Pease és Mattson (1999) kimutatta, hogy a fehértörzsű fenyő (*Pinus albicaulis*) zsírokban gazdag magjait fogyasztó grizzly medvék (*Ursus arctos horribilis*) mortalitási rátája korrelál a fehértörzsű fenyő magtermés periódusaival a Yellowstone-parkban.

3.TA3 KÉT- VAGY TÖBBÉVES ÁTFEDŐ SZEMELPÁR FAJOK

Sok növény- és állatfaj egyedfejlődése több évig zajlik, azonban az ivarérettség megtörténte után csak egyetlen szaporodási esemény történik. Ha a fejlődés egy évet vesz igénybe, majd



3/18. kép. Kányazsombor (*Alliaria petiolata*, Cruciferae)
© Stefan Jénaer

a szaporodásra a következő évben kerül sor, akkor **kétéves átfedő** generációjú, ha több évet igényel, akkor **többéves átfedő** generációjú **szemelpár** szervezetekről beszélünk. Az átfedés úgy keletkezik, hogy az egyetlen egyedtől származó szaporító képletek (magvak vagy megtermékenyített peték) nem egy időben kelnek ki vagy a többéves fejlődésük esetében sem mindig azonos idő-

tartam szükséges az ivarérettség eléréséhez. Ez az eltolódás minden évben eredményez szaporodó és nem szaporodó egyedeket.

A kétéves átfedő szemelpár növények, mint például a kányazsombor (*Alliaria petiolata*) és a fehér somkóró (*Melilotus albus*) az első évben ún. tőlevélrózsát képeznek. A tőlevélrózsás alak áttelel, majd a következő évben, korai tavasztól gyors növekedéssel egy métert is elérő száras-virágos egyedé fejlődik, amely magokat képez. (Az áttelelés nem tizedeli meg jelentősen a populációt.) A május közepétől-végéig folyamatosan virágzó és termést érlelő egyedek azonban hamarosan elpusztulnak. A kiszóródó magvak csak a következő évben csíráznak ki (3.TA3/1. ábra).

Szemelpár állatfajok körében kevésbé gyakori a két- vagy többéves egyedfejlődés utáni egyszeri szaporodás, majd elpusztulás (3/5A. ábra). Ide tartoznak a ganajtúrófélék



3/19. kép. Fehér somkóró (*Melilotus albus*, Leguminosae)
© Estormiz



3.TA3/1. ábra. A kétéves szemelpár fehér somkóró (*Melilotus albus*) túlélési görbéje. A túlélést itt a denzitás változással becsülték. Viszonylag enyhe halálozás jellemző a fiatal és az első éves törzsásakra (világos- és sötétzöld szakaszok), majd nagyon meredek túléléscsökkenés látható a virágzó, második éves alak (sárga színnel jelölt szakasz) esetében. A függőleges tengely logaritmikus beosztású [Begon és mtsai (1990) nyomán módosítva].



3/20. kép. Tiszavirág (*Palingenia longicauda*, Palingeniidae)
© L Balogh

egy csoportjai (cserebogarak, óriásbogarak) vagy a szarvasbogarak, futóbogárfélék, szitakötők, kérészek, álkérészek többsége. A tiszavirág (*Palingenia longicauda*) is egyetlen egyszer szaporodik a többéves fejlődést követően, és az éppen ívó, illetve rajzó egyedek hatalmas tojásmennyiséget juttatnak a víztestbe,

ahol a lárvák egyszerre kelnek ki. A kérészekhez hasonlóan a szitakötőlárvák is többéves fejlődés után hagyják el a vizet. Még ha a tojások egy időben keltek is, az egyedfejlődés tényleges időtartama eltérő lehet, többek között a felvehető táplálék mennyiségétől függően. Az egy időben imágóvá alakuló szitakötő egyedek tehát különböző generációkból származhatnak. A közönséges polip (*Octopus vulgaris*) átlagosan két évig él, de ez alatt csak egyszer szaporodik. A gerincesek között pedig nevezetesen a több évig élő, de szintén csak egyszer szaporodó lazacfajok (Salmonidae), vagy az európai angolna (*Anguilla anguilla*, 6/13. ábra). A lazacok rendszerint 2-5 évig fejlődnek a tengerekben, az európai angolna 5-20 évig a brak- és édesvizekben, majd ívni a lazacok a folyóvizekbe, míg az európai angolna a Sargasso-tengerbe vándorol. Mindkét faj egyedei a szaporodást követően elpusztulnak.



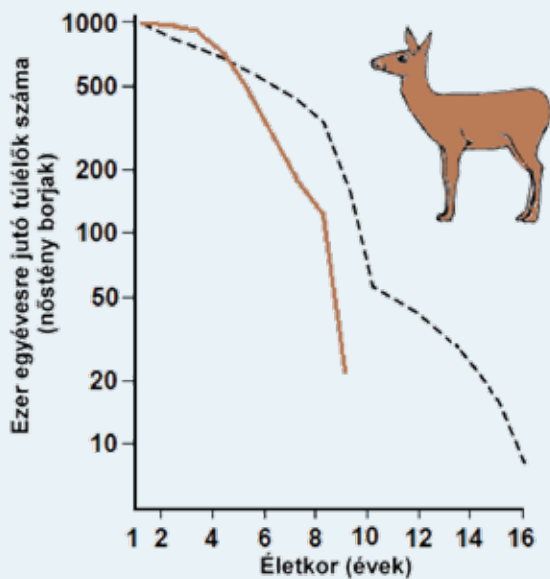
3/21. kép. Lazac (*Salmo salar*, Salmonidae)
© T Knepp

3.TA4 A KOHORSZ ÉLETTÁBLÁKBAN SZEREPLŐ ADATOK KIBŐVÍTÉSE

A 3.5-ben értelmezett mutatószámok valószínűségi jelentéssel is bírnak. Tekintsük az egymáshoz csatlakozó életkori intervallumok egyikét, az $[x, x+\Delta)$ intervallumot, amely adott esetben időben egy fejlődési stádiumot fog át. A 3.5-ben bevezetett jelöléseket alkalmazzuk itt is: legyen az x időbeli egységszám az a_x és a kezdeti egységszám az a_0 .

Túlélési rátának vagy túlélési hányadosnak (a kezdeti a_0 állapotra vonatkozóan) az a_x/a_0 hányadost nevezzük, melyet l_x -el is jelölnek. A hányados mint relatív gyakoriság annak a valószínűségnek egy becslése, hogy a kezdetkor taláalomra kiválasztott egyed az x időpontban **még él**. Az $[x, x+\Delta)$ stádiumra vagy életkori intervallumra vonatkozó d_x **halálozási ráta** relatív gyakoriságként azon valószínűség becslése, hogy a kezdetkor taláalomra kiválasztott egyed az $[x, x+\Delta)$ intervallumban **elpusztul**. A q_x stádium- vagy **korspecifikus halálozási ráta** definíció szerint $q_x = (a_x - a_{x+\Delta})/a_x$. Ez az arány mint relatív gyakoriság, annak a valószínűségnek egy becslése, hogy egy x csoportbeli taláalomra kiválasztott egyed az $[x, x+\Delta)$ intervallumban pusztul el. Egyébként q_x -nek egy elméleti megfelelője a halálozási folyamatok modellezésének egyik központi jelentőségű fogalma, a **halálozási intenzitás**.

Egy másik informatív demográfiai paraméter az $[x, x+\Delta)$ életkorban élők továbbiakban várható élettartama, e_x a következő módon számolható ki: Foglalkozunk először az $[x, x+\Delta)$ intervallumban élők által összesen leélt évek,



3.TA5/1. ábra. Az átfedő iteropár szaporodású gímszarvas tehének túlélése kohorsz (folytonos vonal) és statikus (szaggatott vonal) élettábla értékek szerint, Rhum-szigeten végzett felmérések alapján. Megjegyzendő, hogy az 1957-ben született tehénekre készített túlélési görbe az 1957 utáni periódusra vonatkozik. Az 1957-ben végzett statikus felmérés pedig az 1957 előtti periódus túléléseit mutatja. A függőleges tengely logaritmusos beosztású [Begon és mtsai (1990) nyomán módosítva].

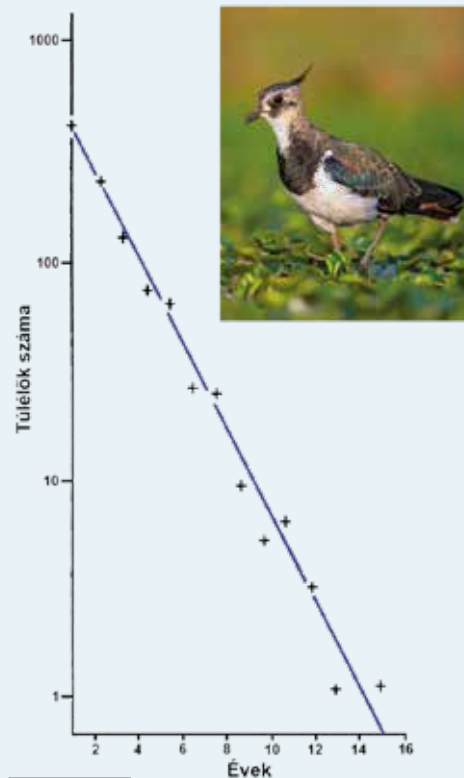
élethossz egységek (napok, hetek stb.) számával. Az $[x, x+\Delta)$ intervallum végéig élők (de tovább nem élők) esetében $l_{x+\Delta}$ hányadú egyed élte le az intervallum összes Δ számú évét. Azon d_x hányadú egyed, mely nem érte meg a $x+\Delta$ időpontot, közelítően egységesen az intervallum közepén pusztult el, addig leélve $[x+\Delta)$ -ban egyedenként $\Delta/2$ évet. Ezek szerint az egyedek az $[x, x+\Delta)$ intervallumon

belül összesen közelítőleg $L_x = l_{x+\Delta}\Delta + d_x \frac{\Delta}{2} = \Delta \frac{l_x + l_{x+\Delta}}{2}$

életegységet (pl. napot, hetet, évet) élnek meg. Ezért az $[x, x+\Delta)$ -ban, $[x+\Delta, x+2\Delta)$ -ban, $[x+2\Delta, x+3\Delta)$ -ban, ..., $[x+(\omega-1)\Delta, x+\omega\Delta)$ -ban élők együttesen $T_x = L_x + L_{x+\Delta} + L_{x+2\Delta} + \dots + L_\omega$ életegységet élnek meg. Az x életkorban élő egyedek közül egy egyedre további élete folyamán tehát átlagosan $e_x = T_x/l_x$ számú életev (életegység) jut.

3.TA5 ÁTFEDŐ ITEROPÁR FAJOK TÚLÉLÉSI GÖRBÉI

A gímszarvasra vonatkozó kétféle élettábláról (3/2. és 3/3. táblázatok) és ennek megfelelően kohorsz és statikus túlélési görbékről már volt szó (3.5 és 3.6). A túlélési görbék lefutásában (3.TA5/1. ábra) jelentős eltérés van, ami tükrözi a kétféle élettábla fogalmi különbözőségét is. További ábrákon (3.TA5/2-4. ábrák) mutatjuk be átfedő iteropár fajok (egy madárfaj, három gyík- és különböző emlősfajok) túlélési görbéit. Amint az látható, a görbéket jelentős alaki változatosság jellemzi, ezért tipizálni kevésbé lehet őket. Talán a legnagyobb változatosság a gyík-



3.TA5/2. ábra. A bicib (*Vanellus vanellus*) túlélési görbéje. Figyelemre méltó a logaritmusos skálán a túlélés egyenesen csökkenése ennél a meglepően hosszú életű madárfajnál [Hutchinson (1965) nyomán módosítva]. Fotó: Török Miklós

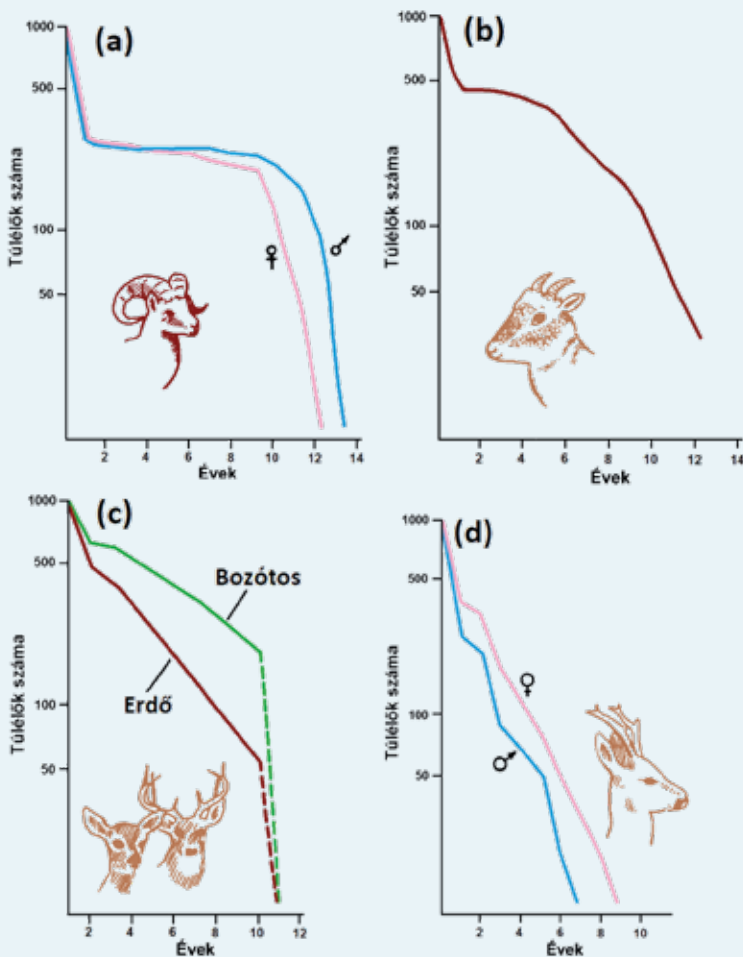
fajok esetében tapasztalható, melyek túlélési görbéi között I-es és II-es típusra (3/9. ábra) hasonlító is akad. Az emlősfajoknál a hímek és a nőstények túlélési görbéi eltérőek lehetnek.

3.TA6 STRUKTURÁLT POPULÁCIÓK EGYEDSZÁMVÁLTOZÁSAIT LEÍRÓ LESLIE-MODELL

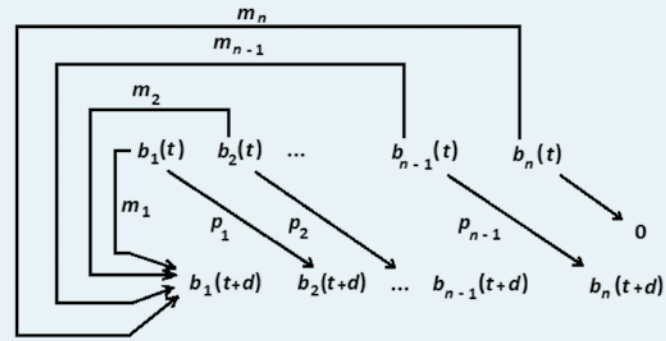
A széles körben ismert a Leslie-modell a strukturált populációk változásainak leírására használatos.

Tekintsünk a t időpontban egymáshoz csatlakozó, egyaránt d szélességű korcsoportokban, általánosabban fejlődési stádiumokban megoszló egyedekből álló elméleti populációt. Az egyedek számát az n számú korcsoportban a

$$\underline{b}(t) = (b_1(t) \ b_2(t) \ \dots \ b_n(t))$$



3.TA5/3. ábra. Nagytestű emlős herbivorok túlélése logaritmus skálán ábrázolva. Az (a) és (d) az ivarok közötti, a (c) az élőhelyek közötti különbséget is mutatják. (a) Az alaszki vadjuh (*Ovis dalli dalli*) fiatal és idős korban érzékeny a hegyi terepen való mozgásra és ragadozásra. (b) A sörényes tahr (*Hemitragus jemlahicus*) szintén hegyi környezetben él, a fiatalkori jelentős mortalitást követően egyenletesnek mondható a túlélése. (c) Az amerikai fehérfarkú szarvas (*Odocoileus virginianus*) kedvezőbb túlélési feltételeket talál a sűrűbb, mediterrán cserjés bozótokban (chaparral), mint az erdei élőhelyeken. (d) Az európai őz (*Capreolus capreolus*) túlélési görbéje meredeken zuhan, hasonló a madarakéhoz. A ♀ jel nőtényt, a ♂ jel hím egyedeket jelöl [Hutchinson (1965) nyomán módosítva].



3.TA6/1. ábra. A Leslie-modell alapsémája.

egyedszám vektorban foglaljuk össze. A $\underline{b}(t)$ vektor fejezi ki tehát a populáció szerkezetét a t megfigyelési időpontban (3.TA6/1. ábra). Legyen $t+d$ a következő megfigyelési időpont, melynek t -től való távolsága szintén d . Így a modellben d egyben **vizsgálati időköz**ként is szerepel. A $t, t+d, t+2d, \dots$ megfigyelési időpontok a modellben gyakran egymást követő **generációknak** felelnek meg és a d időtartamot generációs időnek nevezzük (Bienvenu és Legendre 2015). Tegyük most fel, hogy az i -edik korcsoportbeli egyedek mindegyike p_i valószínűséggel kerül a $t+d$ megfigyelési pontbeli $i+1$ korcsoportba, $i=1, 2, \dots, n-1$. p_i -t **túlélési együtthatónak** nevezzük. Feltételezzük, hogy az egyedek máskülönben elpusztulnak. A leírt feltételek mellett d idő elteltével adott korcsoport egyedei, a korcsoportok szintén d szélességére tekintettel, csakis a következő korcsoportba léphetnek, ha életben maradnak. A legfelső korcsoport egyedei mind elpusztulnak. Ekkor a $t+d$ -beli megfigyelési időpontban vagy generációban az egyedszám vektor a következő lesz:

$$\underline{b}(t+d) = (b_1(t+d) \ b_2(t+d) \ b_3(t+d) \ \dots \ b_n(t+d)) = (b_1(t+d) \ p_1 b_1(t) \ p_2 b_2(t) \ \dots \ p_{n-1} b_{n-1}(t)). \quad (1)$$

A $t+d$ megfigyelési időpontra vonatkozó első, a $b_1(t+d)$ egyedszámmal kapcsolatban [(1) formula] tegyük fel, hogy az i -edik korcsoportbeli egyedek átlagos fekunditása m_i ($i=1, 2, \dots, n$), azaz ezek az egyedek együttesen, átlagosan $m_i b_i(t)$ számú utódot juttatnak a $t+d$ megfigyelési időpontbeli legelső korcsoportba. Ekkor $b_1(t+d) = m_1 b_1(t) + m_2 b_2(t) + \dots + m_n b_n(t)$. Mint tudjuk, gyakran csak m_n értéke nagyobb 0-nál.

Figyelem: Például a 3.1 táblázat (3.5) alapján szerkeszthető sémában szereplő átmeneti valószínűségekhez nem azonos d időtartamok tartoznak, így az ottani séma nem képezheti egy Leslie-modell alapját.

Fontos körülmény, hogy a modellben a p_i és m_i értékek az időtől függetlenek. A modell alkalmazásai során az állatdemográfiában gyakran csak a nőtények részpopulációját veszik figyelembe azért, hogy egyszerűbb legyen a fekunditási értékek megállapítása.

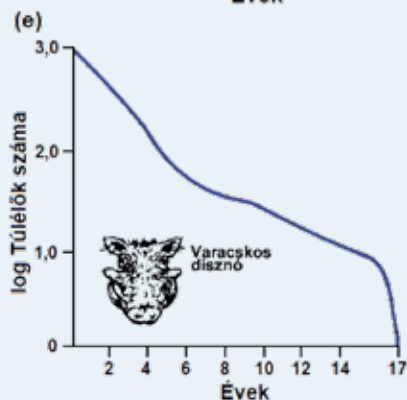
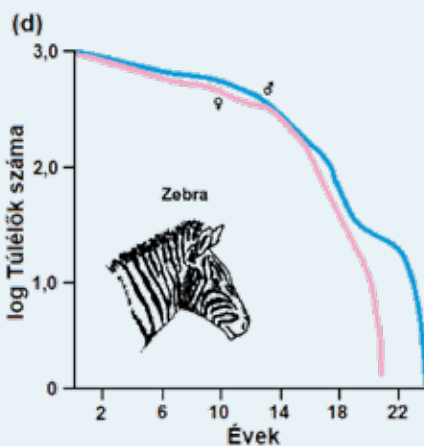
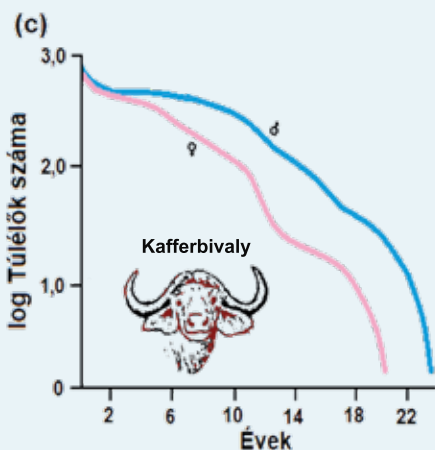
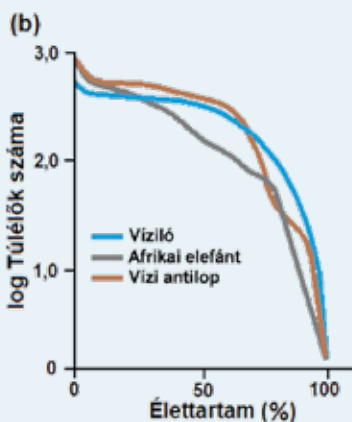
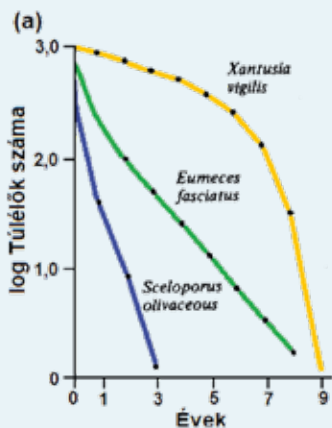
Az L , ún. **Leslie mátrixban** foglaljuk össze a fenti átmeneti valószínűségeket és fekunditásokat:

$$L = \begin{pmatrix} m_1 & m_2 & \dots & m_n \\ p_1 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & p_2 & 0 & \dots & 0 \\ \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \vdots \\ 0 & 0 & \dots & p_{n-1} & 0 \end{pmatrix}$$

$$\underline{b}(t+d) = \begin{pmatrix} m_1 & m_2 & m_3 & \dots & m_n \\ p_1 & 0 & \dots & \dots & 0 \\ 0 & p_2 & 0 & \dots & 0 \\ \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \vdots \\ 0 & 0 & \dots & p_{n-1} & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} b_1(t) \\ b_2(t) \\ b_3(t) \\ \vdots \\ b_n(t) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \sum_{i=1}^n m_i b_i(t) \\ p_1 b_1(t) \\ \vdots \\ p_{n-1} b_{n-1}(t) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} b_1(t+d) \\ b_2(t+d) \\ b_3(t+d) \\ \vdots \\ b_n(t+d) \end{pmatrix} \quad (2)$$

Könnyen beláthatjuk, hogy a t -t követő $t+d$ megfigyelési időpontban a $\underline{b}(t+d)$ egyedszám vektorra a szokásos lineáris algebrai röviden írásmód szerint fennáll:

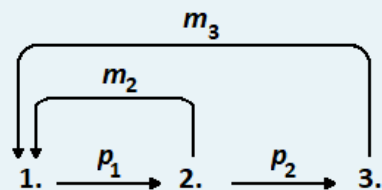
$$\underline{b}(t+d) = L \cdot \underline{b}(t).$$



Gyakran nevezük a Leslie mátrixot egyfajta **projekciós mátrixnak**. A projekció kifejezés itt arra utal, hogy a mátrix mintegy „átvetíti” a populációs struktúrát a következő generációba vagy vizsgálati időpontba.

3.TA6.1 Példa a Leslie mátrixra

Egy faj t megfigyelési pontbeli populációja, pontosabban nőstény részpopulációja (ld. a nőstények részpopulációjára vonatkozó fentebbi megjegyzést) 580 egyéves kor alatti egyedből, 123 egyéves és kétéves kor közötti növendékből és 156 felnőtt egyedből áll. A t megfigyelési pontbeli populációból 1 év eltelté-



3.TA6/2. ábra. Strukturált populáció egyedszámváltozási sémája Leslie-modell szerint.

3.TA5/4. ábra. Gyíkok és emlősök túlélési görbéi. Az (a) ábrán gyíkoké, a (b)-(d) ábrákon nagytestű afrikai herbivoroké látható. A gyíkok görbéi változatosak: a felső az emberére, a középső madarakéra, az alsó rovarokéra emlékeztet. A ♀ jel nőstény, a ♂ jel hím egyedeket jelöl [Pianka (1988) nyomán módosítva].

vel $p_1 = 0,445$ valószínűséggel kerülnek át egyedek az 1 és 2 év közöttiek korcsoportjába, utóbbiból $p_2 = 0,616$ valószínűséggel kerülnek át az egyedek a felnőtt egyedek csoportjába. Az egyévesek utódainak száma egy év alatt átlagosan $m_1 m_2 = 0,880$, a felnőtt nőstények esetében az átlagos utódszám ugyanezen egy év alatt $m_2 m_3 = 1,860$. A felnőtt állatok 1 év elteltével elpusztulnak. Az adatokat összefoglalhatjuk a 3.TA6/2. ábrán látható sémával, illetve **irányított gráffal**. Vizsgáljuk meg

a korcsoportstruktúrának és a populáció összegyedszámának évenkénti változásait.

$\underline{b}(1)$ a $t=1$ évre (megfigyelési időpontra) vonatkozó egyedszámvektor:

$$\underline{b}(1) = \begin{pmatrix} 580 \\ 123 \\ 156 \end{pmatrix}.$$

Az összegyedszám 859. A d vizsgálati időköz, a korcsoportok szélességével megegyezően szintén 1 év (vö. a fentiekkel). A megfelelő Leslie mátrix:

$$L = \begin{pmatrix} 0 & 0,880 & 1,860 \\ 0,445 & 0 & 0 \\ 0 & 0,616 & 0 \end{pmatrix}.$$

A $\underline{b}(2)=L\underline{b}(1+d)$ egyedszámvektor (egész számokra kerekítve az átlagokat):

$$\underline{b}(2) = L\underline{b}(1) = L \begin{pmatrix} 580 \\ 123 \\ 156 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 398 \\ 258 \\ 76 \end{pmatrix}.$$

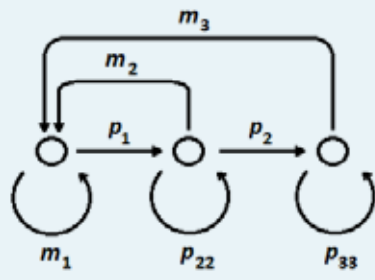
Az összegyedszám 732. A következő évbeli egyedszámvektor:

$$\underline{b}(3) = L \begin{pmatrix} 398 \\ 258 \\ 76 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 368 \\ 177 \\ 159 \end{pmatrix}.$$

Az összegyedszám 704. A két megfigyelési időpontpárra vonatkozó időspecifikus populációnövekedési ráta: $\mu_1=732/859=0,852$ és $\mu_2=704/732=0,962$. Megállapíthatjuk, hogy a **populációnövekedési ráta nem állandó**.

A modell variánsaiban, például amikor korcsoportok helyett fejlődési stádiumokról van szó, a stádiumok közötti lehetséges átmenetek köre bővebb. Például a mátrix főátló elemei lehetnek pozitívak annak megfelelően, hogy adott egyed d megfigyelési időtartam elteltével pozitív valószínűséggel maradhat az őt tartalmazó fejlődési stádiumban (Lefkovitch mátrixok, Crouse és mt sai 1987). Ilyen modellek sémáit láthatjuk a 3.TA6/3. ábrán.

Észszerű kikötés azonban a demográfia terén például az, hogy valamely életkori csoportból alacsonyabb életkorúak csoportjába ne történjék átmenet. Az ábrának megfelelő



3.TA6/3. ábra. Lefkovitch típusú életciklus séma. A hurkok például d megfigyelési időtartam elteltével saját kategóriájukban maradó egyedekre vonatkoznak.

$$\begin{pmatrix} p_{11} & m_2 & m_3 \\ p_1 & p_{22} & 0 \\ 0 & p_2 & p_{33} \end{pmatrix}.$$

3.TA6.2 Konvergencia

Egy L Leslie mátrixra kellően sok lépés után alkalmas μ értékre gyakran fennáll, hogy tetszőleges b egyedszám vektorra

$$LL^k \underline{b}(t) \approx \mu L^k \underline{b}(t), \quad (3)$$

ahol \approx a közelítő egyenlőség jele, μ pedig alkalmas pozitív szám. Mínt hogy $L\underline{b}(t) = \underline{b}(t+d)$ alapján, $L^{k+1} \underline{b}(t) = L\underline{b}(t+kd)$ így (3) szerint $L\underline{b}(t+kd) \approx \mu \underline{b}(t+kd)$, azaz kellően nagy k hatvány, illetve lépésszám, „generáció” esetén az $L\underline{b}(1+kd)$ egyedszám vektor már jó közelítéssel az előző generációbeli $\underline{b}(1+kd)$ egyedszám vektor μ szorzatosára. (Konvergenciáról a μ szorzótól eltekintve beszélünk.)

Legyen a határeseti egyedszám vektor \underline{b}^* , melyre tehát $L\underline{b}^* = \mu \underline{b}^*$. Más jelöléssel $L(b_1^*, b_2^*, \dots, b_n^*) = \mu(b_1^*, b_2^*, \dots, b_n^*) = (\mu b_1^*, \mu b_2^*, \dots, \mu b_n^*)$, vagyis a populációk egyedszáma Σb_i^* , illetve $\mu \Sigma b_i^*$. Nyilvánvaló, hogy \underline{b}^* és μ egyensúlyi populációnak, illetve (a d időtartamra vonatkozó) populációnövekedési rátának tekintendő.

Míg tetszőleges Leslie mátrixra nézve létezik egyensúlyi populáció, a tetszőleges \underline{b} egyedszámvektorra érvényes vázolt konvergencia csak olyan esetben áll fenn, amikor – bizonyítható módon – az L^{n^2-2n+2} mátrixhatvány minden eleme pozitív. (A kérdéskörrel a Leslie-modellt tárgyaló művek részletesen foglalkoznak.) A fenti példát folytatva, az interneten könnyen elérhető mátrixhatvány kalkulátor használatával könnyen megállapíthatjuk, hogy

$$L^5 = \begin{pmatrix} 0,399 & 0,719 & 0,285 \\ 0,068 & 0,399 & 0,422 \\ 0,140 & 0,094 & 0,200 \end{pmatrix}.$$

Minden mátrixelem pozitív, ezért fennáll a vektorsorozat konvergenciája. Várhatjuk például, hogy mondjuk 15 lépést követően már olyan egyensúlyi egyedszámvektor adódik, hogy alkalmas μ -re $LL^{15} \underline{b}(1) \approx \mu L^{15} \underline{b}(1)$, vagy az $\underline{e} = L^{15} \underline{b}(1)$ jelöléssel $L\underline{e} \approx \mu \underline{e}$. Mátrix kalkulátorral számolva

$$L^{15} = \begin{pmatrix} 0,207 & 0,464 & 0,419 \\ 0,100 & 0,207 & 0,192 \\ 0,063 & 0,139 & 0,116 \end{pmatrix}$$

és

$$\underline{e} = L^{15} \underline{b}(1) = \begin{pmatrix} 242 \\ 113 \\ 72 \end{pmatrix} \text{ jelöléssel } L\underline{e} = \begin{pmatrix} 233 \\ 108 \\ 70 \end{pmatrix}.$$

Megállapíthatjuk, hogy $233/242=0,963$, $108/113=0,956$ és $70/72=0,972$. Tehát $\mu = 0,96\underline{6}$ választással $L\underline{e} \approx 0,96\underline{6}$. Vagyis

a 15. megfigyelési időpontban létrejövő ℓ populáció olyan, hogy a következő, L_ℓ populáció egyedszámait az ℓ -beli megfelelő egyedszámok mintegy 0,96-szorosai, ezért az összegyedszám is mintegy 0,96-szorosára nő. A további megfigyelési időpontokban ezek a viszonyok gyakorlatilag már nem változnak. Másképp fogalmazva, ℓ közelítőleg egyensúlyi populációnak tekinthető, az egyensúlyi növekedési ráta pedig közelítőleg 0,96.

Meghatározhatjuk például mátrix kalkulátor segítségével az L -hez tartozó egzakt egyensúlyi populációt és hozzá tartozó populációnövekedési rátát is mint L -nek (mindig létező) \underline{b}^* (→ sajátvektorát és hozzá tartozó λ (→ sajátértékét is (részletek mellőzésével). Ezek: $\underline{b}^* = (3,329 \ 1,543 \ 1)'$ (illetve ennek bármely számszorosa), illetve $\lambda = 0,960$.

3.TA6.3 Példa olyan esetre, ahol a konvergencia nem áll fenn

Tanulságos egyszerű példa ciklikus viselkedést mutató Leslie-modellre: A modellben a „tojásokból” d időtartam alatt p valószínűséggel jöhet létre kifejlett egyed. A nőstények ugyanezen idő alatt átlagosan m számú tojást hoznak létre és elpusztulnak. Ekkor a Leslie mátrix:

$$L = \begin{pmatrix} 0 & m \\ p & 0 \end{pmatrix}.$$

Továbbá, $n=2$ -re tekintettel $L^{4 \cdot 2+2} = L^2 = \begin{pmatrix} mp & 0 \\ 0 & mp \end{pmatrix} = mp \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & 1 \end{pmatrix}$.

Ebből már látható, hogy konvergencia nem lehetséges minden $(b_1, b_2)'$ egyedszám vektorra. Például $\underline{b} = (1 \ 1)'$ -re $L(1 \ 1)' = (m \ p)'$, $LL(1 \ 1)' = mp(1 \ 1)'$, $LLL(1 \ 1)' = mp(m \ p)'$. Láthatóan páros r kitevőre $L^r(1 \ 1)'$ az $(1 \ 1)$ vektor számszorosa, páratlan r -re viszont az $(m \ p)$ vektor számszorosa. A konvergencia nem állhat fenn, ha p és m eltérő. Ugyanakkor számolással beláthat-

juk, hogy például a $\underline{b}^* = \left(\frac{1}{\sqrt{p/m}}\right)$ vektor sajátvektor (egyensúlyi

populációval azonosítható), a hozzá tartozó egyensúlyi reprodukciós ráta pedig \sqrt{pm} .

3.TA6.4 Érzékenységvizsgálat

Felvethető az a kérdés, hogyan változik meg egyensúlyi populáció esetében az egyensúlyi μ populációnövekedési ráta akkor, ha az L mátrix valamely elemét kismértékben és parciálisan, tehát egyedülként megnöveljük, változatlanul hagyva a többi paramétert. Ezzel kissé megzavarjuk, **perturbáljuk** a rendszert és **érzékenységi vizsgálatot** végzünk. Környezetkárosodási vagy lehalászási problémák kapcsán hasonló kérdés gyakran felmerül.

Például a kardszárnyú delfin (*Orcinus orca*) közel egyensúlyi (nőstény) populációjára három, egy-egy évig tartó fejlődési állapotra vonatkozólag demográfiai adatokat határoztak meg az 3.TA6/4. ábrán látható séma szerint (Benton és Grant 1999). A megfigyelési időköz 1 év volt.

Az L Leslie mátrix ekkor:

$$L = \begin{pmatrix} 0 & 0,0043 & 0,1132 \\ 0,9775 & 0,9111 & 0 \\ 0 & 0,0736 & 0,9534 \end{pmatrix}.$$

Az érzékenységi mátrix elemei, részletek mellőzésével:

$$\begin{pmatrix} 0,0422 & 0,3608 & 0,3686 \\ 0,0443 & 0,3785 & 0,3867 \\ 0,0663 & 0,5670 & 0,5793 \end{pmatrix}.$$

Az eredmények értékelésekor megállapíthatjuk például, hogy ha az adott egyensúlyi populáció esetében a fiatal egyedek $\epsilon_{12}=0,0043$ utódképzési rátájának az értékét csekély δ értékkel növeljük, akkor a μ növekedési ráta megváltozása a rendszer aktuális és közel egyensúlyi állapotában jó közelítéssel $\delta \cdot 0,3608$ lesz. Ha viszont

például a kifejlett egyedek fennmaradási rátáját növeljük ugyanennyivel, akkor μ megváltozása közelítőleg $\delta \cdot 0,5793$, vagyis az előbbinél nagyobb lesz. Tehát a jelen egyensúlyi populáció esetében a rendszer a kifejlett egyedek fennmaradási rátájának (csekély mértékű) megváltozására érzékenyebb.

Fenti elemzés a mondottak szerint csak egyensúlyi állapot közelében és csekély perturbációk esetére alkalmazható.

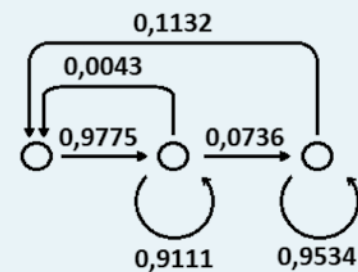
3.TA6.5 A Leslie mátrixbeli elemek ingadozásainak hatása a bruttó populációnövekedési rátára

A gyakorlatban szükséges és tanulságos lehet annak a vizsgálata is, hogyan változik a populációnövekedési ráta **átlaga** akkor, ha az átmeneti mátrixban egy „ingadozó” együttható az átlaga körüli értékeket vesz fel. A természetben nagyon gyakran fordul elő hasonló eset.

Természetesen tisztán elméleti alapon és vizsgálati modellek alapján nem adhatunk kimerítő választ a modellbeli paraméterek ingadozásaival kapcsolatos demográfiai, ökológiai kérdésekre, mert számtalan biológiai és környezeti ingadozásnak is lehet meghatározó szerepe.

3.TA6.6 A demográfiai Leslie-modell folytonos megfelelője

A mátrix folytonos megfelelője is könnyen bevezethető. Ekkor például a diszkrét állapotkategóriák, korcsoportok helyett az egyedek folytonos testméreti vagy életkori skála pontjaihoz vannak hozzárendelve.



3.TA6/4. ábra. A kardszárnyú delfin (*Orcinus orca*) demográfiai átmenetekre vonatkozó együtthatói.

Populáción belüli verseny és denzitásfüggő folyamatok

La natura, un libro scritto in lingua matematica.
Galileo Galilei (Il Saggiatore, 1623)

4.1 Bevezetés	59
4.2 A populáción belüli verseny általános vonásai	59
4.2.1 A denzitásfüggés szabályozó szerepe	60
4.2.2 Példák a demográfiai paraméterek kiindulási denzitástól való függésére	62
4.2.3 A születések és halálozások eredőjeként kialakuló denzitásfüggés. Az eltartóképesség	62
4.2.4 A testméret és a populáció biomaszájának függése a kezdeti denzitástól	63
4.3 A populációnövekedés matematikai modelljei	64
4.3.1 Időben folytonos növekedési modellek	64
4.3.1.1 Exponenciális növekedési modell	64
4.3.1.2 A logisztikus növekedési modell	64
4.3.2 Véletlen tényezők	65
4.3.3 Késleltetett denzitásfüggés	65
4.4 Kulcs-faktor analízis	65
4.4.1 Példák a kulcs-faktor analízisre	66
Támogató anyagok	
4.TA1 Az intraspecifikus verseny aszimmetrikus jellege: territorialitás	68
4.TA2 A populációnagyság szabályozása	69
4.TA3 A környezeti eltartóképesség fogalmának történeti fejlődése	69
4.TA4 Az intraspecifikus verseny aszimmetrikus jellege: öngyértés	70
4.TA5 Populációnövekedési modellek	71
4.TA5.1 A modellek alapvető osztályozása és származtatása	71
4.TA5.2 Időben folytonos növekedési modellek	72
4.TA5.2.1 Egy egyedszámkorlát nélküli modell: folytonos exponenciális egyedszám-növekedési modell	72
4.TA5.2.2 Egyedszámkorlát melletti folytonos növekedési modellek	72
4.TA5.3 Diszkrét idejű növekedési modellek	72
4.TA5.3.1 Diszkrét idejű mértani sorozat szerinti növekedési modell	73
4.TA5.3.2 Diszkrét idejű logisztikus növekedési modell	73
4.TA6 Gradáció	74
4.TA7 A logisztikus egyedszám-növekedési modell egy általánosítása	75
4.TA8 A diszkrét idejű egyedszám-növekedési modell egy általánosítása	75

4.1 BEVEZETÉS

A természetben a források elérhetősége korlátozott (limitált), emiatt az egyedeknek versengeni kell ezekért a forrásokért, mert gyakran hasonló vagy ugyanolyan igényeik vannak, melyeket azonos, vagy más fajba tartozó egyedekkel való kölcsönhatásban kell kielégíteniük. Két fejezetben foglalkozunk a versennyel (kompetícióval). Ebben a fejezetben egy populáció egyedei közötti (intraspecifikus) verseny problémakörét tárgyaljuk, a 12. fejezet pedig az eltérő faji minősítésű **populációk egyedei közötti**, röviden fajok közötti (interspecifikus) versenyt. A természetben a két versenytípus egyidejűleg zajlik, ezért az intraspecifikus verseny kizárólagos *in situ* vizsgálata ritkán lehetséges. A nem természetes környezetben végzett (*ex situ*) kísérletes vizsgálatok eredményeinek természetes populációkra történő adaptálása viszont jelentős korlátokba ütközik. Mindkét típusú verseny rendelkezik olyan vonásokkal, amelyek indokoltá teszik külön fejezetekben való tárgyalásukat.

4.2 A POPULÁCIÓN BELÜLI VERSENY ÁLTALÁNOS VONÁSAI

Az intraspecifikus verseny két legfontosabb ismérve: a közösen használt **forrás** vagy források **korlátozott elérhetősége**, és a versengő egyedek **rátermettségének** (verseny miatti) **csökkenése**. A versengő egyedek rátermettségének csökkenését a nem versengő (a limitáló forrás elérhetősége számukra nem

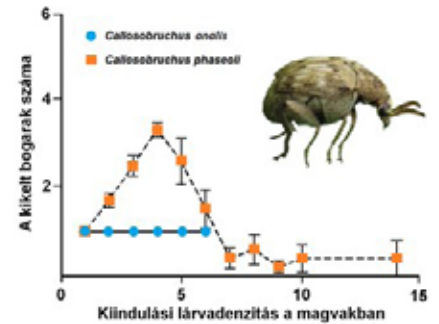
korlátozott) populációk egyedeinek rátermettségéhez hasonlítjuk. A versenyben résztvevő két (vagy több) egyed rátermettség-csökkenése lehet azonos mértékű, akkor a verseny **szimmetrikus** az egyedekre gyakorolt hatás tekintetében. Ha nem azonos mértékben változik a két versengő egyed rátermettsége, akkor **aszimmetrikus**. Egyes egyedek a verseny során teljesen kirekeszthetnek a forrás használatából.

Nicholson (1954) két változatát különböztette meg az intraspecifikus versenynek, melyek intenzitásukban és következményeikben

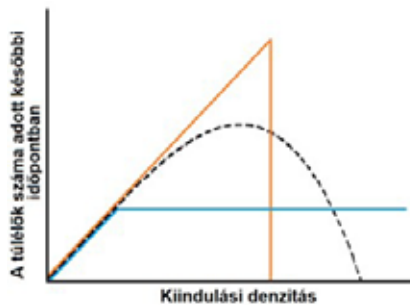
is eltérnek. Az egyik a **küzdő** vagy **konteszt verseny**, mely a populáción belüli versengésnek olyan formája, amelyben bizonyos egyedek hozzájutnak egy adott forráshoz, mások viszont nem. Azon egyedek, melyek megszerzik a forrást, például elfoglalnak egy szaporodó helyet, sikerrel szaporodhatnak, a többiek viszont nem szaporodnak (4.TA1). A küzdő versenyben egyes egyedek a források birtoklása révén szükségleteiket kielégítik, mások viszont egyáltalán nem jutnak a forrásokhoz. A másik változatot Nicholson **tülekedő versenynek** nevezte (scramble = tülekedés, tolongás).

Ebben elvileg minden egyed azonos eséllyel küzd a forrásért, amely limitált. Megvalósulhat fizikai kapcsolat útján és anélkül.

A nicholsoni dichotómiára számos példát lehet sorolni, azonban a verseny sokféle módon jelenhet meg, ezért a két típus jellegzetességei keveredhetnek. A egyedek közötti verseny történhet **közvetlen** (direkt) vagy **közvetett** (indirekt) módon. A közvetlen az ugyanazon forrásért folyó versenyben résztvevő egyedek **fizikai** (vagy azzal azonos értékű, például színezet intenzitás, mintázatok kiterjedtsége, testméret, szaganyagok, ének útján megvalósuló) **kapcsolatát** jelenti. Az indirekt verseny arra a helyzetre vonatkozik, amikor a versengő egyedek között **nincs fizikai kapcsolat** (a forrás használata időben vagy térben elkülönül). Ilyenkor egy egyed ugyanabból a forrásból annyit használ, amennyire éppen szüksége van, és a maradék jut a többieknek. Például szencinegék táplálékot keresnek a lombzatban és annak fogyását keresztül érzékelik a versenyt. Valójában a fiziológiai és magatartási különbségek következtében a rátermettség csökkenése ritkán lesz teljesen azonos (szimmetrikus) a versengő egyedeknél, de mindenképpen kisebb lesz a nem versengő egyedekéhez képest. A verseny annál intenzívebb, minél több a résztvevő, vagyis **egyedsűrűségtől** (denzitásától) **függő** jelenségről van szó. A denzitást adott forrásmennyiségre vagy területegységre eső egyedek számával fejezzük ki. A denzitás rátermettségre gyakorolt hatása eltérő az intraspecifikus verseny két típusánál (4/1. ábra, ebben az esetben a rátermettséget a túléléssel becsülték) A tülekedő és küzdő verseny



4/2. ábra. Az indiai babzsiszik (*Callosobruchus phaseoli*, narancssárga színű négyzetek) intraspecifikus versengése a kikelő bogarak számát tekintve tülekedő típusú. A kiindulási denzitástól függő túlélési görbe a 4/1. ábra tülekedő típusú verseny gorbéjéhez hasonlít. A magvakban fejlődő lárvák számának növekedésével a denzitási szint felett egyre kevesebb imágó kel ki. A *C. analis* (kék színű pontok) egyedeinek versengése küzdő típusú, amennyiben minden kiindulási denzitásnál ugyanannyi a túlélők száma. Ennél a fajnál az egyedek túlélési gorbéje a 4/1. ábra küzdő típusú verseny (kék színű) gorbéjének második szakaszához hasonlít. A külön végzett kísérletek eredményeit az ábra együtt mutatja be [Torquenaga és Fujii (1990) nyomán módosítva]. Fotó: Temreshev és Kazenas (*C. analis*).



4/1. ábra. Intraspecifikus verseny típusaira jellemző kiindulási denzitástól függő vázlatos túlélési görbék. A narancssárga folytonos és a fekete szaggatott vonal a tülekedő (scramble), a folytonos kék színű vonal pedig a küzdő (contest) típusú versenyt mutatja. A kétféle tülekedő verseny között az a különbség, hogy a narancssárga folytonos vonal esetében minden egyed azonos képességű, emiatt egy adott denzitás felett nincs túlélő. A szaggatott vonal mentén nem azonos versenyképességű egyedek versenyeznek, ezért az előbbinél nagyobb denzitásoknál is várható néhány túlélő [Torquenaga és Fujii (1990) nyomán módosítva].



4/1. kép. Indiai babzsizsik (*Callosobruchus phaseoli*, Bruchinae) ©Yus-Ramos R és mtsai (2014). doi: 10.11646/zootaxa.3826.3.1

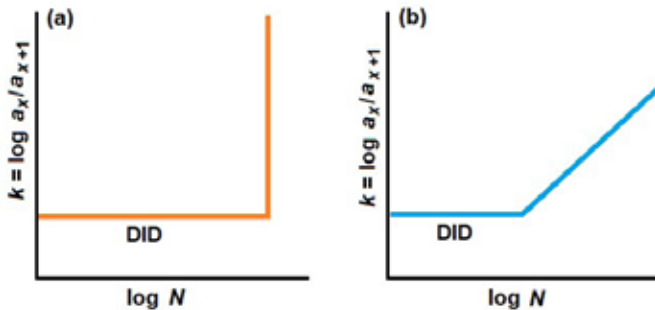
közötti különbséget jól szemlélteti Torquenaga és Fujii (1990) kísérlete is. Két, magvakban fejlődő bogárfajt tanulmányoztak. Fajonként külön-külön vizsgálták az egyedek viszonyát a rendelkezésre álló forráshoz. Az egyik faj, az indiai babzsizsik (*Callosobruchus phaseoli*) egyedei között tülekedő típusú versenyt figyeltek meg. Amennyiben több egyed egyetlen magban kényszerült

fejlődni, akkor (a testméret csökkenése mellett) az egyedek túlélési valószínűsége szintén csökkent, majd közel nullává vált. A másik faj, az indiai borsósizsik (*C. analis*) egyedei közötti verseny konteszt típusú volt, ahol több lárva egy magban fejlődése esetén, a legerősebb elpusztította a többit és csak egyetlen bogár kelt ki (4/2. ábra). A két versengési típus különbözőségeit nemcsak a denzitásfüggő túlélési görbékkel, hanem a túlélésből származtatható mortalitási görbékkel is szemléltethetjük (4/3. ábra).

A már megismert mortalitási tényezők (3.5) közül a k -érték (ölőhatás) használata célszerű, mert a k denzitásfüggéséből következtethetünk

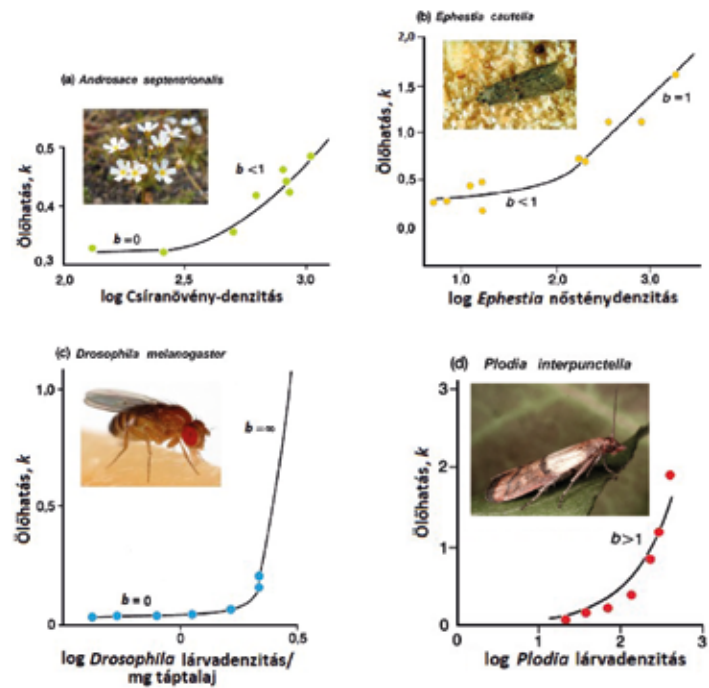


4/2. kép. Indiai borsósizsik (*Callosobruchus analis*, Bruchinae) ©Yus-Ramos R és mtsai (2014). doi: 10.11646/zootaxa.3826.3.1



4/3. ábra. A mortalitást mutató k -érték (ölőhatás) a kiindulási egyedszám (N), illetve denzitás logaritmusának függvényében (a) tülekedő és (b) küzdő intraspecifikus verseny esetén. Tülekedő verseny esetén gyakori, hogy egy adott denzitás felett már egyik egyednek sem jut elegendő forrás a túléléshez (4/1. ábrán a narancssárga vonal). A küzdő versenyenél egy adott kiindulási denzitás felett aszimmetrikus a hatás, minél gyengébb kompetitor az egyed, annál nagyobb valószínűséggel pusztul el a szűkülő forrásokért folytatott versenyben. A DID a denzitásfüggetlen szakaszt jelzi [Begon és Mortimer (1981) nyomán módosítva.]

a verseny típusára [$k = \log$ kezdeti– \log végső egyedszám.] A 4/4. ábra modellfajokkal végzett, konkrét vizsgálatokat mutat. A grafikonok meredekségének (b) értéke utal a kompetíció



4/4. ábra. Denzitásfüggő mortalitás (ölőhatás, k) egy növény- és három rovarfajnál. (a) Egy egynyári gombafűfaj (*Androsace septentrionalis*) mortalitása csíranövény állapotban. (b) A délygümölcs-karcsúmoly (*Ephestia cautella*) mortalitása tojás és lárva állapotban. (c) A közönséges ecetmuslica (*Drosophila melanogaster*) mortalitása a lárvastádiumok alatt. (d) Az aszalványmoly (*Plodia interpunctella*) mortalitása a lárvastádiumok alatt [Begon és mtsai (1990) nyomán módosítva]. Fotók: (a) Salicyna, (b) CSIRO, (c) Sanjay Acharya, (d) Csóka György)

típusára. Például, ha a kezdeti szakasz $b = 0$ (4/4a és c. ábrák), a mortalitás denzitásfüggetlen. A $b < 1$ esetben (4/4a. ábra) a populáció a küzdő típusú verseny irányába halad, azonban kisebb a pusztulás mértéke, mint a denzitás növekedése. Amennyiben $b = 1$ (küzdő típusú verseny, 4/4b. ábra), a szaporodási és mortalitási ráta megegyezik. A $b > 1$ (4/4d. ábra) intenzív tülekedő kompetícióra utal, ahol a mortalitás meredeken növekedik.

4.2.1 A denzitásfüggés szabályozó szerepe

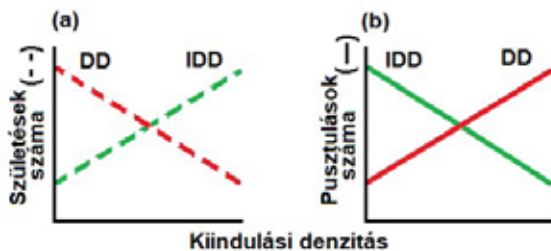
Ebben a fejezetben gyakran említjük a denzitást (egyedsűrűséget), ami – a szakirodalomnak megfelelően – rögzített élőhelyméretet (terület, térfogat) feltételezve az egyedszámmal ekvivalens. A sűrűségfüggő hatások általában fenotípusos tulajdonságokban (méret, tömeg, fekunditás stb.) mutatkoznak meg. A fenotípusos rátermettségtulajdonságok populációsztintű vizsgálata mellett azonban fontos szem előtt tartani, hogy a denzitásfüggés evolúciós hatása a genotípusok relatív sikerességére gyakorolt denzitáshatást jelenti.

A növényi és állati populációkat tanulmányozó ökológusokat több mint 100 éve foglalkoztatja két fontos kérdés: adott élőhelyméret mellett (1) mi **határozza meg** a populációk egyedszámát, és (2) van-e populációméret-szabályozás

(reguláció) a természetben? Továbbá, ha van szabályozás, akkor milyen mechanizmusok és hogyan játszanak abban szerepet, például mennyire lényeges a szabályozásban a denzitásfüggés? A denzitásfüggő szabályozás lényege az, hogy a populáció mérete bizonyos tartományban marad; ha a populáció mérete (egyedszáma) egy adott szintet túllép, akkor csökkenni fog, ha pedig egy adott szint alá csökken, akkor növekedni kezd.

Ahogy azt a demográfiai eseményeket leíró 3. fejezetben észrevehettük, Malthus, majd az ő hatására Darwin is vallotta a populáció szabályozásának szükségességét. Őket is megelőzően pedig már Carl von Linné kifejtette a „**természet egyensúlya**” (7.TA1) fogalmát, szigorúan a populációk szabályozottságát értve ezen. E fogalom értelmezésével kapcsolatos félreértések széles skálán mozognak a köztudatban. A természetes populációkban azonban semmiféle **hosszú távú** egyensúlyi állapotra való „törekvés” nem mutatható ki (Jermy 1957, 1967), ezért nevezik a **természetes populációkat ún. nem-egyensúlyi rendszereknek** (7.3.2). Jellemző rájuk, hogy véletlenszerű (sztochasztikus) hatások következtében, erősen csökken a populáció mérete vagy akár kihálás is bekövetkezhet (4.TA2). Ezen hatások miatt az adott környezetre jellemző maximális denzitás pillanatnyi egyensúlyi állapotok sorozatán keresztül változik.

Alapesetben a populáció denzitásának növekedésével a megfigyelési időszakra vonatkozó mortalitás (pusztulások száma) növekszik, a fekunditás (születések száma) csökken, vagyis **denzitásfüggő** (density dependent, **DD**) folyamatot tapasztalunk. Ha a populáció denzitásának növekedésével egy lényeges külső hatás ereje vagy valószínűsége nem változik, akkor a hatás és ebből következően megfigyelhető demográfiai folyamat **denzitásfüggetlen** (density independent, **DID**). Egy sor változat elképzelhető a demográfiai jelenségek bevonásával, amikor vagy a fekunditás vagy a mortalitás denzitásfüggő, illetve denzitásfüggetlen módon változik (4/5. és 4/6. ábrák).



4/5. ábra. Két demográfiai paraméter, (a) a születések számának és (b) a mortalitás mértékének denzitásfüggése (DD) és inverz denzitásfüggése (IDD). A denzitásfüggés a születésnél negatív, a mortalitásnál pozitív kapcsolatot mutat, az inverz denzitásfüggésnél pedig fordítva, a születésnél pozitív, a mortalitásnál pedig negatív a kapcsolat a denzitás növekedésével.

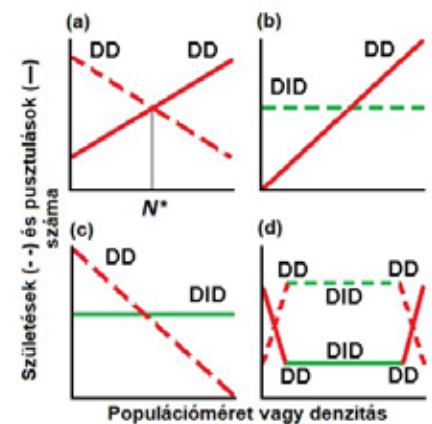
Az intraspecifikus denzitásfüggés speciális esete, amikor a populáció kiindulási denzitásának növekedésével a mortalitás csökken, vagy a fekunditás nő. Ekkor beszélünk **inverz denzitásfüggésről** (inverse density dependence, **IDD**) (4/5. ábra).

Murray (1994) szerint a születés és pusztulás kezdetben denzitásfüggő, majd denzitásfüggetlen szakasz következik, végül ismét erős a denzitásfüggés (4/6d. ábra). Mások szerint a populációk közepes méretéhez egy ún. **gyengén denzitásfüggő** (density-vague) vagyis fluktuáló dinamika (Strong 1986) kapcsolható, amely azért fontos, mert a populációk élettartamuk nagyobb részét ilyen, és nem maximális denzitás mellett töltik! Az utóbbi lényege, hogy denzitásfüggés csak szélsőséges populációméret mellett jelentkezik (Török és Tóth 1988).

Az első alkalommal a múlt század ötvenes éveiben kicsúcsosodó vitát, ti., hogy vajon denzitásfüggő vagy -független folyamatok szabályozzák-e a populációk egyedszámát, szélsőségesen ellentétes álláspontok jellemezték. Az egyik felfogás képviselői, A.J. Nicholson és V.A. Bailey (1935) ausztrál ökológusok, a denzitásfüggő folyamatok szabályozó hatását tartották lényegesnek, melyek egyedüli megvalósulási formáját az intraspecifikus versenyben látták. Nicholson laboratóriumi körülmények között, zárt populációkkal kísérletezett, amelyekben mind a verseny, mind pedig az egyensúlyi állapot felé haladás könnyen kimutatható volt.

A másik iskola, H.G. Andrewartha és L.C. Birch (1954), szintén ausztrál tudósok vezetésével, a denzitásfüggetlen hatások fontossága mellett érvelt. Nemcsak azért, mert a versenyt általában nem tartották gyakorinak, hanem mert a populációdinamikai történéseket kielégítően meg tudták magyarázni pusztán denzitástól független abiotikus (hőmérséklet, csapadék, pH stb.) változók hatásával. A két irányzat összecsapásai – nem nélkülözve méltatlan elemeket sem – óriási irodalmi anyagot és nemzedékekre terjedő szakmai szembenállást eredményezett.

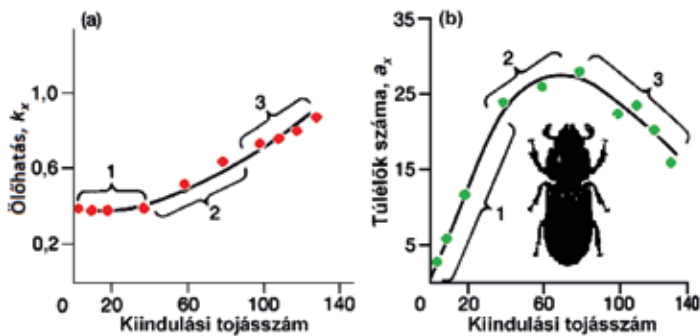
Az ökológusok nagy többsége ma nem tagadja vagy veti el a denzitásfüggő hatások szerepét, inkább a kétféle szabályozás relatív jelentőségét hangsúlyozzák. Ugyanakkor egyes elméletek továbbra sem tartják fontosnak a denzitásfüggő hatásokat és azt állítják, hogy populációszabályozás lehetséges denzitásfüggés nélkül is.



4/6. ábra. A populációméret (denzitás) szabályozásának különböző változatai. A DD denzitásfüggést (vagy inverz denzitásfüggést), a DID denzitásfüggetlenséget jelöl. (a) születés és mortalitás egyaránt DD, (b) születés DID, a mortalitás DD, (c) a születés DD és a mortalitás DID, (d) Murray hipotézise szerint a születési görbe kezdeti szakasza inverz DD, a középső szakasz DID (esetleg enyhe DD lehet), az eltartóképesség közelében ismét DD. A mortalitásnál a kezdeti és végső szakasz DD, a középső DID típusú. N^* egyensúlyi populációméretet jelöl [Hixon és mtsai (2002) nyomán módosítva].

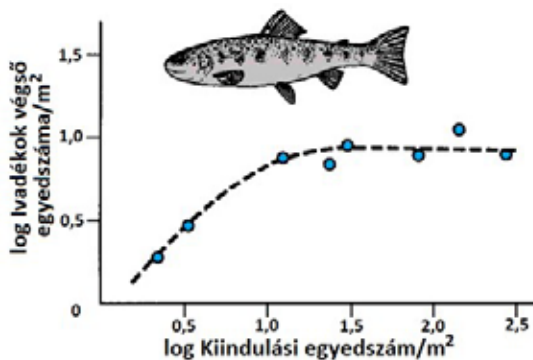
4.2.2 Példák a demográfiai paraméterek kiindulási denzitástól való függésére

A mortalitásnak, a kiindulási denzitástól való függésére Bellows (1981) a következő egyszerű kísérleteket végezte el. Azonos méretű üvegfialákba egységnyi (0,5 g) liszt-élesztő keveréket, majd ezekbe 20, 40, 60 stb. kis lisztbogár (*Tribolium confusum*) tojást (megtermékenyített petét) helyezett és az edényeket 30 °C-on és 70%-os relatív páratartalom mellett tartotta. A térfogatok azonossága és időbeni változatlansága miatt itt a denzitás teljesen megfeleltethető a kiindulási egyedszámnak (tojásszámnak). Két hónap múlva megszámlolta, hogy hány bogár élt ($a_x = a_{\text{két hónap}}$) a különböző kiindulási **tojásdenzitással** rendelkező edényekben. Az eredményeket a kiindulási tojásszám függvényében láthatjuk a 4/7. ábrán. A túlélők számát (a_x) a



4/7. ábra. Akis lisztbogár (*Tribolium confusum*) kéthónapos fejlődési idejére vonatkozó (a) mortalitási ráta (k_x) és (b) a túlélő egyedek száma (a_x). A függvénygörbe durván három szakaszra osztható: (1) denzitásfüggetlen, (2) kompenzált denzitásfüggő és (3) kompenzálatlan denzitásfüggő szakasz [Begon és mtsai (1990) nyomán módosítva].

kiindulási tojásszám és az ehhez tartozó mortalitás együtt határozza meg. A görbének három jellegzetes szakasza van. Az (1) szakaszra az jellemző, hogy a kiindulási tojásszámmal vagy denzitással arányosan növekszik a túlélők száma és a mortalitás nem változik. Ez a denzitástól független (DID) szakasz.



4/8. ábra. Kiindulási denzitástól függő (ivadékokra vonatkozó) túlélés a sebes pisztráng (*Salmo trutta*) egyik populációjában. A túlélő ivadékok száma közvetlenül a mortalitásra [Le Cren (1973) nyomán módosítva].

A (2) szakaszban a túlélők száma – jelen esetben némileg idealisztikusan – közel állandó. Ebben a denzitástartományban a denzitás növekedésével arányosan növekszik a mortalitás. A két folyamat kompenzációjaként marad állandó az egyedek száma. Ezt (pontosan) kompenzált denzitásfüggő (DD) szakasznak nevezzük. A (3) szakaszra jellemző, hogy a mortalitás növekedésével nem tart lépést a túlélők száma, így az egyedszám csökken. Ezt kompenzálatlan denzitásfüggő (DD) szakasznak nevezzük.

A denzitásfüggésre vonatkozó másik példánk a sebes pisztráng (*Salmo trutta*) a túlélő ivadékoknak egyedszáma a kiindulási denzitás függvényében (4/8. ábra). Az ábrán a görbe két szakaszra bontható: az első (emelkedő) szakasz DID, a második (vízszintes) pontosan kompenzált DD szakasz, ami azt jelenti, hogy bármely egyedszámnövekedésre pontosan azonos mértékű mortalitás emelkedés a válasz, a görbe e szakasza párhuzamosan halad a vízszintes tengellyel. A túlélők száma tehát konstans a denzitás emelkedésével. Figyeljünk a következőre: a 4/7a. és 4/8. ábrákon egyaránt pontos kompenzációról beszélünk, a görbék alakja viszont jelentősen eltér. Ennek oka az, hogy az 4/7a. ábrán, a függőleges tengelyen a k öölhatás kumulált értékei láthatók, a 4/8. ábrán viszont a végső denzitást ábrázoljuk.

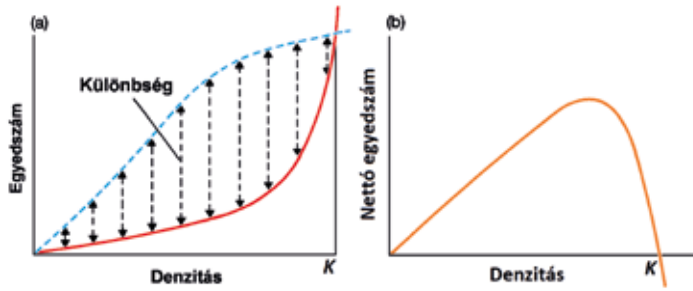
A fekunditás szintén csökkenhet a denzitásnövekedés hatására, ha a szaporodó egyedek száma egy kritikus érték fölé emelkedik, mint ahogy azt az énekes verébsármánynál (*Melospiza melodia*) végzett vizsgálat mutatja (4/9. ábra). A görbén két szakasz, egy denzitásfüggetlen (vízszintes tengellyel párhuzamos) és egy denzitásfüggő (a lefelé hajló) különíthető el. Az üres négyzet („etetett”) azt az utódszámot jelöli, amikor egy évben plusz táplálékot helyeztek ki a területre azt bizonyítandó, hogy a fekunditás csökkenése valóban a túlnépesedés miatt jelentkező táplálékhiány következménye.



4/9. ábra. Az énekes verébsármány (*Melospiza melodia*) denzitásfüggő szaporodási sikere a kanadai Mandarte szigeten 1975 és 1986 között. Az ábrán a 75 és 86 közötti számok a naptári éveket jelentik. További magyarázat a szövegben [Begon és mtsai (1990) nyomán módosítva]. Fotó: Rododendrites.

4.2.3 A születések és halálozások eredőjeként kialakuló denzitásfüggés. Az eltartóképesség

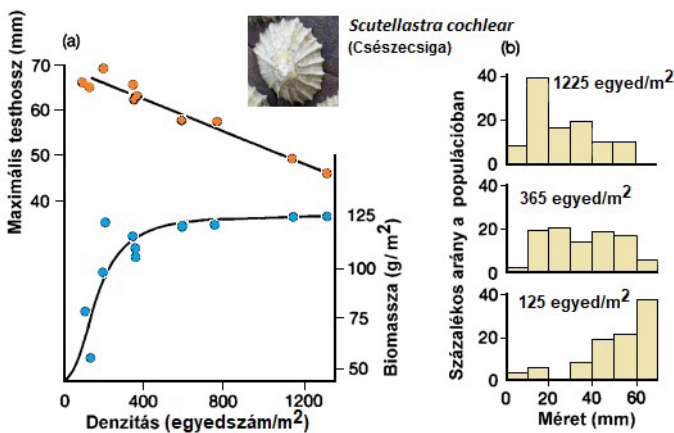
Alapesetben a denzitás növekedésével az adott időszakra vonatkozó születések száma csökken, a mortalitás nő (sematikus bementatva a 4/10a. ábrán). A két görbe adott (kiindulási) denzitás mellett metszi egymást, amikor is az adott időszakra



4/10. ábra. (a) A születési (szaggatott vonal) és halálzási (folytonos vonal) egyedszám különbsége megadja a nettó új egyedek számát. (b) A nettó egyedszámváltozás görbéje. K (környezet eltartóképessége)érték után az elpusztult egyedek száma meghaladja a születések számát [Begon és mtsai (1990) nyomán módosítva].

vonatkozó nettó egyedszám változatlan marad. Ezt a denzitást (**környezet-specifikus**) **eltartóképességnek** (carrying capacity, 4.TA3) nevezzük, jele K . A K populációra jellemző érték is. Adott környezetben különböző populációknak, és adott populáció esetében, eltérő környezetekben, más és más lehet az értéke. Gyakori eset, hogy a született és elpusztult egyedek száma a (kiindulási) denzitás függvényében \rightarrow alulról konkáv, illetve \rightarrow alulról konvex függvény (4/10a. ábra). Ha bármely kiindulási denzitásnál a két görbe közötti különbséget képezzük, a populáció nettó egyedszámváltozását kapjuk meg, amely **maximumgörbét** eredményez (4/10b. ábra). K -nál nagyobb denzitásoknál a pusztulások száma meghaladja az új egyedek számát.

A maximumgörbe ismerete fontos, jelentősége és felhasználása sokrétű. Találkozunk vele az Allee-hatásnál (7.TA5), a ragadozó–zsákmány kapcsolat elemzésénél, és alapja a természetes populációk kizsákmányolása során bekövetkező populációméret-változások magyarázatának (28.2.2).



4/11. ábra. (a) A maximális testhossz (narancssárga pontok) és a biomassa (kék pontok) denzitásfüggése egy dél-afrikai csészeszigafaj (*Scutellastra cochlear*) esetében. (b) A csigák testméretének gyakorisága különböző denzitásoknál [Begon és mtsai (1990) nyomán módosítva].

© Tango22

4.2.4 A testméret és a populáció biomasszájának függése a kezdeti denzitástól

Az intraspecifikus verseny befolyásolhatja a populációt alkotó egyedek növekedési rátáját és így a testméretét is. Az **uniter** (3.1) szervezeteknél az **egyedszám szerinti** (numerikus) szabályozás csak megközelítő, míg a (teljes) **biomassa** pontos szabályozás alatt áll. Az állítás illusztrálásaként vizsgáljuk meg egy csészeszigafaj (*Patella cochlear* [jelenleg *Scutellastra*]) denzitásfüggő egyedszám- és biomassza-változását (4/11. ábra).

A pontos biomassza-reguláció (kompenzáció) a 4/11a. ábrán látható. Egy bizonyos kezdeti egedsűrűség mellett (ez kb. 400 egyed négyzetméterenként) beáll a **konstans végső biomassza**, annak ellenére, hogy a testméret lineárisan tovább csökken. Az egyedek testméretének gyakorisági eloszlása

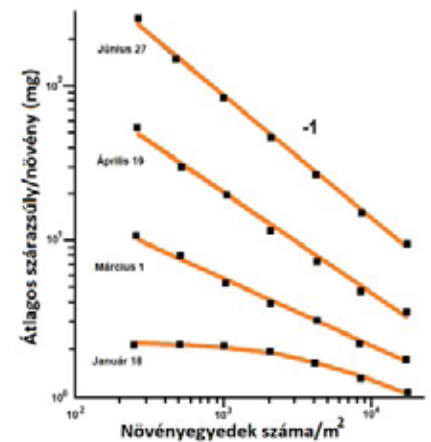


4/3. kép. Egércsenkesz (*Vulpia fasciculata*, Poaceae)
© Andrea Moro

különböző denzitások mellett eltérő (4/11b. ábra). Magas denzitásnál a populáció sok kisméretű és kevés nagyobb méretű egyedből áll, míg alacsony egedsűrűségnél a nagyobb egyedek mennyisége jóval meghaladja a kisebbekét.

Hasonló hatások sokkal szembetűnőbbek a **ramet-képző** (3.1) szervezeteknél. A *Vulpia fasciculata* csenkeszfajon elvégzett denzitásfüggő vizsgálat eredményei a 4/12.

ábrán láthatók. A *Vulpia* biomassza az első vizsgálati időpontban (január) nem, de a további időpontokban már erősen a denzitás hatása alatt állt. A különböző kiindulási denzitással rendelkező kísérleti parcellákban a biomassza gyarapodásának ütemét egyértelműen a denzitás szabta meg. A végső ellenőrzéskor (június vége) az alacsony denzitású parcellákban nagy egyedi növény-tömeget lehetett mérni, míg a magas denzitású parcellákban alig gyarapodtak a növények az öt hónapos kísérlet során. A különböző denzitású parcellákban mérhető egyedi biomasszáik megfeleltek öngyérítés



4/12. ábra. Egy csenkeszfaj, a *Vulpia fasciculata* időbeli (jan. 18. és jún. 27. közötti) biomassza változása hét parcellában, adott kiindulási denzitások mellett, négy leolvasási időpontban. Az utolsó leolvasáshoz (jún. 27.) tartozó denzitás és száraztömeg közötti összefüggés meredeksége -1. Mindkét tengely logaritmikus beosztású [Begon és mtsai (1990) nyomán módosítva].

egyik típusára jellemző -1 meredekségű denzitás–biomassza összefüggésnek és egyben alátámasztották a konstans végső biomassza elképzelés realitását.

A többszöri biomassza mérések az öngyérítés dinamikájára is rávilágítottak. Az első méréskor a csíranövények növekedése alig tért el a különböző denzitású parcellákban, csak igen nagy denzitások mellett jelentkezett a lassabb növekedés. Később, ahogy az erőteljes növekedés miatt egyre több tápanyagra van szükségük a növényegyedeknek, intenzívvé vált az intraspecifikus verseny, melynek hatása az alacsonyabb denzitásoknál is mérhető lett ugyanakkor jelentősen felerősödött a magas denzitásoknál.

Az adott fejlettségi állapotra vonatkozó ω egyedi átlagtömeg (átlagsúly) és a d egyedsűrűség között közelítőleg hatványfüggvény jellegű, azaz allometrikus kapcsolat áll fenn, $\omega = c/d^a$, ahol c és a alkalmas pozitív állandó. Ezért a d denzitás logaritmusának függvényében ábrázolva ω logaritmusát, a mérési pontok $-a$ meredekségű egyenes közelében fekszenek, hiszen az előbbieknél megfelelően $\log \omega \approx \log c - a \log d$, ahol c (és így $\log c$ is) a növény fejlettségi állapotától függő konstans (4/12. ábra). Amennyiben $a \approx -1$, ami gyakori, akkor $\omega \approx c/d^{-1}$, azaz $\omega d \approx c$, azaz:

$$\frac{\text{összes szárazanyag}}{\text{egyedszám}} \approx \frac{\text{egyedszám}}{\text{terület}} \approx \frac{\text{összes szárazanyag}}{\text{terület}} = c$$

így **összes szárazanyag** $\approx c$ **terület**, vagyis a terület adott, állandónak véve az összes szárazanyag közelítőleg állandó. A levezetés megfordítható, ezért kimondhatjuk, hogy az összes szárazanyag (közelítő) állandósága („konstans végső produkció”) ekvivalens az $a \approx -1$ közelítő egyenlőséggel (ún. -1 meredekségű tömegcsökkenéssel, 4.TA4).

Fontos, hogy a moduláris szervezetek esetében az intraspecifikus verseny általában a **genetenkénti rametek számát és méretét csökkenti és nem a genetek számát**.

4.3 A POPULÁCIÓNÖVEKEDÉS MATEMATIKAI MODELLJEI

A 3. fejezetben a demográfiai paraméterek kezdeti denzitástól való függésével foglalkoztunk. A modellek nagy része viszont a paramétereknek a pillanatnyi denzitástól, más vonatkozásban, egyedszámától függésére vonatkozik. Ilyen esetben a **differenciálegyenletek** alkalmazásával való modellalkotásnak van fő szerepe. A differenciálegyenleteknek a természettudományok összes ágában (fizika, kémia dinamikai kérdései stb.) felmerülő modellezésben alapvető szerepe van. **A dinamikát a differenciálegyenlettel adhatjuk meg**, feltételül szabva bizonyos kezdeti értéket. A differenciálegyenlet és a kezdeti érték feladat megoldását modellegyenletnek is nevezhetjük. Ebben a fejezetben csak két, széles körben alkalmazott időben folytonos populációnövekedési

modell rövid ismertetésére szorítkozunk, további részletek és az időben diszkrét modellek a 4.TA5-ben, 4.TA7-ben és 4.TA8-ban találhatók.

4.3.1 Időben folytonos növekedési modellek

Az időbeni folytonosság arra vonatkozik, hogy a modellbeli időpontok nem egymást követő diszkrét értékek, hanem adott időintervallum minden pontjára vonatkoznak. Emellett a modellekben az N egyedszámot is folytonosnak feltételezzük, azaz N nem csak egész értéket vehet fel.

Az élőhely nagyságát adottnak tekintjük, ezért a mindenkor $N(t)$ egyedszám a denzitással itt is közvetlen kapcsolatban áll. A t időpontbeli egyedszámot jelöljük $N(t)$ -vel, N_0 valamely rögzített t_0 időpontbeli feltételezett egyedszámot jelöl, azaz:

$$N_0 = N(t_0).$$

4.3.1.1 Exponenciális növekedési modell

Tegyük fel, hogy a mindenkor t -beli populációnövekedési sebesség, azaz $N'(t)$ a pillanatnyi populációméretnek valamely r számszorosa. Az ezt kifejező **differenciálegyenlet**:

$$N'(t) = rN(t),$$

másként:

$$\frac{dN(t)}{dt} = rN(t).$$

A 4.TA5.2.1-ben megadott modellegyenlet exponenciális függvény, melyben az r **paraméter** a $\log(N(t+1)/N(t))$ -ként értelmezett **populációnövekedési ráta**. Populációk kezdeti növekedési dinamikája gyakran jól közelíthető ezzel az egyszerű modellel. Az $N(t)$ függvény a mindenkor denzitástól független.

4.3.1.2 A logisztikus növekedési modell

A vonatkozó differenciálegyenlet:

$$N'(t) = rN(\bar{N} - N),$$

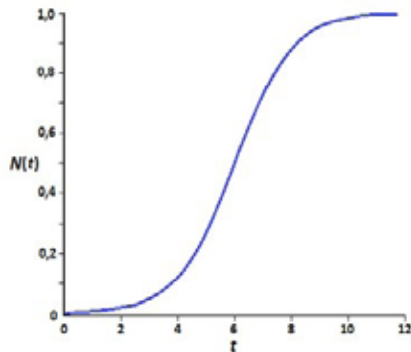
másként:

$$\frac{dN}{dt} = rN \frac{K-N}{K}.$$

Az egyedszám felső korlátjának felel meg az \bar{N} **paraméter**, ami egy adott környezetben a **maximális populációnagyságot jelenti** (és megfeleltethető a K -nak a **környezet eltartóképességének**). A modellfüggvény grafikonja, az ún. **logisztikus görbe** az 4/13. ábrán látható.

4.3.2 Véletlen tényezők

A populációk egyedszámváltozásaiban természetesen véletlen tényezők is szerepet játszanak. Ilyen tényezők a szaporodási és



4/13. ábra. A logisztikus populációnövekedési függvény grafikonja (szigmoid görbe). Paraméterek: $N = 8, r = 3, N_0 = 1, t_0 = 2$.

halálzási mozzanat és az élő és élettelen környezeti tényezők ingadozásainak kapcsán jelenhetnek meg. A trend nélküli időbeni változásoknál a populációméret időbeli átlaga változatlan lehet. Ilyen esetben **stacionárius** populációról beszélünk. Ekkor az eredetileg sztochasztikusnak feltételezett populációméret bizonyos „visszatérési tendencia”

keretében az eredeti értékhez „gravitál” vagy „vonzódik”.

A tárgyalat egyedszám növekedési modellek sztochasztikus változatainak modellezésével is számos mű foglalkozik (pl. Izsák és Szeidl 2009).

4.3.3 Késleltetett denzitásfüggés

A **késleltettség** azt jelenti, hogy a populáció méretében beállt változások (növekedés vagy csökkenés) hatására működésbe lépő denzitásfüggő (egyedszámfüggő) szabályozás nem azonnal, hanem csak bizonyos időkéssel (1-2 generáció után) érezteti a hatását. Ilyet tapasztalunk a legtöbb mérsékeltövi rovarfajnál. Általánosságban a késleltetettséget szezonális élőhelyen várjuk, ahol a szaporodásra kedvező és kedvezőtlen időszakok váltják egymást. A nagy vízibolha (*Daphnia magna*) populációnövekedését szabályozó denzitásfüggés késleltettségének hátterét Goulde és Hornig (1980) a következőképpen magyarázta. A vízibolhák táplálékban gazdag időszakban olajcseppekben tárolnak energiát. Amikor a táplálék szűkössége beáll, a tartalékaik felhasználásával tovább szaporodnak, azaz a táplálékhiány hatása még nem jelentkezik. Miután tartalékaikat felhasználták éhezés és pusztulás következik be. Így a denzitásfüggő mortalitás jelentős eltolódással mutatkozik.

A folytonos populációnövekedés esetében a késleltetettséget úgy vehetjük figyelembe, ha egy p időtartammal korábbi populációméretet tekintünk (Pimm 1991):

$$\frac{dN}{dt} = rN_t \left[1 - \left(\frac{N_{t-p}}{K} \right) \right].$$

Vesd össze a logisztikus növekedési modell 4.3.1.2-beli formulával kifejezett alakjával (4.TA5.2.2).

A késleltettség növekedésével a populációdinamika is változhat. Alacsony p értéknél a populációdensitás még lényeges változások nélkül közeledik a K értékhez, mert N_t értéke alig változik. Ha azonban p értéke nagy, az egyedszám ciklikus mozgást mutat. A diszkrét és a folytonos modell hasonlóan viselkedik ebben a tekintetben. A késleltettség kapcsolatban áll a gradációk kialakulásával (4.TA6). A gradációk háttérökainak feltárására fejlesztették ki az ún. kulcs-faktor analízist.

4.4 KULCS-FAKTOR ANALÍZIS

A kulcs- vagy k -faktor analízist Morris fejlesztette ki 1959-ben, hogy megállapítsa a kanadai fenyveseket károsító rovarok gradációinak okait. A k -faktor analízishez, hasonlóan az élettáblák készítéséhez, különböző időszakokban (éven belül és évek között), illetve stádiumokban mintavételezzük a populációkat és az elemzéssel a legfontosabb mortalitási okokat keressük. Egyszerűbb az eset, ha évente csak egy generációja van a vizsgált élőlénynek. A különböző fejlődési stádiumokat (pl. holometabol rovaroknál tojás, lárva, báb, ivarérett állat, vagy madaraknál tojás, kikelő fióka, kirepült fióka, immatur, illetve adult egyed) külön-külön elemzik. Minden stádiumra egy k értéket számolhatunk a 3.5-ben megismert formula ($k_x = \log a_x / a_{x+1}$) alkalmazásával a következőképpen:

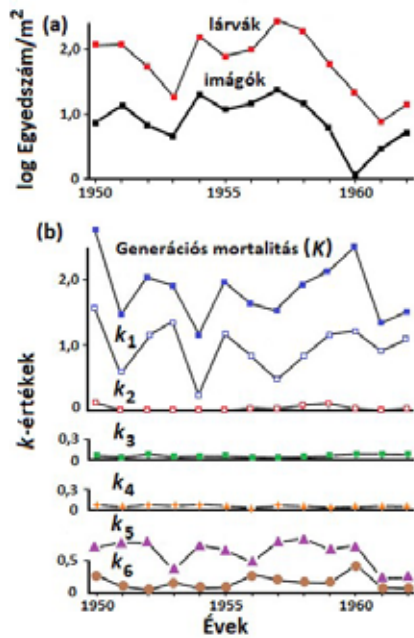
$$k = \log(N_k) - \log(N_p) = \log N_k / N_p,$$

ahol N_k a stádium kezdetén az egyedszám, N_p a stádium végén az egyedszám, k pedig a stádiumra jellemző mortalitási faktor (a k -faktor analízis az ölfhatásról, angolban „killing” kapta a nevét). A különböző stádiumok k -inak összegzésével kapjuk a K -t ($K = k_1 + k_2 + k_3 + \dots + k_n$), ami a generációra jellemző mortalitási érték. (FONTOS: ez a K nem tévesztendő össze a környezeti eltartóképesség jelével, ami szintén K).

Varley és mtsai (1973) részletesen elemezték a kis téliaraszoló (*Operophtera brumata*) populációjának denzitásváltozását 1950-1962 között (4/14-1a. ábra). Kulcs-faktor analízis segítségével megállapíthatók i) a legfontosabb mortalitási faktorok, ii) ezek generációnkénti változása, valamint iii) denzitástól való függőségük. A 4/14-1b. ábráról szemmel is könnyen leolvasható, hogy a kis téliaraszolónál a k_1 faktornak (téli pusztulás) van a legfontosabb szerepe az egyedszám alakításában.



4/4. kép. Kis téliaraszoló (*Operophtera brumata*, Geometridae). A szárnyas hím és röpképtelen nőtény párosodása. Fotó: Csóka György



4/14-1. ábra. A kis téliaraszoló lepke (*Operophtera brumata*) (a) denzitásának és (b) az egyes mortalitási tényezők, kulcsfaktorok (k_{1-6}) értékeinek változása 1950 és 1962 között. A generációs mortalitás: $K = k_1 + k_2 + k_3 + k_4 + k_5 + k_6$. Az egyes mortalitási értékek jelentése: k_1 = téli mortalitás, k_2 = a *Cyzenis* parazitoid által okozott mortalitás, k_3 = más rovarok általi parazitáltság, k_4 = a lárvák mikrosporidiás betegsége miatti mortalitás, k_5 = ragadozók bábelfogyasztása, k_6 = a *Cratichneumon* bábparazitoid által okozott mortalitás [Varley és mtsai 1973 után módosítva].

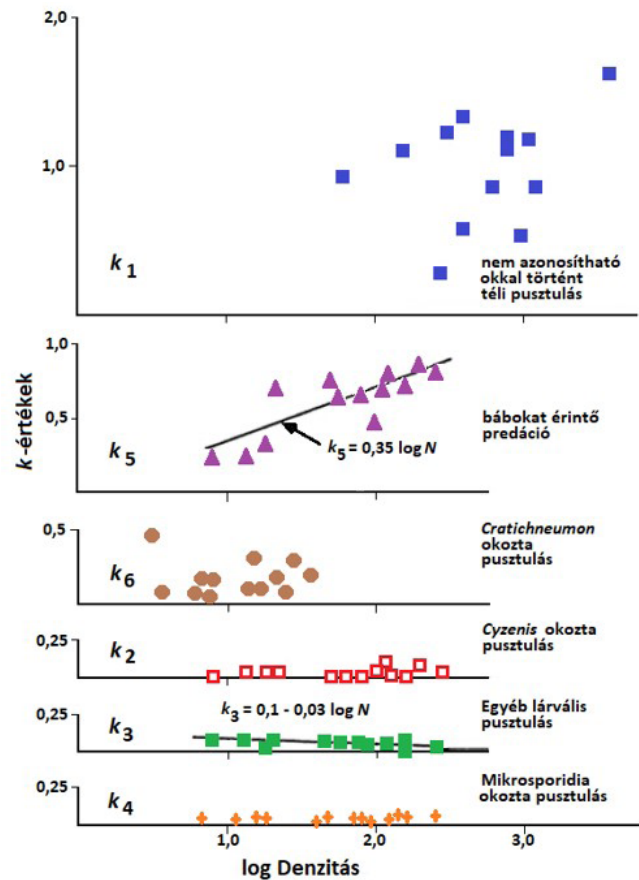
korlátairól. Az egyik hiányosság, hogy az elemzést nehéz olyan szervezeteknél alkalmazni, ahol átfedő generációk vannak (pl. emlősök). Másrészt a mortalitási faktorokat nehéz egymástól függetlenül kezelni, hiszen sokszor a hatásuk átfedő. Végül fontos megjegyezni, hogy ha az egyensúlyi denzitás nagyon variál, akkor nehéz a denzitásfüggést detektálni.

4.4.1 Példák a kulcs-faktor analízisre

Az 4/15. ábrán három populációnál szemlétetjük a legfontosabb mortalitási tényezőket, illetve esetleges denzitásfüggésüket. Kanadában a burgonyabogárral (*Leptinotarsa decemlineata*) végzett vizsgálatok azt mutatták (4/15a. ábra), hogy a hét vizsgált potenciális mortalitási tényező közül az ivarérett bogarak nyári elvándorlása okozza a legnagyobb populációcsökkenést, amely mögött a táplálékhiány áll. (Kanadában csak egy nemzedékes a faj, ezért esik az elvándorlás ideje nyárra, Magyarországon, ahol másfél, esetenként két nemzedék fejlődik ki, az elvándorlás augusztus végén, szeptember elején történik.) Ugyanez a tényező denzitásfüggő is volt (az ábrán csak ez szerepel), a lárvakori éhezés okozta mortalitással egyetemben.

Ha a populációdensitások függvényében vizsgáljuk a k értékeket (4/14-2. ábra), akkor látható, hogy a k_1 és k_6 , valamint k_2 és k_4 értékek függetlenek a denzitástól. Az első két mortalitási típus varianciája jelentős, míg az utóbbi kettő alig különbözik a vizsgált periódusban. A kis téliaraszoló lárvák a talajban bábózkodnak. Minél nagyobb a populáció denzitása, annál nagyobb mértékű a bábok pusztulása (k_5), melyet főleg kismélsősök és ragadozó ízeltlábúak okoznak. Megfigyelhető az inverz denzitásfüggés is: a lárváknál az ismeretlen okok miatti pusztulás (k_3) a denzitás növekedésével szignifikánsan csökken.

Leginkább rovaroknál, de gerincesek esetében is végeznek k -faktor analízist, ám nem szabad megfeledkeznünk az elemzés



4/14-2. ábra. A kis téliaraszoló lepke (*Operophtera brumata*) különböző mortalitási értékeinek denzitásfüggése. A k_5 erős denzitásfüggést mutat, a k_3 -ra viszont inverz denzitásfüggés jellemző. A többi faktor független a denzitástól [Varley és mtsai 1973 után módosítva].

Az Angliában vizsgált macskabaglyoknál (*Strix aluco*) az egyes években nem, vagy sikertelenül költő egyedek jelentették a kulcs-faktort (4/15b. ábra), azonban ez nem mutatott denzitásfüggést. Az őszi és téli periódusban elpusztult (vagy elvándorolt) egyedek száma viszont függött a populáció denzitásától (melyet a kirepült fiókák számával becsültek). A denzitás hatása egy küszöbérték



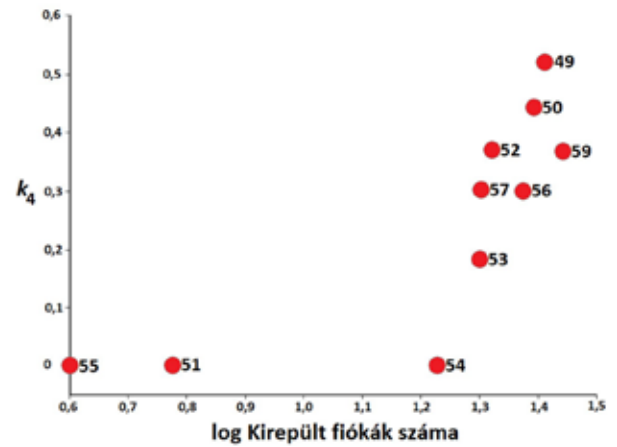
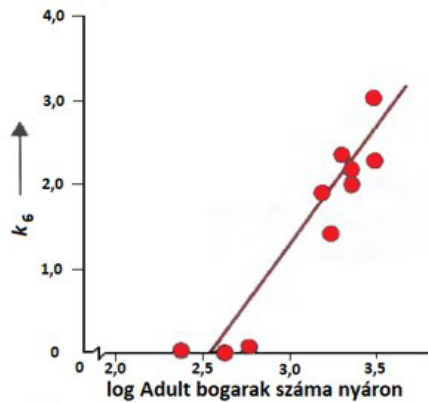
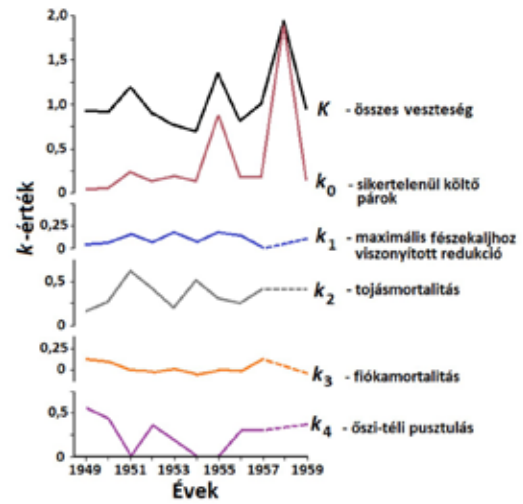
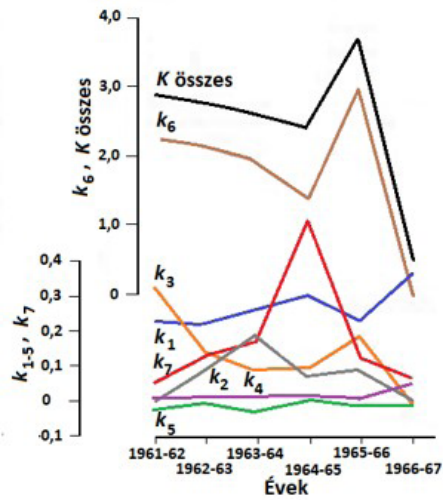
4/5. kép. Macskabagoly (*Strix aluco*, Strigidae) ©Klein Ákos

felett jelentkezett.

A kafferbivalynál (*Syncerus caffer*) a fiatalok mortalitása befolyásolta a legnagyobb mértékben a Serengeti Nemzeti Parkban élő populáció nagyságát (4/15c. ábra), viszont denzitásfüggést a kifejlett egyedek mortalitása mutatott.

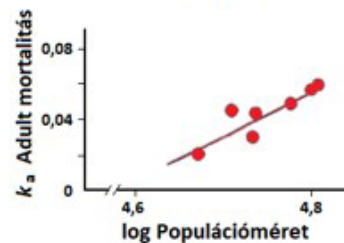
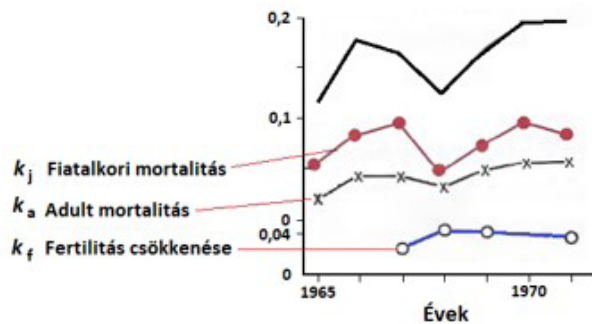


4/6. kép. Kafferbivaly (*Syncerus caffer*, Bovidae) Fotó: Török János



4/15a. ábra. A burgonyabogárral (*Leptinotarsa decemlineata*) végzett kulcs-faktor analízis eredményei (felső ábra). k_1 = tojások mortalitása, k_2 = az 1. és 2. lárvastádium mortalitása, k_3 = a 3. és 4. lárvastádium mortalitása, k_4 = bábmortalitás, k_5 = imágók nyári mortalitása, k_6 = elvándorlási mortalitás, k_7 = áttelelési mortalitás. A denzitásfüggő faktor az alsó ábrán látható [Begon és mtsai 1990 nyomán módosítva].

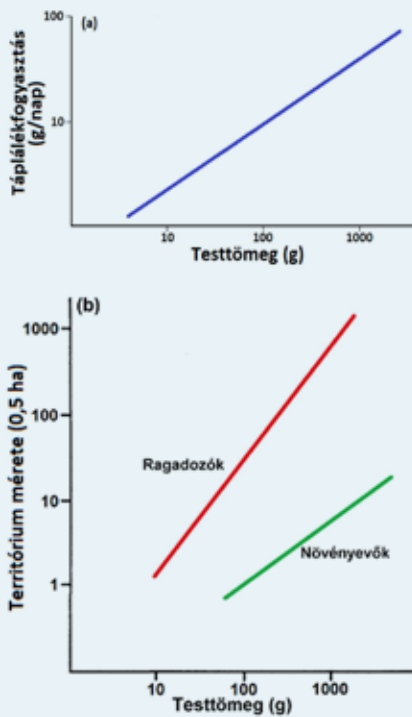
4/15b. ábra. A macskabagollyal (*Strix aluco*) végzett kulcs-faktor analízis eredményei (felső ábra). A denzitást a fiatal baglyok számával becsülték, a denzitásfüggő faktor az alsó ábrán látható [Dempster 1975 nyomán módosítva].



4/15c. ábra. A kafferbivalyyal (*Syncerus caffer*) végzett kulcs-faktor analízis eredményei (bal oldali ábra). A denzitásfüggő faktor a jobb oldali ábrán látható [Begon és mtsai 1990 nyomán módosítva].

4.TA1 AZ INTRASPECIFIKUS VERSENY ASZIMMETRIKUS JELLEGE: TERRITORIALITÁS

A küzdő típusú intraspecifikus verseny aszimmetrikus esete a territorialitás. Olyan viselkedés, amely lehetővé teszi egy adott terület kizárólagos birtoklását az ott lévő források kizárólagos használatának érdekében. A territórium funkcióját, fenntartásának mechanizmusait és a viselkedés rátermettségét tekintve többféle territórium típust különítenek el. Ebből eredeztethető, hogy a territóriális viselkedésre is többféle definíciót alkalmaznak. A viselkedési funkciók szempontjából az egyik gyakori típus a nagyméretű territórium, melynek területén történik a táplálkozás és a szaporodás is. Territóriális magatartást mutató egyedek, vagy csoportok eloszlása a térben sokkal egyenletesebb, mint egy véletlenszerű élőhely elfoglalás esetén várható lenne. Az aszimmetria abban nyilvánul meg, hogy egyes



4.TA1/1. ábra. (a) Tizenöt madárfaj testtömegének és napi táplálékfogyasztásának összefüggése. (b) A testtömeg és a territórium méretének kapcsolata ragadozó, illetve növényevő madárfajoknál. Mindkét ábrán a tengelyek logaritmikus beosztásúak [Schoener (1968) nyomán módosítva].

Gyakori eset, hogy az utódok felneveléséhez szükséges források elérhetők magán a territóriumon, de az is előfordul, hogy a territórium csak a szaporodás lehetőségét biztosítja és az utódok nevelése nem ott történik. Például a világszerte elterjedt egyik pelyhesméhfaj (*Anthidium manicatum*) hímjei territóriumot tartanak a nektárt és pollent szolgáltató, főleg a Lamiaceae családba tartozó

tisztesszűfajok (*Stachys* genus fajai) környezetében és ezeket a forrásokat monopolizálják. Testméretükkel arányos agresszivitással elűzik a fajtárs hímeiket és más rovarfajokat a forrásoktól. Kivételt a fajtárs nőstények képeznek, amelyekkel párzanak (Seidemann 2021). A territorialitással összefüggő forrásbirtoklás, sok esetben tényleges **összetűzés** (fizikai konfliktus) formájában valósul meg. Városi parkokban és

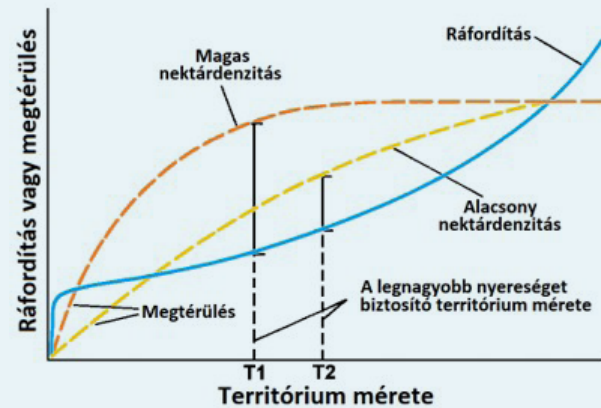


4/7. kép. Rajzos pelyhesméh (*Anthidium manicatum*, Megachilidae) © Bruce Marlin



4/8. kép. Vörhenyes kolibri (*Selasphorus rufus*, Trochilidae) © Larry Lamsa

kertekben is gyakran megfigyelhető, hogy a szomszédos fekete rigó hímek a territóriumok határán verekednek. Bár a territóriumon található források előnyt jelentenek a tulajdonosnak, a territórium fenntartása „költséges”, például a védelme jelentős energiárfordítást igényel. A vörhenyes kolibri (*Selasphorus rufus*) territóriális viselkedését, a védelemre felhasznált energiát, a territórium méretét, illetve a nektárforrás nagyságát Gass és mtsai (1976) optimalizációs megközelítéssel vizsgálták (4.TA1/2. ábra).



4.TA1/2. ábra. A territórium méretének optimalizálása a vörhenyes kolibrinél (*Selasphorus rufus*) a táplálékforrás gazdagsága függvényében. A szaggatott vonalak a nektárdenzitásokkal becsült energianyereséget, a folyamatos vonal a ráfordítást jelöli. T1 a magas, T2 az alacsony nektárdenzitáshoz tartozó optimális territóriumméretet jelöli. A ráfordítás a territórium őrzésére fordított energiaszükséglettel azonosítható. A ráfordítási görbe kezdeti gyors emelkedése a nem territóriális viselkedésből a territóriálissá válás költségét mutatja. A nyereséget a ráfordítási és megtérülés energia különbségével, a nettó haszonnal mérhetjük. Az optimalizációs elmélet feltételezése szerint, a kolibri a nettó haszon (nyereség) maximalizálására törekszik. Gazdag nektárforrás esetén kisebb az optimális territórium mérete (T1), mint alacsony nektárdenzitásnál (T2) [Begon és mtsai (1990) nyomán módosítva].

Azt találták, hogy ha a virágok nektártartalma magas volt, akkor kisebb méretű territóriumokat tartottak a kolibrik, ha viszont kisebb volt a nektár mennyisége, akkor nagyobb méretű territóriumokkal lehetett az egységnyi ráfordításra (védelem) eső nyereséget (nettó energiafelvétel) maximalizálni.

4.TA2 A POPULÁCIÓNAGYSÁG SZABÁLYOZÁSA

A múlt század ötvenes éveiben fellángolt vita, mely egyrésről A.J. Nicholson és V.A. Bailey **denzitásfüggésre** épülő egyszám szabályozás elméletéről és másrésről az azt elvető H.G. Andrewartha és L.C. Birch **denzitásfüggetlen** „szabályozás” felfogásáról szólt, a kilencvenes években újraledt. A vitában White (2001, 2004, 2008) és Krebs (1995, 2002) elvetették a denzitásfüggést. A **limitáltságot** tekintették az egyetlen fontos hatásnak, amit viszont konkrét tényezőkre, például táplálékhiányra vezettek vissza. Az Ausztráliába behurcolt üregi nyúl (*Oryctolagus cuniculus*) populációméretét főleg rókák és macskák csökkentik, amit ún. ragadozó-kizárásos kísérletekkel bizonyítottak. Ellenben, ha elegendő csapadék volt a területen, a ragadozók tevékenységétől függetlenül és teljes mértékben az elérhető táplálék függvényében változott a nyulak populációmérete. Véleményünk szerint a készletek limitáltsága összefügg a denzitásfüggő folyamatokkal, ezért a fenti állítások nem adnak új értelmezést a problémának. Az ellentábor, elsősorban Berryman (Berryman és mtsai 2002, Berryman 2004) vezetésével, a nicholsoni elvekhez ragaszkodva, arra a következtetésre jutott, hogy a populációszabályozás nem *a priori* feltételezhető, hanem utólag bizonyítandó tényezője az ökológiai rendszereknek, amely a körülményektől függően jelentkezik. Szerintük a populációszabályozás és az egyedszám-limitáció valójában ugyanaz. Minden pro és kontra érv ellenére sokan feleslegesnek tartják a vitát és a dichotómia fenntartását egyaránt.

Napjaink álláspontja szerint mindkét oldalnak igaza lehet. Nicholson és Bailey iskolájának állítása elfogadható, azaz a populáció szabályozásához denzitásfüggés szükséges, de a verseny nem az egyedüli forrása ennek. Andrewartha és Birch helyesen állította, hogy a versenyt és feltételezett hatását gyakran megakadályozzák a fizikai „zavarások”, a szigorú abiotikus feltételek. Ez utóbbiak limitálják a populációméretet, fluktuációkat okoznak, és a forráselérhetőséget befolyásolják, de a populációk hosszabb távú fennmaradását egyedül nem képesek megmagyarázni. Azért nem képesek erre, mert a populáció és az abiotikus tényezők között nincs meg egy lényegi elem a szabályozáshoz, ez pedig a **negatív visszacsatolás** (feedback).

Általános megközelítéssel a **szabályozás lényege**, hogy valamilyen folyamatot bizonyos határokközött tartunk folyamatos állapotjelzések által, melynek mechanizmusa a negatív visszacsatolás. Például egy szoba (egy zárt rendszer) hőmérsékletét szabályozó termosztátot 20 °C állítjuk. Amíg ezt az értéket el nem éri, a fűtőberendezés emeli a szoba hőmérsékletét. Ha a beállított értékre jut, a fűtés leáll. Ebben az esetben a szoba hőmérséklete negatív visszacsatolással felülről szabályozott,

mert elérve egy megengedett felső értéket, a fűtés kikapcsol. A természetes populációkban elvileg ugyanez a folyamat működik. Hosszú távon (évtizedek alatt) megfigyelhetünk alsó és felső populációs minimumokat és maximumokat, amelyek között a populáció mérete bármely értéket felvehet. Ezek az értékek azonban igen széles határok között mozoghatnak.

A populációméret szabályozásának megértéséhez induljunk ki egy izolált, **szabályozatlan** populációból (vagy annak egy részhalmozásból), melyre ún. véletlen lépésekben való növekedés jellemző. Mivel nincs negatív visszacsatolás, a populációnövekedés az $N_{t+1} = RN_t$ egyenlet alapján exponenciális lesz és növekedési **határ** nem mutatkozik (Murdoch 1994). Ebből a példából már látszik, hogy a populációszabályozáshoz három, szorosan összefüggő és egymást feltételező jelenség szükséges: (1) a **kompenzációs képesség**, vagyis a populáció növekedik, ha alacsony az egyedszám és csökken, amikor magas, ami negatív visszacsatolást feltételez; (2) **perzisztencia**, azaz a populáció hosszabb időtávon való fennmaradása, amely nemcsak a fent leírtakkal kapcsolatos, hanem például genetikai sajátosságokat is magában foglal; (3) a populáció egyedszáma csak bizonyos **határok** között mozoghat (Hixon és mtsai 2002).

4.TA3 A KÖRNYEZETI ELTARTÓKÉPESSÉG FOGALMÁNAK TÖRTÉNETI FEJLŐDÉSE

A környezet (élőhely) eltartóképessége kifejezést Hadwen és Palmer (1922) használta először a rénszarvassal (*Rangifer tarandus*) kapcsolatos populációs vizsgálataiban. Az eltartóképesség náluk azt a populáció nagyságot jelentette, amelyet egy adott terület képes eltartani a terület sérülése nélkül. Leopold (1933) kicsit pontosította a fogalmat azzal, hogy megkülönböztetett telítési populáció nagyságot („saturation point”), amely azt a **maximális populációdensitást** jelentette, amelyet optimális viszonyok mellett (az intraspecifikus verseny közepette) el lehet érni egy nyílt rendszerben (pl. legelőn). Az eltartóképesség változhat mivel a környezet is változik. Errington (1934) az eltartóképességet egy **küszöbdenzitásnak** tekintette, amit elérve a mortalitás hirtelen nőni kezd, mert a környezetben található készletek már nem képesek fedezni a megnövekedett szükségleteket, valamint a predátorok és a paraziták hatásai is felerősödik. A maximális denzitás és a küszöbdenzitás azonban annyiban nem azonos, hogy az első nyitott (természetes rendszerekre), a második zárt (modell) rendszerre vonatkozik. A kifejezésben ma is tetten érhető pontatlanság: például sokan az élőhely jellegzetességének tartják az eltartóképességet és az ott élő összes populációra (fajra) igaznak vélik. Egy adott élőhely a különböző populációk esetében más és más eltartóképességet jelenthet.



4/9. kép. Rénszarvas (*Rangifer tarandus*, Cervidae) © Jon Nickles

Populációdinamikai megfontolások mellett különösen fontos bolygónk emberi populációjával kapcsolatban a környezet eltartóképességének tisztázása vagy legalább a probléma elméleti, illetve gyakorlati vizsgálata. E szükségletet felismerve amerikai ökológusok (Pulliam és Haddad 1994) erőteljesen szorgalmazták, hogy a Lubchenco és mtsai (1991) által összeállított Sustainable Biosphere Initiative kiadványba, amit az USA kongresszusának figyelmébe ajánlottak, a három legfontosabbnak tartott környezeti probléma mellé („global changes, biological diversity, sustainable systems”) kerüljön be a humán populációnövekedés és környezeti eltartóképesség vizsgálata is (27.1).

4.TA4 AZ INTRASPECIFIKUS VERSENY ASZIMMETRIKUS JELLEGE: ÖNGYÉRÍTÉS

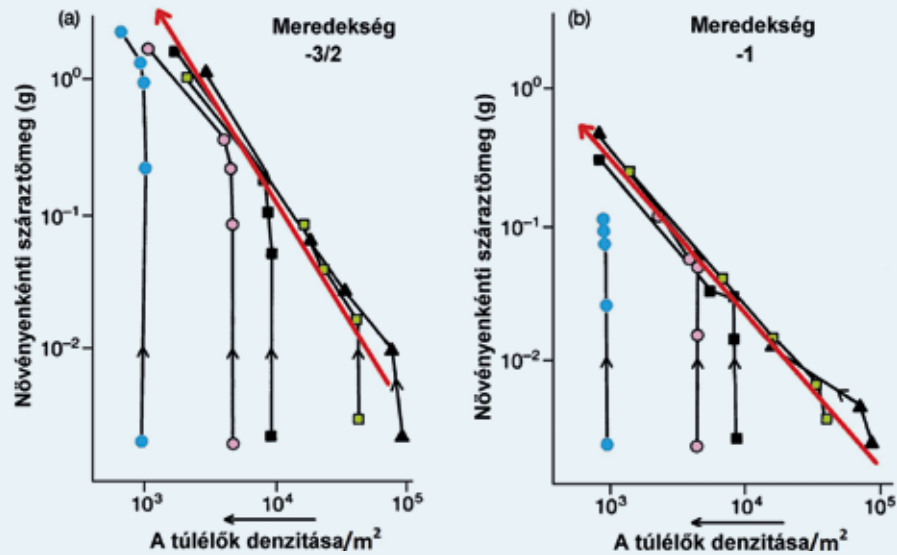
Az **öngyérítés** az a folyamat, melynek során egy nagy denzitású állat- vagy növénypopuláció az intraspecifikus verseny folyamánként testtömeg-növekedést és azzal párhuzamosan, populációdenzitás-csökkenést mutat. Ez feleleveníti a **konstans végső produkció** szabályát is és ugyanakkor további részletekre világít rá.

Láthattuk, hogy az intraspecifikus verseny befolyásolja a halálozásokat és születéseket, valamint a testtömeg eloszlását is egy populáción belül. Helyhez kötöttségük miatt a növények különösen jó példákkal szolgálnak az öngyérítésre.

Egy kísérletben az évelő angolperje (*Lolium perenne*) magjait vetették parcellákba, adott denzitássorozattal (1000-100 000 mag/m²) szerint. A parcellákról azután

különböző időpontokban mintákat vettek. A denzitástól függő szárazanyag-súly-változást láthatjuk a 4.TA4/1. ábrán.

Az ábrán a végeredményt az „eredő-egyenesek” jelzik, amelyek az értékeléskor mért szárazanyag-tömegek és a denzitás kapcsolatát mutatják, és amelyek mentén a parcellákban a szárazanyag-tömeg csökkent. Az egyenesek alatti pontokat összekötő vonalak az ún. **trajektóriumok** (pályák), amelyek mentén a denzitás és átlagos növénytömeg közötti kapcsolatot



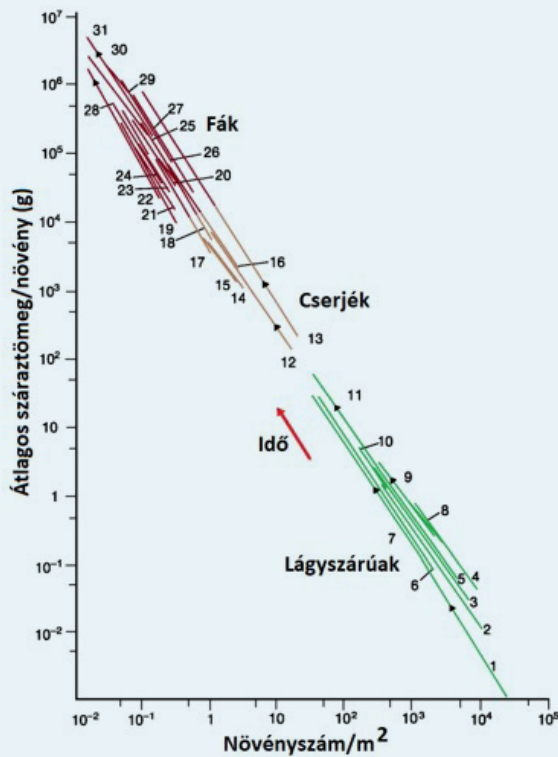
4.TA4/1. ábra. „Öngyérítés” az angolperjénél (*Lolium perenne*)öt kiindulási magdenzitás esetén. A nyilak a folyamat irányát jelölik az egyeneseken. A függőlegesen induló vonalak végső szakasza nagyjából azonos meredekséggel halad a kisebb denzitás, de nagyobb testtömeg értékek felé. Az ezekre a szakaszokra fektetett egyenes meredeksége határozza meg az öngyérítés mértékét. Míg az (a) ábrán ez gyorsabb szárazanyag-növekedést és lassabb denzitáscsökkenést jelent, a (b) ábrán a kettő azonos sebességgel halad és egységnyi szárazanyag-növekedésre egységnyi egyedpusztulás következik be. Mindkét tengely logaritmikus beosztású [Begon és mtsai (1990) nyomán módosítva].

megjelenítő pontok eleinte függőlegesen mozognak, vagyis a hatás nyomon követhető időben. Egy adott denzitáshoz tartozóan, egy ilyen vonal alsó szakasza a nagyszámú kiindulási, alacsony tömegű egyedek jelöli, amelyek túlnyomó része elpusztul, miközben a megmaradó egyedek tömege növekedik és az egész parcella a trajektórium mentén visszafelé, az alacsonyabb denzitás felé „vándorol”. A -1 meredekségű tömegcsökkenés arra utal, hogy a túlélő egyedek **méretnövekedése** éppen kiegyensúlyozza a más egyedek **pusztulásából** adódó tömegcsökkenést, így a populáció egyedeinek össztömege állandó marad. A 4.TA4/1a. ábrán a meredekség értéke -1,5 (az irodalomban -3/2 szabályként terjedt el ez a meredekség), amely azt jelzi, hogy az **átlagos növénytömeg gyorsabban növekedik, mint ahogyan az egyedszám az állományban csökken**. A megfigyelések azt mutatják, hogy a gyors tömegnövekedés csak egy bizonyos denzitásig tapasztalható, majd átvált -1 meredekségre és így a környezet által meghatározott **konstans végső produkciót** eredményezi. Tapasztalati tények azt mutatják, hogy a -1,5 meredekségű öngyérítés a gyakori és a -1 meredekségű a ritkább, ami általában akkor fordul elő, amikor a teljes produkció azt a maximumot éri el, amely az adott élőhelyen nem léphető túl. A -1,5 hatványkitevőjű konstans végső produkció esetében az egyedek átlagos tömege a 4.2.4-ben megismert képlettel számítható: $\omega = cd^{-3/2}$, ahol ω az egyedi átlagtömeg, d a denzitás (egyedsűrűség) és c fajra/populációra jellemző konstans.

Mind az ábrából, mind pedig az egyenletből kitűnik, hogy az átlagtömeg és a denzitás egymástól függő változók. Ha a különféle növényi növekedési formák (fák, cserjék és lágyszárúak) öngyérítési egyeneseit továbbra is olyan közös koordináta rendszerben ábrázoljuk, amelynek mindkét tengelye logaritmikus, és a vízszintes a négyzetméterenkénti növényszámot,



4/10. kép. Angolperje (*Lolium perenne*, Poaceae) © Wikispecies



4.TA4/2. ábra. Növényfajok öngyérítési egyenesei (lágyszárúak, cserjék és fák). A számok fajokat jelölnek. A legkisebb száraztömeggel és térkitöltéssel a lágyszárúak rendelkeznek (zöld vonalak), ezért területegységre eső egyedszámuk a legnagyobb. Közepes denzitást és száraztömeget mutatnak a cserjék (világosbarna vonalak), és a legnagyobb térre a fáknek van szükségük (sötétbarna vonalak), egyben ezek rendelkeznek a legnagyobb száraztömeggel. Ennélfogva a legkisebb denzitásban található. Az öngyérítési állapot kialakulásához szükséges idő és a nekromassza mennyisége a fák irányában növekedik. Mindkét tengely logaritmikus beosztású [Begon és mtsai (1990) nyomán módosítva].

a függőleges pedig a növényenkénti átlagos tömeget mutatja, akkor azt tapasztalhatjuk, hogy egy viszonylag szűk sávban elrendezhetők a különböző növekedési típusba tartozó növényfajok (4.TA4/2. ábra). Az ábra alsó részén található a lágyszárúak (nagy denzitásban jelenlévő, kis méretű növények), a középső szakaszon a cserjék (kisebb denzitásúak és közepes méretűek), a legfelső szakaszon pedig a fajok (legkisebb denzitásúak és nagy méretűek). Az utóbbi két csoport a testanyagok beépítését tipikusan a $-3/2$ meredekség mellett „végzi”. Valójában nem biomasszát, hanem **nekromasszát** (24.3) növeli, azaz a nem élő támasztó és strukturális szövet gyarapodik a korosodással.

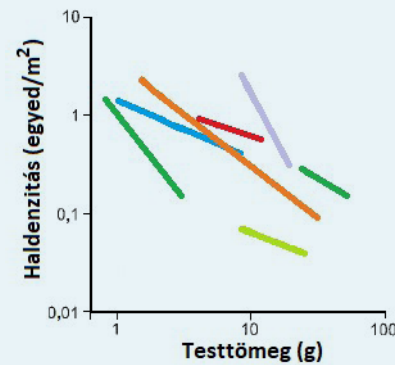
A $-3/2$ meredekségű öngyérítés azonban igen sok ellentmondást vet fel. Például nagy faállományok vizsgálatakor a mellmagasságban mért törzsátmérőt használják a tömeg becslésére, ami valószínűleg erősen **alulbecsüli** a biomasszát és ezért jóval kisebb öngyérítési meredekséget adhat. A különböző növényállományokkal végzett számítások olyan jelentős variációt mutatnak, hogy több szerző (Weller 1987, Lonsdale 1990) megkérdőjelezte az öngyérítési szabály érvényességét is. A fentiek miatt óvatosan kell kezelni az öngyérítés témakörét.

Az öngyérítés állati populációkra is érvényes. A szesziszilis állatfajokkal szemben, a folyamatosan helyváltoztatók esetében az öngyérítéssel analóg folyamat lehet az, amikor a denzitás növekedésére az egyedek nem mortalitás növekedéssel, hanem kisebb végső testtömeggel válaszolnak. Olyan élőlények esetében mint például a halak, amelyek életük során folyamatosan növekednek, az figyelhető meg, hogy testméret növekedésével a denzitásuk csökken, mert az adott élőhelyet elhagyhatják. Az a



4/11. kép. Orgyilkos pisztráng (*Oncorhynchus clarkii henshawi*, Salmonidae)
© http://www.fs.usda.gov/Internet/FSE/MEDIA/fsm9_025739.jpg

elhagyhatják. Az a



4.TA4/3. ábra. Az orgyilkos pisztráng (*Oncorhynchus clarkii henshawi*) testtömegetől függő denzitásváltozása hét észak-amerikai patakban. A vonalak az egyes patakokat jelentik. Mindkét tengely logaritmikus beosztású [Dunham és Vinyard (1997) nyomán módosítva].

lábli vizsgálat ezt támasztja alá Dunham és Vinyard (1997) hét észak-amerikai patakban vizsgálta az orgyilkos pisztráng egyik alfajának (*Oncorhynchus clarkii henshawi*) denzitásváltozását el-

térő testtömegek mellett (4.TA4/3. ábra). Szignifikáns negatív összefüggést találtak a testtömeg és a denzitás között, de a negatív kapcsolat nem je-

4.TA5 POPULÁCIÓNÖVEKEDÉSI MODELLEK

4.TA5.1 A modellek alapvető osztályozása és származtatása

Ezekkel a modellekkel már foglalkoztunk (4.3). Alább megadjuk többek között a megfelelő differenciálegyenleteket és utalunk a főszövegbeli megfelelő modellre.

A modellbeli egyedszám lehet „diszkrét”, például 0, 1, 2, ..., érték, más esetben lehet „folytonos”, például 1,3; 2,5 stb. Az első eset látszik természetesebbnek, azonban tárgyalása gyakran nagy nehézségekbe ütközik, másrészt nagy egyedszámok esetén a diszkrét egyedszámokra vonatkozó eredmények jól helyettesíthetők folytonos egyedszámokra vonatkozó megfelelő eredményekkel. Továbbá, a diszkrét egyedszámokra vonatkozó modellek jellemzően nagy része speciális

természetű, ún. **születési–halálozási modell** (Kendall 1948). A következőkben csak folytonos egyedszámokra vonatkozó modelleket tárgyalunk.

Az utóbbiakra vonatkozó további osztályozás, mint már a 4.3.1 pontban is említettük, a modellben szereplő t időpontok halmazára is vonatkozhat. Ez a halmaz is lehet diszkrét, például $t = 0, 1, 2, \dots$, illetve folytonos, ha például a modellben tetszőleges, nem negatív t időpontot megengedünk. A diszkrét idejű modellek esetében gyakori, hogy t lényegében a „lépésszámot”, nevezetesen a generációk sorszámát fejezi ki, és hogy $N(0), N(1), N(2), \dots$, más jelöléssel N_1, N_2, \dots , egyedszámokról van szó. A folytonos idejű modellek esetében az egyedszám jelölése például $N(t)$ lehet. A folytonos idejű modellek tárgyalása – talán meglepő módon – általában lényegesen egyszerűbb, mint a diszkrét idejű modelleké. Ennek az az oka, hogy itt felhasználható a **matematikai kalkulus** matematikai eszköztára, külön is említve a **differenciálegyenletek** alkalmazásának lehetőségét.

4.TA5.2 Időben folytonos növekedési modellek

A 4.3.1 pontban tárgyalt modellek további részletezéséről van szó. Az egyes modelleket megfelelő differenciálegyenleteken keresztül ragadjuk meg. Ezek általában egyértelművé teszik a modellegyenletet, ha adott t_0 -ra valamely $N(t_0)$ értéket is kikötünk (ún. kezdeti érték feladat, k.é.f.).

Fizikai vagy kémiai reakciókinetikai modellekre utalva, az N egyedszám t időpontbeli növekedési sebességét leggyakrabban az $N(t)$ függvény t időpontbeli deriváltjának, $N'(t)$ -nek tekintjük, más jelöléssel

$$\frac{dN(t)}{dt}$$

4.TA5.2.1 Egy egyedszámkorlát nélküli modell: folytonos exponenciális egyedszám-növekedési modell

A 4.3.1.1-ben alapjaiban ismertetett modell az alábbi **differenciálegyenletre** épül

$$N'(t) = rN(t). \quad (1)$$

Az $N(t_0) = N_0$ kikötéssel egy k.é.f. adódik: megállapíthatjuk, hogy az **exponenciális populációnövekedési** modelltől van szó. Ismeretes, hogy a k.é.f.-et kielégítő egyetlen függvény (megoldásfüggvény) az (1) esetben az

$$N(t) = N_0 e^{rt}, \quad (0 < t, r) \text{ függvény (modellegyenlet).}$$

A vizsgálat kezdeti időpontja legyen t_0 , az ehhez tartozó egyedszám N_0 . Mínt hogy ekkor $N(t+1)/N(t) = e^r$, fennáll, hogy $\log(N(t+1)/N(t)) = r$ (t -től függetlenül), így az r paraméter a $\log(N(t+1)/N(t))$ -ként értelmezett populációnövekedési rátaként azonosítható [3.7.2 alapján $N(t+1)/N(t) = R$, tehát $\log(R) = r$].

Ezzel a folytonos idejű exponenciális egyedszám-növekedési modellhez jutottunk.

4.TA5.2.2 Egyedszámkorlát melletti folytonos növekedési modellek

a) Folytonos logisztikus növekedési modell (4.3.1.2)

A vonatkozó differenciálegyenlet, illetve k.é.f.:

$$N'(t) = rN(\bar{N} - N), \quad \bar{N} > 0, \quad N(t_0) = N_0, \quad (0 < t, r) \quad (2)$$

Megjegyzés: \bar{N} azonosítható a K eltartóképességgel (részletek mellőzésével). A modell interpretációjához jegyezzük meg, hogy ha az \bar{N} „telítettségi értéktől” való távolságot, azaz az $\bar{N} - N$ tényezőt figyelmen kívül hagynánk, akkor visszajuthatnánk az (1) modellhez. A (2) k.é.f. megoldása, mint azt például a világhálón könnyen elérhető valamely program segítségével, a következő:

$$N(t) = \frac{\bar{N}}{1 + \left(\frac{\bar{N}}{N_0} - 1\right) e^{-r(t-t_0)}} \quad -\infty < t < \infty. \quad (3)$$

Az ismert logisztikus függvényhez jutunk. A függvény grafikonja az $N_0 = 1, \bar{N} = 8, t_0 = 2$ esetben a 4/13. ábrán látható szigmoid telítődési görbe. A modell egy általánosítását lásd 4.TA8-ban.

b) Telítődésen alapuló modell (Mitscherlich-modell)

Ennek esetében a növekedési ráta állandó tényezőtől eltekintve csakis az $\bar{N} - N$ különbségtől függ, azaz:

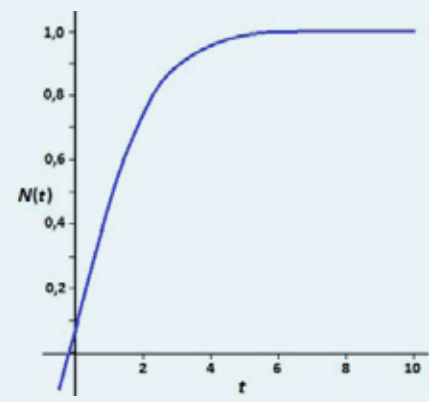
$$N'(t) = r(\bar{N} - N), \quad N(t_0) = N_0, \quad (r > 0) \quad (4)$$

A k.é.f. megoldása (modellegyenlet):

$$N(t) = \bar{N} - (\bar{N} - N_0) e^{-rt}.$$

A függvény grafikonja

$N_0 = 1, \bar{N} = 8, r = 3, t_0 = 0$ mellett a 4.TA5/1. ábrán látható.



4TA5/1. ábra. A telítődésen alapuló populációnövekedési modell (Mitscherlich-görbe). Az $\bar{N} = 8, r = 3, N_0 = 1, t_0 = 2$ paraméterek melletti egyedszámokat ábrázoltuk

4.TA5.3 Diszkrét idejű növekedési modellek

A modellekben az egyes generációk egyedszámainak az előző generációs egyedszámokon alapuló **rekurziós függvényei**:

$N_1 = f(N_0), N_2 = f(N_1)$ stb. Az egymást követő generációk sorszámai a diszkrét időpontoknak feleltethetők meg.

4.TA5.3.1 Diszkrét idejű mértani sorozat szerinti növekedési modell

A rekurziós egyenlet:

$$N_{i+1} = rN_i, i = 0, 1, 2, \dots$$

N_0 és r itt is modellparaméterek (r itt is populációnövekedési rátaként értelmezhető). Az egyszerű modellben az N_0, N_1, N_2, \dots egyedszámok mértani sorozatot képeznek. A sorozat egyik, például az első, N_0 elemét modell paraméternek tekinthetjük és rögzíthetjük.

Másképpen:

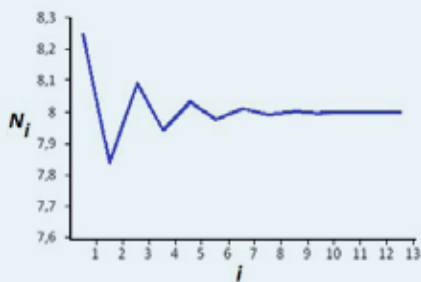
$$\frac{N_{i+1}}{N_i} = r, N_0 > 0 \text{ rögzített}, i = 0, 1, 2, \dots, r > 0.$$

Attól függően, hogy r nagyobb, vagy kisebb 1-nél, a sorozat növekvő és végtelenbe tart, vagy fogyó és 0-hoz tart. Ezen modell szerint tehát az egymást követő lépésekben az egyedszámok hányadosa állandó és így egyben független a mindenkor egyedszámtól. A modell kapcsolata a folytonos exponenciális modellel nyilvánvaló.

4.TA5.3.2 Diszkrét idejű logisztikus növekedési modell

A rekurziós egyenlet:

$$N_{i+1} = N_i + bN_i(\bar{N} - N_i), N_0 \text{ adott}, i = 0, 1, 2, \dots (0 < N_0, b).$$



4.TA5/2. ábra. Diszkrét idejű logisztikus egyedszám-növekedési modell. Az $\bar{N} = 8, b = 0,2, N_0 = 5,5$ paraméterek mellett egyedszámokat ábrázoltuk. A grafikon pontjait szemléletesség kedvéért összekötöttük.

Példát láthatunk az $N_i, i = 0, 1, 2, \dots$ sorozat viselkedésére a 4.TA5/2. ábrán. A modell tárgyalása bonyolultabb, mint a folytonos logisztikus modellé. Az N_i és N_{i+1} egyedszámok közötti összefüggés a modell szerint a következőképpen írható, r helyett b -t írva, hogy r -t majd másnak a hagyományos jelölésére használhassuk:

$$N_{i+1} = N_i + bN_i(\bar{N} - N_i), i = 0, 1, 2, \dots, b > 0, \bar{N} > 0, N_0 > 0 \quad (5)$$

($N_i > \bar{N}$ nincs kikötve, így \bar{N} -nek telítettség érték jelentése nincsen. Továbbá alkalmas b és \bar{N} paraméter esetében, ha az is fennáll, hogy N_0 egész szám, akkor minden N_i egész szám.)

Az összefüggés egyszerű azonos átalakítással így írható:

$$N_{i+1} = N_i + bN_i(\bar{N} - N_i) = N_i + bN_i\bar{N} - N_i^2 = bN_i\left(\frac{1+b\bar{N}}{b} - N_i\right), i = 0, 1, 2, \dots$$

Ahhoz, hogy $N_{i+1}, i = 1, 2, \dots$ a jelentésének megfelelően

pozitív legyen, szükséges, hogy $\frac{1}{b} + \bar{N} > N_i$ fennálljon.

Az (5) alak érthetővé teszi, hogy a jelen modell diszkrét logisztikus modellnek is nevezhető. Látni fogjuk azonban, hogy a modell révén előálló $N_i, i = 1, 2, \dots$ sorozat – tanulságos módon – nem mutat rokonságot a (folytonos) logisztikus függvény által generálható $N_i, i = 1, 2, \dots$ diszkrét sorozattal. Ennek jele már az is, hogy ez a modell negatív egyedszámokat is megenged, továbbá nem feltétlenül monoton.

Láthatjuk, hogy az (5) formula az általánosabb

$$N_{i+1} = bN_i, N_0 \text{ rögzített}, i = 1, 2, \dots \quad (6)$$

rekurziós vagy iterációs formula speciális esete. Általánosabban, $N_{i+1} = b(N_i), N_{i+2} = b(N_{i+1}), N_{i+3} = b(N_{i+2}), \dots$ és így tovább. A b függvényt **rekurziós** vagy **iterációs függvénynek** nevezhetjük.

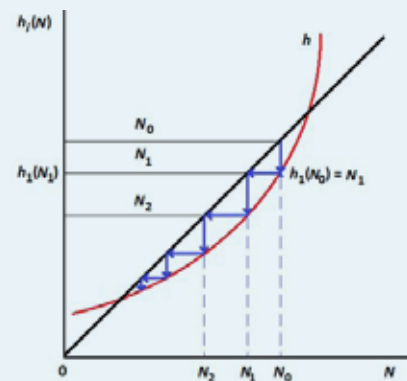
Az egyedszámok képzését vizualizálhatjuk a 4.TA5/3. ábrán bemutatott módon (ún. „cobwebbing”, pókhálószöves technikával). Ezt a grafikus módszert gyakran használják.

Folytonos vagy diszkrét modellekben valamely N^* pontot fix-pontnak nevezünk, ha az N^* állapotba jutott rendszer a továbbiakban nem tér ki N^* -ból. Ezek szerint az (5) formulát esetünkben egy N^* fixpontra alkalmazva, r -t pedig mosta fentiekől eltérően az irodalmi hagyományoknak megfelelően $1 + b\bar{N}$ jelölésre használva, a fixpontra fennáll:

$$N^* = bN^* \left(\frac{1+b\bar{N}}{b} - N^* \right) = bN^* \left(\frac{r}{b} - N^* \right). \quad (7)$$

Azonnal megállapíthatjuk, hogy esetünkben az egyik fixpont $N_2^* = 0$, a másik pedig könnyen beláthatóan $N_2^* = \bar{N}$.

Az egyedszám sorozat viselkedése többnyire a két fixpont kellően kis környezetében releváns. A „cobwebbing” módszer alkalmazásával, a geometriai szemléletre hivatkozva, a részletek mellőzésével megállapíthatjuk a következő tanulságos körülményeket:



4.TA5/3. ábra. Diszkrét idejű logisztikus egyedszám-növekedési modellnél az N_1, N_2, \dots egyedszámok képzése „cobwebbing” módszer alapján, N_0 -ból kiindulva. $h_i(N)$ az iterációs függvény. A fekete vonal meredeksége 1. További magyarázat a szövegben.

Az $N_2^* = 0$ fixpont közelében az egyedszám-sorozat monoton divergens. Az N_2^* fixpontot illetően:

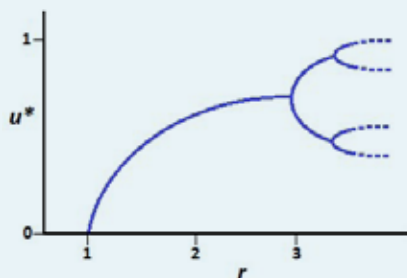
- Ha $2 - r < -1$, vagyis $3 < r$, azaz $2 < b\bar{N}$, ekkor N_2^* taszító fixpont, melytől az $N_i, N_{i+1} \dots$ sorozat oszcillálva divergál (legalább is N_0 közelében!).
- Ha $2 - r = -1$, vagyis $r = 3$, ekkor N_2^* vonzó fixpont, melyhez az $N_i, N_{i+1} \dots$ sorozat oszcillálva konvergál.
- Ha $-1 < 2 - r < 0$, vagyis $2 < r < 3$, ekkor N_2^* szintén vonzó fixpont, melyhez az N_i, N_{i+1}, \dots sorozat oszcillálva konvergál.
- Ha $2 - r = 0$, vagyis $r = 2$, ekkor N_2^* vonzó fixpont, melyhez az $N_i, N_{i+1} \dots$ sorozat monoton módon konvergál (vö. a (b) esetről tett megjegyzéssel).
- Ha $0 < 2 - r < 1$, vagyis $r < 2$, ekkor N_2^* vonzó fixpont, melyhez az $N_i, N_{i+1} \dots$ sorozat monoton módon konvergál.

Megjegyzés: a fenti esetszétválasztáskapcsán: $1r = 1 + b\bar{N} \leq 2 - r$ valóban nem állhat fenn $r = 1 + b\bar{N}$, $\bar{N}, b > 0$ miatt, valamint az elemzés során a kezdőértéket a fixponthoz kellően közel kell választani.

Az eredményeket összefoglalva megállapíthatjuk, hogy az $r = 1 + b\bar{N} = 3$, illetve $b\bar{N} = 2$ származtatott paraméterérték kritikus érték abban az értelemben, hogy $r \leq 3$ esetében N_2^* vonzó fixpont, $3 < r$ esetében viszont N_2^* taszító fixpont. Azt mondjuk, hogy ekkor $r = 1 + b\bar{N}$ úgynevezett **bifurkációs** (elágazási) érték, bifurkációs pont.

Foglalkozzunk most a $3 < r$ esettel. Ekkor az adott vonzó fixpont taszító fixponttá válik és két újabb, egymástól egyre távolabb elhelyezkedő (kettős léptékhez tartozó) vonzó u^* fixpont jelenik meg (ez magyarázhatja a „bifurkáció”, „elágazás” kifejezés használatát, melyet a differenciálegyenletek elméletében legalábbis hasonló értelemben használnak), majd r további növelésével további bifurkációk jönnek létre. Mindez akkor, ha $3 < r$, de r csak csekély mértékben haladja meg a 3-at.

Összefoglalva, r -t a „3”-as, ún. bifurkációs érték fölé növelve a korábbi vonzó fixpont taszító fixponttá válik, viszont a 2 lépésszámhoz tartozó két újabb fixpont jelenik meg. A bifurkációs r értékek, r további növelésével egyre sűrűbben követik egymást az r tengelyen, végül $r = 3,57$ felett u -ra nézve kvázi-kaotikus viselkedés alakul ki (4.TA5/4. és 7.TA3/1. ábrák).



4.TA5/4. ábra. Diszkrét idejű logisztikus egyedszám-növekedési modellnél az r kritikus vagy bifurkációs értéke ($r=3$) felett a függőleges tengelyen ábrázolt vonzó u^* fixpont taszítóvá válik és a bifurkációk keletkeznek. Növekvő r mellett egyre sűrűbbek a bifurkációk, majd kaotikussá válik a rendszer (lásd még 7.TA3/1. ábra). További részletek a szövegben.

4.TA6 GRADÁCIÓ

Feltételezik, hogy a késleltettség (4.3.3) a túlszaporodásra (gradációra) hajlamos populációk esetében elősegíti a gradációk kialakulását, mert ekkor a denzitásfüggő hatások gyengéek. A késleltettségnek több háttérmechanizmusa is lehetséges, azonban ezek közül csak az alábbi kettő látszik valószínűnek:

- (1) a predátorok okozta késleltettség (9.2.1.2),
- (2) a forráshiány okozta késleltettség.

Az első esetben a predáció (vagy az azzal analóg betegségek) alacsony szintje mellett a zsákmánypopuláció (vagy herbivorpopuláció) többszörösére növekedik (gradál), majd összeomlik. Ez utóbbi azonban nem a predáció vagy betegségek kizárólagos, hanem biotikus és abiotikus faktorok komplex hatásaként következik be. Több erdészeti kártevő rovarfaj, mint például a fenyőbagolylepke (*Panolis flammea*)



4/12. kép. Fenyő bagolylepke (*Panolis flammea*, Noctuidae)
Fotó: Csóka György



4/13. kép. Ezüstös ősziaszoló (*Epirrita autumnata*, Geometridae)
© Janet Graham

és az ezüstös ősziaszoló (*Epirrita autumnata*) lepkéfajok, vagy a *Dendroctonus* (9/7. kép) és *Ips* genus szúfajainak populációdinamikája alátámasztja ezt a mechanizmust (Berryman 1988).

A második mechanizmus előfordulását bizonyította a skandináviai deres erdeipocok (*Myodes rufocanus*) populáció



4/14. kép. Deres erdeipocok (*Myodes rufocanus*, Cricetidae)
© Zbyszek Boratynski

dinamikájában tapasztalt késleltetett denzitásfüggés, melynek oka a fekete áfonya (*Vaccinium myrtillus*) túlfogyasztása volt (Hansen és mtsai 1999). Ugyanakkor az amerikai közönséges rétipocoknál (*Microtus pennsylvanicus*), mely 3-5 éves ciklusokat képez,



4/15. kép. Közönséges rétipocok (*Microtus pennsylvanicus*, Cricetidae)
© John J. Mosesso

nem mutatták ki a forráshiány késleltetett hatását (Ostfeld és mtsai 1993). Kísérletesen 3-féle (alacsony, közepes és magas) denzitást hoztak létre, állandó forrásmennyiség mellett. A magas denzitású populáció 2-3-szor kevesebb generációt produkált egy

évben, mint az alacsony. A sok egyed jelentősen csökkentette az elérhető táplálék mennyiségét és minőségét, de késleltettség nem jelentkezett. A denzitás növekedése azonnali hatást gyakorolt a szaporodásra, azaz csökkentette, ami stabilizálóan lépett fel. Ekkor a forráshiányhoz köthető késleltettség nem befolyásolta a populációdinamikát.

4.TA7 A LOGISZTIKUS EGYEDSZÁM-NÖVEKEDÉSI MODELL EGY ÁLTALÁNOSÍTÁSA

Foglalkoztunk fentebb a folytonos logisztikus egyedszám-növekedési modellel (4.3.1.2), melyet a következő differenciálegyenlettel reprezentáltunk (itt N természetesen folytonos egyedszámot jelöl és az \bar{N} azonosítható a K eltartóképességgel): $N'(t) = r(\bar{N} - N)$.

A relatív egyedszám-növekedés dinamikáját is kifejező alak másképpen

$$\frac{dN}{dt} \frac{1}{N} = r(\bar{N} - N)$$

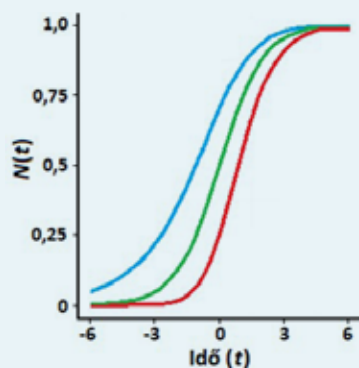
vagy további más jelöléssel

$$\frac{dN}{dt} \frac{1}{N} = \alpha \left(1 - \frac{N}{K}\right) \quad \alpha > 0.$$

Az ökológiában használatos időben folytonos egyedszám-növekedési modellként a logisztikus modell olyan változata is (Sibly és Hone 2005), ahol a csillapítást kifejező $1 - N/K$ tényezőben a relatív egyedszám-növekedésnek az egyedszámra, illetve denzitásra való érzékenységét kifejező hányados 1-től eltérő hatványon szerepel. Ekkor az ún. Richards-féle differenciálegyenlet egy változatához jutunk:

$$\frac{dN}{dt} \frac{1}{N} = \alpha \left(1 - \left(\frac{N}{K}\right)^\theta\right), \quad \alpha, \theta > 0. \quad (1)$$

Az egyenlet jobb oldalának θ szerinti kétszeres deriválásával és a szokásos függvényvizsgálattal megállapíthatjuk, hogy a relatív egyedszám-növekedés θ szerinti függvényének grafikonja – és így az egyedszám-növekedési függvény grafikonja is – aszerint konkáv vagy konvex, hogy θ értéke 1-nél nagyobb vagy kisebb. Az első típus



4.TA7/1. ábra. A Richards-féle logisztikus differenciálegyenlet egy változatának megoldásaként előálló általános logisztikus függvények grafikonjai, ha a θ paraméter értéke 2 (piros színű görbe), 1 (zöld színű) és 0,5 (kék színű görbe).

– az egyedszám-növekedési rátának a denzitás növekedésével járó egyre meredekebb csökkenése – a nagytestű, hosszú életű állatok esetében tipikus. A fordított eset, azaz egyedszám-növekedési rátának a denzitás növekedésével járó növekedése (Allee-hatás, 7.TA5) főleg rovarok és halak esetében ismert (Sibly és Hone 2005).

A (1) differenciálegyenlet megoldásaként adódó ún. általánosított logisztikus $N(t)$ függvény képletét nem közöljük. A megoldásfüggvény grafikonjának alakja – mely már számos gyakorlati következtetés levonására alkalmas – a kulcsszerepet játszó θ paraméter változtatásával maga is változik (4.TA7/1. ábra).

4.TA8 A DISZKRÉT IDEJŰ EGYEDSZÁM-NÖVEKEDÉSI MODELL EGY ÁLTALÁNOSÍTÁSA

Maynard-Smith és Slatkin (1973) javasolt egy (lényegében *ad hoc*) három-paraméteres, diszkrét idejű rekurziós modellt populációk növekedésének leírására. A modell szerint az N_0 kezdeti egyedszám adott értéke mellett

$$N_{i+1} = \frac{RN_i}{1 + (aN_i)^b}, \quad R, a > 0, \quad b \geq 0, \quad i = 0, 1, 2, \dots$$

ahol b a denzitásfüggéssel kapcsolatos modellparaméter. Hangsúlyozandó, hogy a 4.TA7 (1) modell folytonos idejű modell, a jelen modell viszont diszkrét idejű. Mint tudjuk, a kétféle modell típus egészen más természetű!

A modellt egyszerűen jellemezhetjük például az egymást követő tagok hányadosának alakulásával.

$$\frac{N_{i+1}}{N_i} = \frac{R}{1 + (aN_i)^b}.$$

A jobboldal és így a baloldali hányados is $R < 1$ esetében minden N_i mellett, $R \geq 1$ esetén pedig $N_i < (R - 1)^{1/b}$ mellett 1-nél nagyobb, továbbá $(R - 1)^{1/b} / a < N_i$ mellett 1-nél nagyobb, tehát az $N_{i+1}, N_{i+2} \dots$ sorozat növekedő, illetve fogyó. Ha $b = 0$ (denzitásfüggetlenség), vagy $a = 0$, akkor R -től függően csökkenő vagy növekvő geometriai sorozatról van szó. Mindez a sorozat, illetve a modell természetéről már sokat elárul. Másrészt az $N_i = N^*$ egyedszám fixpont, ha $N_i = RN_i / (1 + (aN_i)^b)$, amikor i -től kezdve az egymást követő egyedszámok állandók.

A modellnek, vagyis a sorozatnak a viselkedésére szolgáló további tájékoztatói lehetőség a 4.TA5.3.2 pontban ismertetett cobwebbing módszer alkalmazása. Az ott bevezetett rekurziós formulában szereplő b függvény jelen esetben x független változóval:

$$h(x) = \frac{Rx}{1 + a^b x^b}, \quad a, b, R > 0.$$

Adott R , a és b paraméterek mellett például a szabadon használható **Drawgraphs** program alkalmazásával szerkeszthetjük meg b grafikonját.

Életmenet-stratégiák

5.1 Bevezetés	77
5.2 Életmenet-komponensek	79
5.2.1 Növekedés, fejlődés, ivarézés	79
5.2.2 Méret	80
5.2.3 Szomatikus testrészek	80
5.2.4 Védekezés	80
5.2.5 Szaporodás	81
5.2.6 A várható élettartam	82
5.3 A rátermettség becslése	83
5.3.1 Az életmenet-komponensek kapcsolata a rátermettséggel	85
5.3.2 Kényszerkompromisszumok	85
5.4 A reprodukció ára	86
5.5 Élőhelyek tipizálása	88
5.5.1 Testméretre szelektáló élőhelyek	88
5.5.2 r - K stratégiákra szelektáló élőhelyek	89
5.5.3 Lassú vagy gyors életmenetre szelektáló élőhelyek	90
Támogató anyagok	
5.TA1 Darwini démon	90
5.TA2 Egyedi optimalizáció	90
5.TA3 A szaporodás ára és a szaporodási befektetés	91
5.TA4 Gotlandi légykapók	91
5.TA5 Az utódok száma és minősége	93
5.TA6 Optimális utódszám a madaraknál és a rovaroknál	93
5.TA7 Összegzett rátermettség: önző és önzetlen viselkedés	93
5.TA8 Egyedi minőség és rátermettség	94
5.TA9 Élőhelyek tipizálása fizikai-kémiai tényezők alapján	95
5.TA10 Az ivarézés időzítése és a szaporodási események száma a méretfüggő élőhelyeken	96
5.TA11 Az r - K stratégiák gyökere	96
5.TA12 Az r - K tulajdonságok keveredése tengerparti csigáknál	96
5.TA13 Az r - K stratégiák kritikája	97
5.TA14 Kockázatszétosztás	98
5.TA15 Kockázatszétosztás: „rossz év” hatás	98
5.TA16 Mimikrizó sivatagi nünükék	99
5.TA17 Szuper lassú életmenet: a grönlandi cápa	100
5.TA18 A simaszárny előnye: gének, szelekció, életmenet	101
5.TA19 Fiziológiai kényszerek és az életmenet	102
5.TA20 Életritmus szindróma (POLs)	103

5.1 BEVEZETÉS

2021 tavaszán egy figyelemre méltó hír járta be a világsajtót. A Midway-atoll Természetvédelmi Területen egy költőkolóniában a Z333 gyűrűvel ellátott albatrosz tojásából kibújt a fióka. A fiókát kiköltő tojó madár legalább 70 éves volt. 1956-ban gyűrűzték felnőtt madárként. A kifejletlen 4 kilogrammot is elérő Laysan albatrosz (*Phoebastria immutabilis*) csak 8-9 évesen válik ivaréretté és kétevente rak egyetlen tojást. Ez a madár élete során legalább 30 fiókát nevelhetett fel. Ugyanakkor gyakori énekesmadarunk, a széncinege (*Parus major*) testtömege csak kétszázada az albatroszénak,



5/1. kép. Laysan albatrosz (*Phoebastria immutabilis*, Diomedidae)
© D Daniels



5/2. kép. Kék nünüke, hím (*Meloë violaceus*, Meloideae)
Máté Palaga, izeltlabuak.hu, © CC BY 4.0

szok **életmenete** (az életmenet definícióját lásd lejjebb) más, mint a széncinegéké. Hasonlóan nagy változatosság figyelhető meg a fajok között az utódok mérete és egyedszáma tekintetében is.

A kék nünüke (*Meloë violaceus*) több ezer megtermékenyített petét rakhat, melyek alig egy milliméteresek, míg a szélesszájú orrszarvú (*Ceratotherium simum*) egyetlen félmázsás utódot hoz a világra. A törpefürkészek (*Proctotrupidae*) sokszor egy milliméternél is kisebbek, megtermékenyített petéik pedig csak tizedmilliméter nagyságúak. A kék bálna (*Balaenoptera musculus*) háromévente hoz a világra egyetlen



5/3. kép. Szélesszájú orrszarvú (*Ceratotherium simum*, Rhinocerotidae)
Fotó: Török János



5/4. kép. Törpefürkész (*Proctotrupidae* sp.)
© Alandmanson

újszülöttet, viszont annak tömege megegyezik egy átlagos ázsiai elefánttén (*Elephas maximus*) tömegével. Ha csak a madarakat nézzük, a legkisebb (kolibrik) és a legnagyobb (struce) tojás tömege között 40 000-szeres a különbség. Nemcsak a fajok közötti eltérések jelentősek, de ugyanazon faj populációi között és populációin belül az egyedek között is különbségek lehetnek.

A cigánycsuk (*Saxicola rubicola*) észak-európai populációiban az egyedek átlagosan 6 tojást raknak, Hollandiában és hazánkban öt tojást, Afrika északi és Szaharán túli területein 3 tojásos fészkek alakulnak a gyakoriak (további példák, Lack 1954). Az előbb említett széncinege a hazai lomblevelű erdőkben átlagosan 12 tojást rak, az ültetett fenyvesekben 8-9 tojást, míg a városi parkokban 6-8 tojást tartalmazó fészkek alakulnak figyelhetünk meg. Egy pilisi gyertyános-tölgyesben a fészkek tojásszáma 6 és 14 között változik, mutatva a populáción belüli jelentős egyedi különbségeket.

A populációkból legtöbbször egy, vagy csak néhány időpontban veszünk mintát, hogy megtudjuk elterjedésüket, térbeli eloszlásukat, korcsoport-összetételüket, denzitásukat stb. Már láttuk a demográfiai élettáblázatoknál (3.5), hogy ez gyakran alkalmazott és viszonylag egyszerű mintavételezés. Az életmenetek felderítése nehezebb feladat, mert a populációk egyedeit egész életük során nyomon kell követni, hogy használható adatokhoz jussunk.

A magokból kicsírázó, a tojásokból kikelő vagy az anyaméhéből kibújó utódok rövidebb-hosszabb ideig növekednek, fejlődnek, majd ivaréretté válnak és szaporodnak, akár többször is (iteroparitás), rövidebb-hosszabb ideig életben maradnak, majd elpusztulnak. Ezek a látható, megfigyelhető változók, ún. fenoptípusos változók, melyek a genotípus és annak a környezettel való interakciójaként jelennek meg.

Az egyedi élet kezdetétől („születéstől”) a halálig tartó időszak eseményeit (pl. növekedés, fejlődés, ivarézés, szaporodás) az életciklus írja le. Ezzel szemben az életmenet-vizsgálatok arra keresik a választ, hogy ezek az események, folyamatok hogyan alakítják az egyed rátermettségét és adott körülmények között milyen kombinációik vezetnének az optimális stratégiához. Vagyis az **életciklus az események mintázatát írja le, az életmenet-vizsgálat pedig a mintázat háttérében lévő okokat próbálja felderíteni: milyen környezetben milyen életmenet-komponens variációk növelik vagy csökkentik a rátermettséget.** Ez a kapcsolat hasonló a szünfenobiológia (mintázat leírása) és az ökológia (okozati háttér felderítése) kapcsolatához, melyet az 1. fejezetben ismerhettünk meg. **Egy egyed életmenete alatt a születéstől a halálig bekövetkező folyamatok, tágan értelmezett viselkedések összességét értjük, melyek alapvetően befolyásolják az egyed rátermettségét.**

Az életmenet alakulásában a külső (ökológiai) és a belső (fiziológiai) környezet, valamint az evolúciós kényszerek által meghatározott tulajdonságok közötti interakciók tekinthetők a fő hajtóerőnek. A kényszerek egy része evolúciósan rögzült és a környezet változására nem variálódik (pl. minden galambféle két tojást rak), míg mások, például a szaporodás és a túlélés közötti kapcsolat nagyobb környezeti varianciával rendelkezik. Az adaptációs megközelítés szerint az élőlény és környezete közötti kapcsolat a szelekciós folyamatok eredményeként úgy változtatja az élőlény „viselkedését” (testméret, ivarézés ideje, szaporodás, védekezés stb.) az adott környezetben, hogy az egyed rátermettsége a legnagyobb legyen.

Az **életmenet-vizsgálatokban a „viselkedést” tág értelemben használjuk: a növekedés üteme, a testméret,**

az ivaréris ideje, a raktározásba fektetett energia mennyisége, az utódok száma (fekunditás), az utódok nagysága stb. is viselkedésnek minősül. (A továbbiakban eltekin-tünk a viselkedés kifejezés idézőjelbe tételétől.) Viselkedésnek tekinthetők bizonyos morfológiai és színezeti jellegek is: a hím zöld gyíkok (*Lacerta viridis*) kék torokfoltja, a kék cinege (*Cyanistes caeruleus*) fejtollazatának UV visszaverése vagy a házi veréb (*Passer domesticus*) hímek fekete begyfoltja. Ezek olyan



5/5. kép. Zöld gyík
(*Lacerta viridis*, Lacertidae)
© Uoaei1



5/6. kép. Kék cinege
(*Cyanistes caeruleus*, Paridae)
fejtollazata látható fényben, ahogy
az ember látja
Fotó: Laczi Miklós



5/7. kép. Kék cinege
(*Cyanistes caeruleus*, Paridae)
fejtollazata UV-fényben, ahogy
a fajtársak láthatják
Fotó: Laczi Miklós

morfológiai és színezeti bélyegek, melyek az ivari szelekciós folyamatokon keresztül befolyásolják az egyedek szaporodási sikerét, vagyis a rátermettségét. Bizonyos fiziológiai tulajdonságok, melyek az egyedek parazitáltságát, immunválasz képességét, oxidatív állapotát, stressztűrő képességét mutathatják, szintén értelmezhetők viselkedésként. Az egyedre jellemző és a rátermettséget befolyásoló viselkedéseket **életmenet-komponenseknek** hívjuk.

Stearns (1992, 2000) és Roff (1992) szerint egy adott környezetben élő, adott populáció egyedeinek esetében a szelekciós folyamatok a maximális rátermettséget eredményező életmenet-stratégia kialakulását segítik elő.

A környezet változására adott fenotípusos válaszokat (**reakciónorma**) a kutatók többsége az életmenet részeként kezeli. Ugyanakkor mások fontosnak tartják elkülöníteni az életmenet-komponensek kvantifikálható értékeinél az adaptáció során kialakult örökletes részt (ők ezt részt tekintik stratégiának) a környezeti hatásokból (pl. kedvezőtlen időjárás) és a biotikus interakciókból (pl. parazitaterher, verseny a készletekért) eredő résztől. Az élettábla-változók erősen variálhatnak az egyedek és a populációk között, de ennek a varianciának feltehetően csak egy kisebb része a genetikailag rögzült, nagyobbik részét a populációdinamikai hatások

(pl. denzitásfüggés) eredményezhetik. Módszertani nehézségek miatt azonban legtöbbször nem tudjuk elkülöníteni ezeket a varianciahányadokat.

A 16. fejezetben megismerkedhetünk egy sematikus szervezeti modellel (16/1. ábra), melynek működéséből világosan látható, hogy az energia (az egyszerűség miatt ezzel helyettesítjük az összes forrást) felvétele és annak szétosztása az egyes komponensek között szabja meg az egyed életlehetőségeit és ezen keresztül a populáció demográfiai viszonyait, valamint a többi populációval való kapcsolatát. Az életmenet-ismeretek tehát központi jelentőségűek, mert bár egyedi szinten értelmezhetők, a populációs szinten keresztül befolyásolják a közösségek szerveződését és működését is.

A rendelkezésére álló limitált készletmennyiség és az életmenet-komponensek közötti **kényszerkompromisszumok** (negatív kapcsolatok, trade-off-ok) miatt az egyik komponensbe juttatott nagyobb befektetés a másik komponensbe juttatható energia csökkenését eredményezi. Nem ismerünk olyan élőlényt, amely korlátlanul tudná növelni a felvehető energia mennyiségét, és így nem állna a kényszerek hatása alatt. A korlátlan mennyiségű energiával rendelkező fiktív élőlényt a szakirodalom „darwini démonként” ismeri (5.TA1). Ennek elméleti vizsgálata segít jobban megérteni a kényszerek hatását.

A kutatók úgy gondolják, hogy az egyik legerősebb szelekciós nyomásnak kitett elosztási szabály az, hogy az élőlény a felvett energiának mekkora részét fekteti a reprodukcióba (úgy, hogy maradjon raktározásra, fenntartásra, sérülések kiküszöbölésére stb.). További fontos (evolúciósan kialakuló) döntés, hogy a szaporodásba fektetett energiát hogyan osztja szét a szaporodási események között (egyszer, illetve többször szaporodás), valamint az egy eseményre jutó energia hogyan osztódik szét az utódok között (sok kicsi utód vagy kevés nagy utód).

Az életmenetek „sikerességét” (rátermettségát) összehasonlításokban értelmezzük. A legegyszerűbb esetben egy egyed, egy vagy több kvantifikálható fenotípusos életmenet-tulajdonságának (pl. utódok száma, vagy a hím háziverebek begyfoltjának kiterjedtsége) az értékét vetik össze egy másik egyednél mért értékkel, vagy a populációs szinten becslést átlagértékkel. Ritkábban, az 5.TA7-ben és 5.TA8-ban ismertetett módon becslük az egyed fenotípusos rátermettségét és az így kapott értéket hasonlítják össze két vagy több egyednél. A genetikai alapú rátermettségbecslésnél egy vagy több allél gyakoriságát hasonlítják össze két vagy több generáció között. A gyakoriságok változásából próbálják becslőni az allélt vagy allélokot hordozó egyedek sikerességét. Azonos faji minősítésű, de különböző populációkban élő egyedek összehasonlítása elképzelhető, de eltérő faji minősítésű egyedek rátermettségének összehasonlítása nem értelmezhető a fenti módszerekkel.

Az életmenet elválaszthatatlan a környezettől, egymást feltételezik, hatnak egymásra és együtt változnak. A környezet (legtöbb vizsgálatban tévesen élőhelyként jelenik meg) tipizálása ezért szorosan összefügg az életmenetek tipizálásával. Juhász-Nagy (1986) féle multiplurális környezet itt is érvényesül: minden egyednek saját életmenete van és a környezete

is egyedi. A sok egyedi környezet együtt alakít ki egy jellegzetes környezetet/élőhelyet (pl. lomblevelű erdő, szavanna, sztyepp). Az életmenetek nem állandóak, az ökológiai környezet, a demográfiai hatások, valamint az egyedek genetikai készlete egyaránt változik, ezért az életmenetek is változnak.

5.2 ÉLETMENET-KOMPONENSEK

Az életmenet-komponensek azok a szervezetre jellemző tág értelemben vett viselkedési változók (traits), melyek befolyásolják az egyed rátermettségét. Sematikusan jelöljük az előző fejezetben említett összenergia-mennyiséget egy tortával (5/1. ábra), a torta szeletei pedig legyenek az életmenet-komponensek. Tradicionálisan a fontosabbnak tekintett komponensekre (melyek erősen hatnak a rátermettségre) koncentrálni nézzük meg, mi jellemzi őket és milyen kapcsolatok vannak közöttük. Az életmenet-komponensek sokszor nehezen választhatók el élesen egymástól. A védekezésbe fektetett energia ugyanúgy, mint a méret növelésébe fektetett energia, növelheti a várható élettartamot (a túlélés valószínűségét) és a szaporodási sikert is.

5.2.1 Növekedés, fejlődés, ivarérés

A zigóta kialakulása után általában **növekednek** az élőlények. Egy bizonyos nagyságot az élőlény hamarabb elérhet úgy, ha gyorsabb a növekedése vagy, ha adott növekedési ütem mellett a születési tömege nagyobb. A két módozat kombinációja is előfordulhat. A gyorsabb növekedés szelekciós előnye az lehet, hogy az élőlény előbb éri el az ivarérett kort, korábban szaporodik, és ez növelheti a rátermettséget bizonyos körülmények



5/1. ábra. Az életmenet fő komponensei. A kék korong az egyed által felvehető összes energiát jelképezi, melyet az egyedszétosztást a komponensek között (a komponensekhez tartozó korongszeletek nagysága itt nem mérvadó). A fő komponensek általában összetettek, sokszor részben átfedők is. Az összetettséget csak a szaporodásnál jelezzük néhány alkotórész feltüntetésével, melyek mindegyike fontos összetevője a sikeres szaporodásnak.

között. A **fejlődésre** a növekedéshez hasonló analógiákat dolgozhatunk ki. Általában a fejlődés és a növekedés egy időben, ritkábban váltakozva zajlik.

Az életmenet-stratégiák szempontjából a növekedés és fejlődés folyamatában a legfontosabb állomás az ivaréretté válás ideje. Ebből a szempontból két fő típust különítenek el, a korai és a késői ivarérest. A **korai ivarérest** általában akkor várjuk, ha a környezeti körülmények kiszámíthatatlanul változhatnak, ezért a korai szaporodás sikeresebb lehet, mint ugyanabban a környezetben a későbbre tolt szaporodás. A korai ivaréretté váló fajok kevesebb energiát fektetnek a testméretbe és más szomatikus testrészekbe, valamint a fizikai és immunológia védekezésbe azért, hogy minél előbb szaporodhassanak.



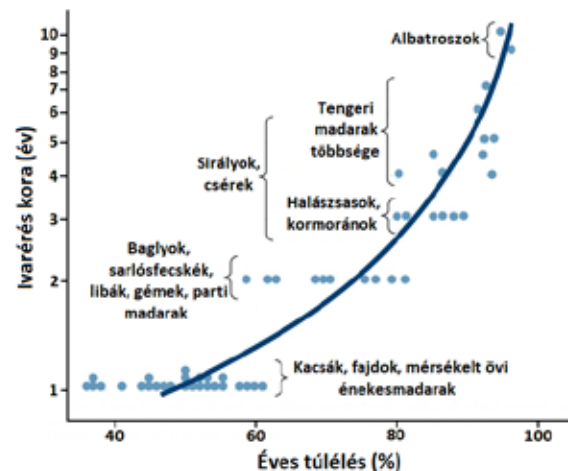
5/8. kép. Közönséges tócsarák (*Branchipus schaefferi*, Branchipodidae) © Fotó: Deli Tamás

A tócsarákok (*Branchipus* genus fajai) kiszáradó kisvizekben élnek. Esetükben fontos a minél korábbi szaporodás, mert élőhelyük gyorsan kiszáradhat. A korai ivaréretté váló fajoknál általában rövidebb a várható élettartam is, ezért ezeket rövid generációs idejű fajoknak is nevezik.



5/9. kép. Havasi mormóta (*Marmota marmota*, Sciuridae) © Inklein

Vannak olyan környezetek, ahol a **késői ivarérest** előnyt jelenthet a koraival szemben. Ilyenkor csak megfelelő testméret és védekező rendszer kialakítása, valamint a környezeti tapasztalatok megszerzése után válnak ivaréretté



5/2. ábra. A korai ivaréretté váló madárfajok éves túlélése alacsony (rövid életűek), míg a késői ivaréretté váló fajok magas éves túlélési rátával jellemezhetők (hosszú életűek). A függőleges tengely logaritmikus beosztású [Ricklefs és Miller (1973) nyomán módosítva].

az egyedek, és kezdik meg a szaporodást. Az európai mormota (*Marmota marmota*) kétévesen, a barnamedve (*Ursus arctos*) 5 évesen, az afrikai elefánt (*Loxodonta africana*) 14 évesen válik ivaréretté. A késői ivaréres értelemszerűen a hosszú életű fajoknál fordul elő, itt a generációs idő is jóval hosszabb, mint a korai ivaréresűeknél,



5/10. kép. Grönlandi cápa (*Somniosus microcephalus*, Somniosidae)
© NOAA Okeanos Explorer Program

és az éves túlélés értelemszerűen jóval magasabb (5/2. ábra). Az ivaréres ideje a populációkra és ezen keresztül a fajokra jellemző tulajdonság, bár lehetnek egyedi különbségek a populáción belül az egyedek között is. Az ivaréres környezetfüggőségét mutatja, hogy az utóbbi fél évszázadban, évtizedenként 3 hónappal tolódott korábbra az ember ivarérese egy globális vizsgálat alapján. A leglátványosabb csökkenés az ivaréres idejében az afrikai populációknál figyelhető meg (Eckert-Lind és mtsai 2020). Az extrém hosszú élettartam és késői ivaréres ikonja a grönlandi cápa (*Somniosus microcephalus*). Speciális technikákkal kimutatták, hogy 150 éves korára válik ivaréretté és akár 500 évig is élhet az északi hidegvízű tengerekben (5.TA17).

5.2.2 Méret

A méretet vagy hossz mértékkel vagy a reálisabbnak tekinthető tömegmértékkel szokták becsülni. Vannak élőlények, amelyek folyamatosan növekednek életük során (pl. a fásszárú növények vagy a halak), másoknál, miután elérik a kifejlett, ivarérett szervezetre jellemző nagyságot nem, vagy csak alig változik a testméret (pl. rovarok, madarak). Fiziológiai okok miatt egyes taxonokon belül a méret csak szűk határok között változhat, például a rovarok általában kisméretűek [a trachearendszer korlátozott oxigénszállító-képessége miatt (Greenlee és Harrison 2005)], a gerincesek közül az ektotermek (pl. kétlélűek) általában kisebbek, mint az endotermek (pl. emlősök) éppen a hőháztartással kapcsolatos terület-térfoghat arány miatt (1.2.1). Egy populáción belül legtöbbször a nagyobb méret, nagyobb rátermettséget jelenthet: a nagyobb méret jobb versengőképességgel párosulhat, így ezek az egyedek több



5/11. kép. Ehető kékkagyló (*Mytilus edulis*, Mytilidae)
© Andreas Trepte

táplálékhoz és/vagy több szaporodási partnerhez jutnak (pl. oroszlán, elefánt, gímszarvas). A nagyméretű egyedek sikerebben kerülhetnek el a predátorokat, például az ehető kékkagyló (*Mytilus edulis*) nagyobb (vastagabb héjú) egyedeit nem tudják elfogyasztani a tarisznyarákok. A nagyobb méret nem mindig jelent előnyt, mert eléréséhez, több energia szükséges, ezért például több időt kell táplálkozással tölteni, melynek során a

predáció kockázata hosszabb ideig áll fenn. Előfordulhat az is, hogy a predáció jobban érinti a nagyobbra nőtt egyedeket, mint a kisebbeket (Reichard és mtsai 2018). Egyes kutatók úgy gondolják, hogy a méreten keresztül érvényesül számos más életmenet-komponens rátermettségátása (Charnov 1993). Ngo és mtsai (2021) kísérletesen (a testméret manipulációjával) is bizonyították ezt a kapcsolatot. A nyeles hidránál (*Hydra oligactis*, Cnidaria, Hydridae) a kisebb testméret késői ivaréretté és kisebb fekunditással, ugyanakkor megnövekedett túléléssel járt. Begon (1985) szintén meghatározó életmenet-változónak tekintette a testméretet, ezért az élőhelyek tipizálásánál is az élőlény méretét helyezte előtérbe. (5.5).

5.2.3 Szomatikus testrészek

A reprodukcióba fektetett energia (reprodukciós allokáció) látszólag nagyobb rátermettségnövekedést eredményez, mint bármilyen szomatikus testrészbe fektetett energiámmennyiség. Vannak azonban olyan élőlények, melyeknél szomatikus szövetek (testrészek) energiafelhasználása negatív kapcsolatban van a reprodukcióba fektetett energiával. A nagyobb reprodukciós allokáció eredményeként hiába hoznának létre több utódot az emlősök, ha nem jutna elég energia a tejtermelésre, mert nem tudnák felnevelni az utódokat. A mérsékelt övben, a kedvezőtlen téli időszak átvészelésére sok emlősnek és néhány madárfajnak zsírtartalékot kell képeznie, ha azonban a szaporodásba fektetett több energia miatt ez nem lehetséges, akkor elpusztulnak a tél folyamán és többé nem lesznek utódjaik. Tehát bizonyos környezetekben a korai, nagyobb szomatikus allokációval, hosszú távon, több utódot lehet létrehozni. A fizikai, fiziológiai védekező rendszerekbe fektetett energia ugyanígy megtérülhet azzal, hogy csökkenhet a predációs veszély vagy növekedhet a kórokozók szembeni ellenállás, és ezzel nő az élőlény túlélési esélye.

5.2.4 Védekezés

A szervezet védekezési mechanizmusainak széles skálája alakult ki az élővilágban. A védekezést azért sorolják a életmenet-komponensek közé, mert az egyedek hatékony védekezéssel növelhetik túlélésüket vagy szaporodási sikerességüket. A morfológiai, kémiai, fiziológiai és viselkedési védekezési módszerek külön-külön és együttesen is előfordulhatnak egy-egy élőlénynél. A 15. fejezetben részletesen tárgyaljuk a növény-növényevő kapcsolatban megfigyelhető növényi védekezési (fizikai és kémiai) mechanizmusokat, valamint az állatvilágban leggyakrabban alkalmazott védekezési technikákat. A 15.



5/12. kép. Tüskés ördög (*Moloch horridus*, Agamidae)
© KeresH

fejezetben ismertetett mimikri típusok például a feltűnőségen, a rejtőzködésen és az utánzáson keresztül növelik az egyedek rátermettségét. A fizikai védelem tipikus példái a teknősök vastag páncélzata és az ausztrál tuskés ördög (*Moloch horridus*) szarutüskéi. A kémia védekezés kiemelkedően hatékony formája a dél-amerikai nyílméregbékafajok bőrmirigyei által termelt batrachotoxin tartalmú váladék, amely a nagyobb termetű reagadozókra (még az emberre) is halálos. Egyetlen béka által termelt méregmennyiség 2200 ember halálos adagjának felel meg. Védekezésékként a hazai kételtűek közül a varangyok és az unkáik termelnek hatásos, de nem halálos védekező anyagokat.



5/13. kép. Barna varangy (*Bufo bufo*, Bufonidae)
Fotó: Laczi Miklós

hangyasav-fecskendezése, vagy améhfajok fullánkkal (tojócső-módosulás) a támadóba juttatott méreganyagai közismertek. A 11. fejezetben részletesebben tárgyalt paraziták és kórokozók ellen az állatok immunrendszere adhat sokszor hatékony szerzett vagy öröklött fiziológiai válaszokat.

A viselkedési védekező mechanizmusok tárháza is igen gazdag, ezért csak két példát említünk: a csoportba tömörülést és a katalapsziát (merevség, dermedtség). Az Afrikában élő kafferbivalyok (*Syncerus caffer*, 4/6. kép) vagy az Alaszkában és Grönlandon élő pézsmatulkok (*Ovibos moschatus*) csoportosulásai hatékonyan tudnak ellenállni a ragadozók támadásainak. A botsáskáknál (*Phasmatodea*) ismert, de más rovarfajoknál is megfigyelhető, hogy veszély esetén az egyedek hirtelen megmerevednek, mozdulatlanságukkal (és a környezetbe simuló mimikrijükkel) próbálják elkerülni, hogy táplálékká váljanak.



5/14. kép. Pézsmatulk (*Ovibos moschatus*, Bovidae)
© Quartl

5.2.5 Szaporodás

A **fekunditás** a túléléssel együtt központi fontosságú a rátermettség becslésében és így az életmenet-stratégiák jellemzésében. A nagyobb utódprodukciónak értelem szerűen nagyobb rátermettséget jelent akkor, ha az utódok minősége nincs negatív kapcsolatban a számukkal. Sokszor azonban azt tapasztaljuk, hogy több utódot csak úgy tudnak felnevelni a szülők, ha az egy utódra jutó táplálék vagy gondoskodás kisebb. Ez azt eredményezi, hogy

kisebbsz lesz ezen utódok **túlélése** vagy **jövőbeni reprodukciója**, ami az utódszám és utódminőség közötti negatív kapcsolatra utal.

A késői ivarérettségű fajoknál gyakran megfigyelhető, hogy a reprodukció nem azonnal követi az ivarérettséget. Ez akkor várható, ha az élőlény ugyan képes szaporodni, de más feltételek megakadályozzák ebben [pl. az alkalmas szaporodóhely hiánya az kaffer szarvasvarjúnál (*Bucorvus leadbeateri*) vagy a kisebb testméret a fiatal gímszarvasbikáknál (*Cervus elaphus*), ami nem teszi lehetővé a hárem megszerzését vagy megtartását].



5/15. kép. Kaffer szarvasvarjú (*Bucorvus leadbeateri*, Bucorvidae)
Fotó: Török János

Az élőlények között megkülönböztetünk egyszer szaporodókat (szemelpár fajok) és többször szaporodókat (iteropár fajok) (3. fejezet). Az előbbiekhöz tartoznak például a kérészek, árvaszúnyogok és még sok más rovarfaj, az utóbbiak közé sorolhatjuk a madarak és emlősök többségét. A többször szaporodóknál egy szaporodási perióduson belül lehet egy vagy több szaporodási esemény. Az Európában általánosan elterjedt fekete rigó (*Turdus merula*) 5-6 évig él, és egy évben három fészekaljat is felnevelhet. A már említett széncinege átlagos életkora kb. 3 év és a populáció egy része évente kétszer is költ. Az albatroszfajok többsége viszont csak minden második évben rak egyetlen tojást. Az utódszám azonban változhat a szaporodási periódusokon belül és között is, például az előbb említett fekete rigónál és széncinegénél találkozhatunk ezzel a jelenséggel. Ugyanez előfordulhat az utódok minősége esetében is.

A szaporodást gyakran a **reprodukciós allokáció** (szaporodásba fektetett energiamennyiség) nagyságával jellemzik. Becslése az alapján történik, hogy egy adott időperiódus alatt felvett energia (tápanyagmennyiség) mekkora részét fordítja az élőlény reprodukcióra. Inkább egy aránnyal (reprodukcióba fektetett energia/felvett nettó energia), mint egy abszolút számmal lehetne jellemezni. Metodikailag nehéz mérni a különböző tevékenységekbe allokált energia mennyiségét, ezért becslésként inkább a gonádtömeg/testtömeg vagy a fészekalj-tömeg/testtömeg aránnyal szokták kifejezni a reprodukciós allokációt.

Az eddigiekből is látható, hogy a **reprodukció egy összetett életmenet-komponens**, mely számos kvantifikálható változóval, illetve azok együttesével jellemezhető. A leggyakrabban a következő fenotípusos változókat használják a reprodukció sikerességének kifejezésére: a **szaporodási események száma**, az **utódok száma** (tojásszám, létrehozott utódok száma, kifejlődött utódok száma), az utódok **mérete vagy kondíciója** (pl. tömege), a **regruták aránya** (a szaporulatból a populációba bekerülő szaporodóképes utódok aránya) és az **élettartam alatti utódprodukción** (lifetime reproductive success, LRS). A fenti változók pozitívan és negatívan is korrelálhatnak egymással.

Összetett változó a szaporodás abból a szempontból is, hogy egy adott utódszámot a szaporodási folyamat során viselkedések

sokaságának sikere vagy kudarca alakíthatja (5/1.ábra). Ezek közül a fontosabbnak tartottakat sokszor külön életmenet-komponensnek tekintik. A 5/1. ábrán a szaporodási komponens alatt felsorolt viselkedések közül néhányat érdemes itt kiemelni. A territóriális fajoknál a szaporodás sikerességét alapvetően meghatározhatja a territórium minősége, vagyis milyen mértékű a predációs veszély, mekkora a táplálékkészlet, vannak-e búvóhelyek stb. A territórium minősége pozitív korrelációt mutat az utódszámmal. A párba állást megelőző nászviselkedés (násztánc, „nászajándék” stb.) vagy a másodlagos ivari jelek kifejezettsége és egyéb vizuális, akusztikus vagy olfaktorikus jelzések (szignálok) megmutathatják az egyedek egészségi állapotát, parazitáltságát, párvédő és táplálékkereső képességeit és más olyan tulajdonságait, melyek az egyed rátermettségével jól korrelálnak. A párosodás(ok) t követő párörzési képesség szintén jelentősen növelheti a párörző egyed szaporodási sikerét. Egyes énekesmadaraknál (pl. örvös légykapó) a párosodást követően a hím szorosan (legfeljebb 6-8 méterre távolodva) követi a tojót, nehogy az egy másik hímmel is párosodjon, mert akkor idegen fiókákat is kell



5/16. kép. Örvös légykapó
(*Ficedula albicollis*, Muscicapidae)
Fotó: Forrány Csaba

nevelnie a sajátjai mellett (a szülők viselkedése azt mutatja, hogy nem képesek elkülöníteni a saját és az idegen fiókákat). A szürkebegyeknél (*Prunella modularis*) ha a hím szem elől téveszti a fogékony periódusában lévő tojót, akkor újbóli találkozásukkor megcsipkedí a kloakáját, hogy az esetlegesen bekerült idegen hím spermiumait kieressze. Szintén a madaraknál figyelték meg, ha a tojópár vonzó tulajdonságokkal rendelkezik, akkor a tojót a tojásokba több „segítő” anyagot például karotinoidokat, vitaminokat, bizonyos hormonokat, sőt immunanyagokat is juttat. Ezzel segíti ezen utódok sikeresebb fejlődését és növekedését. Ebben az esetben a genetikai és a környezeti hatások mellett, azoktól függetlenül, egy másik ún. **anyai hatás** (anyai részrehajlásnak is nevezik) is hozzájárulhat az utódok rátermettségének növeléséhez. Az emlősöknél is megfigyelhető az anyai hatás, de eltérően a tojásrakóktól, ahol az embriók egymástól elszigetelten, egy-egy tojásban fejlődnek és így egyenként is eltérő segítő hatást kaphatnak, a placentán keresztül bonyolultabb a több együtt fejlődő utódot eltérő módon segíteni.



5/17. kép. Szürkebegy
(*Prunella modularis*, Prunellidae)
Fotó: Laczi Miklós

5.2.6 A várható élettartam

Az imágóként néhány óráig élő kérészekről (Ephemeroptera) az ötszáz évig élő sellőkagylóig (*Arctica islandica*) vagy a gerincesek

között „korelnöknek” (5.TA17) tekinthető grönlandi cápáig széles skálán változik az állatok élettartama a természetes élőhelyeken. A legtöbb kutató a fekunditás mellett a várható élettartamot tartja kiemelten fontos életmenet-komponensnek. Mint a legtöbb életmenet-komponens, a várható élettartam is szorosan kapcsolódik a többi komponenshez. Ha jó immunrendszerrel és kiváló fizikai védőrendszerrel, valamint nagy testmérettel rendelkezik egy egyed, feltehetően jobb lesz a túlélése, mint az ilyen tulajdonságokban gyengébb egyedeké. A fenotípusos tulajdonságokra vonatkozó megfigyelések mellett a genomika elterjedésével már egyre több fajnál azonosítottak olyan géneket, melyek erősen kapcsolhatók az élettartamhoz. Ezek a gének sokszor az állatok stressz-toleranciáját is növelik. Az ecetmuslicánál (*Drosophila melanogaster*) egyetlen mutáns gén (Matuzsálem gén) jelenléte 35%-kal növelte a várható élettartamot a vad típushoz képest, de további öt muslica génnél is találtak kapcsolatot az élettartammal. Egy másik gyakran vizsgált modellállatnál, az egy milliméteres *Caenorhabditis elegans* fonálféregnél ezidáig hat gént azonosítottak, melyek meghatározzák az egyed élettartamát. Az ivarézés és az utódszám mellett az élettartam hossza alapvető szempont az életmenet-stratégiák tipizálásánál.

Valcu és mtsai (2014) közel 1400 madárfaj élethosszát vetette össze környezeti és életmenet-komponensekkel. Az eddig vizsgált fajok alapján a leghosszabb (sárgabóbitás kakadu, *Cacatua galerita*) és a legrövidebb (Allen kolibri, *Selasphorus sasin*) maximális élettartama között kb. 25-szörös különbség adódott. Sikerült megerősíteni azt a tapasztalati tény, hogy a nagyobb testméretű (nagyobb testtömegű) fajok hosszabb ideig élnek, mint a kisebb méretűek, illetve azt is, hogy a szaporábbak (amit a fészekaljban található tojások száma alapján mértek) rövidebb életűek, mint kevés utódot létrehozók. Miután megbízható statisztikai elemzésekkel kontrolláltak a testméretre és a szaporaságra, kiderült, hogy **a madarak élettartamának varianciáját a potenciális helyi ragadozó fajok mennyisége magyarázza legnagyobb százalékban.**

Könnyen belátható állítás, hogy a kedvezőtlen környezeti feltételek (pl. túl alacsony vagy túl magas hőmérséklet, illetve kevés táplálék vagy sok potenciális predátor) csökkentik a genetikailag kódolt élettartamot. Iteropár gerincesfajok többségénél a nőstények fertilitása és szaporodási sikeressége csökken az életkor előrehaladtával (reproductive senescence), ugyanakkor a legtöbb faj élete végéig képes a szaporodásra. A megfigyelések szerint néhány fajnál egy rövidebb-hosszabb posztreprodukciós periódus (PRP) is tapasztalható, amelyben az egyedek már nem képesek szaporodni. A PRP nyilvánvalóan nem növeli a darwini rátermettséget, ezért a klasszikus



5/18. kép. Rövidszárnyú gömbölyűfejű delfin (*Globicephala macrorhynchus*, Delphinidae)
© Gustavo Perez

adaptációs megközelítés szerint ellene szelekciónak kellene hatnia. A rovaroknál, halaknál, madaraknál és emlősöknél megfigyelt PRP-k többsége csak fogságban tartott állatokra és csak néhány egyedre vonatkozik (Croft és mtsai 2015). Természetes körülmények között, az emberen kívül, csak két fogacsetfajnál (kardszárnyú

delfin, *Orinus orca* (19/11. kép) és a rövidszárnyú gömbölyűfejű-delfin, *Globicephala macrorhynchus*) és egy rovarfajnál tapasztalható hosszabb PRP. Az utóbbinál, a gyors életmenetű, szociális közösségekben élő *Quadrartus yoshinomiyai* gubacsképző levéltetűfajnál a szárnyatlan, és mindössze 0,5 mm méretű egyedek szaporodásuk utáni életükben a kolónia védelmében játszanak fontos szerepet. Általában a lassú életmenetű fajoknál várhatnánk hosszabb PRP-t.



5/19. kép. A *Quadrartus yoshinomiyai* (Aphididae) levéltetű gubacsa *Distylium racemosum* (Hamamelidaceae) gazdanövényen és a gubacs metszete levéltetűvel
© Uematsu és mtsai (2007)

A két fogascetfaj éppen ilyen: az orka 12 és 41 éves kora között szaporodik, de 90 évig is élhet, míg a másik faj 7-35 év között hoz létre utódokat és 60 évig él. Meg kell jegyezni, hogy a lassú életmenetű fajok vizsgálata nagy nehézségekbe ütközik, mert az adatgyűjtés kutatói generációkon keresztülélő feladat. (Többek között ezért kételkednek egyesek a cetekkel kapcsolatos eredményekben, hiszen pl.

az egyedek korát becsléssel és nem a pontosabb jelölés–visszafogás módszerrel állapították meg.) Izgalmas kérdés, hogy miért is alakult ki az embernél és a két cetfajnál egy jelentősebb hosszúságú reprodukció utáni életszakasz. Jelenleg az egyik legelfogadottabb nézet a „nagy-mama hipotézis”, melynek alapja, hogy az idősebb nőstények szaporodási sikere kisebb a fiatal nőstényekéhez képest, ezért, ha az idősebb nőstények felhagynak a szaporodással és segítik a fiatalabb nőstényrokonait, akkor nagyobb **összegzett rátermettségük** (5.TA7) lehet. Ez a magyarázat erős szociális közösségi köteléket tételez fel az egyedek között. Mindhárom említett gerincesfajról tudjuk, hogy szociális közösségekben, erős családi kötelékben élnek az egyedek és ezeknél a fajoknál a mortalitás csökkenésének eredménye a PRP megnövekedése. Lahdenperä és mtsai (2004) a „pre-modern” kórnak nevezett XVIII-XIX. századból származó finn és kanadai demográfiai adatok elemzésével kimutatta, hogy az embernél működhet a nagy-mama hipotézis. A hosszabb PRP-vel rendelkező nők rátermettsége (unokáik száma) nagyobb volt, mint a rövidebb PRP-vel rendelkezőké. A hosszabb segítő periódus lehetővé tette, hogy utódaik korábban kezdjék szaporodást, többször szüljenek és sikeresebben neveljék fel utódjaikat. A PRP megjelenése az embernél feltehetően nem a civilizációs „jólét” eredménye, hiszen a Kalahári-sivatagban élő Dobe !Kung gyűjtőgető–vadászó életmódot folytató és a civilizációs hatásoktól szinte teljesen mentes humán populációnál is megtalálható (Alberts és mtsai 2013).

5.3 A RÁTERMETTSÉG BECSLÉSE

A rátermettség (angolul fitness, a magyar nyelvben elterjedt fitness kifejezés más jelentéssel bír) egy gyakran használt kifejezés az egyedek evolúciós sikerének rövidtávú szinonimájaként,

ugyanakkor operatív definiálása számos nehézségbe ütközik. Egyesek megpróbálják tágítani a fogalom értelmezését és fajok rátermettségéről beszélnek, mások pedig a populációk rátermettségét említik. Az egyedek szintjén értelmezhető rátermettséget van, aki az utódok számával próbálja becsülni, van, aki túlélési sikerrel, és van, aki a kettő kombinációjával, megint mások az allélgyakoriságok méréséhez kötik.

A populációgenetikuskok főleg allélgyakoriság változásához köthető, ún. **genetikai alapú** rátermettség meghatározásokat javasolnak. Feltételezik, hogy ha egy allél gyakorisága nő a következő generációban, akkor az azt hordozó egyedek rátermettsége is nő. Egyes allélok a környezethez való alkalmazkodást segítő tulajdonságokat kódolnak, vannak olyanok, melyek „nehezítik” az egyed életét az adott környezetben, ismét mások neutrális tulajdonságokat örökítenek át. Az allélok kapcsolt lokuszokon is előfordulhatnak, lehet szinergista vagy antagonista hatásuk is. Ezért megfontolás tárgya, hogy mely allélok gyakoriságát kellene mérni. A molekuláris genetikai módszerek gyors fejlődése ma már lehetővé teszi teljes genomok analizését, így az allélgyakoriságok becslésének kiterjedtebb alkalmazását. Napjainkban folyik a kvantitatív tulajdonságok (pl. a fertilitás) genomikai feltérképezése (QTL mapping). A haladás egyes modellfajoknál látványos, mások esetében még óriási munka van hátra.

Az allélgyakoriság méréséhez képest sokkal gyakrabban alkalmazzák a **fenotípusos** (darwini rátermettség) **becslő módszereket**, mint például az R_0 , r , $\lambda^{(m)}$, LRS, regruták száma, unokák száma és RV (lásd alább). Mind a genetikai, mind a fenotípusos rátermettségbeccslés viszonylag könnyen értelmezhető egyedek összehasonlításakor. A fenotípusos beccslésekkel kapcsolatban ismert egy másik relatív módszer is, amikor az egyed sikerességét a populáció egyedeinek átlagos sikeréhez hasonlítják.

R_0 : a 3. fejezetben megismert alap vagy nettó populációnövekedési ráta, mely a diszkrét, nem átfedő generációkkal rendelkező populációknál becsüli a populáció egyedszám-változásait. Az R_0 az egyedek szintjén is értelmezhető és az egyed által létrehozott túlélő utódok számát jelenti (Charlesworth 1980).

r : a 3. fejezetben megismert folytonos populációnövekedési ráta, melyet nehezebb egyedi szinten értelmezni, mert a generációk átfedőek. Populációk sikerességének beccslésére használható.

LRS: az **élettartam alatti szaporodási siker** angol megfelelőjének (**L**ifetime **R**eproductive **S**uccess) a rövidítése. Hosszú életidejű iteropár fajoknál (pl. afrikai elefánt, cserepes teknős vagy sok fásszárú, fatermetű növényfaj) gyakorlati korlátokba ütközik a használata. Rövid életidejű iteropár fajoknál alkalmazható, ugyanakkor számos nehézség nehezíti az adatgyűjtést: egyedi azonosítást kell alkalmazni, az utódok számát minden szaporodási szezonban minden egyednél meg kell állapítani.

Például az európai városi parkok többségében gyakori költő faj a fekete rigó. Ha a fekete rigó egyedek LRS-ét szeretnénk megállapítani, akkor minden költő egyedet speciális fogóeszközök segítségével meg kell fogni és egyedi azonosító

gyűrűvel ellátni. A szülő egyedek fészkeit meg kell keresni és rögzíteni kell a tojások számát és később a kirepülő fiókák számát is meg kell határozni. Ha a sikert a populációba visszatérő regruták száma alapján szeretnénk becsülni, akkor a fiókákat is egyedi jelölőgyűrűvel kell ellátni. Mivel a fekete rigó többször is költ egy költési szezonban, ezért a megfigyeléseket, fogásokat, jelöléseket, fészkereséseket márciustól szeptemberig folyamatosan kell végezni. A fekete rigó 5-6 évig is élhet, ezért a vizsgálatok minden lépését minimum 6 éven keresztül meg kell ismételni. Hat év után az első évben költő egyedek LRS-ét már becsülhetjük. Természetesen hibát követünk el, ha ezek között ismeretlen előéletű (korú) egyedek vannak. Pontos élettartam alatti szaporodási sikerbecslést csak azoknál az egyedeknél tudunk tenni, amelyeket születésüktől nyomon követtünk.

A nehézséggel terhelt adatgyűjtés miatt csak néhány jól vizsgálható modellfaj egyes populációiban ismertek az LRS alapján becsült egyedi rátermettségek.

$\lambda^{(m)}$: az egyed életmenetére jellemző adatokból (szaporodás kezdete, szaporodási események, fekunditás, élettartam) becsült rátermettségi érték (propensity fitness). McGraw és Caswell (1996) javasolta ezt az integrált rátermettséget, amely az egyedre (m) vonatkozó populációnövekedési rátának feleltethető meg. Értéke az m egyed életmenet-adataiból kialakított kor-strukturált projekciós mátrix domináns sajátértékével egyenlő.

Regruták száma: a létrehozott és a populációba visszatért szaporodóképes utódokat jelenti egy szülőegyedre (vagy szülőpárra) vonatkoztatva. Tágabb értelemben nemcsak a populációba visszatérő, hanem az összes szaporodóképes utódot jelentheti. A gyakorlati mérése nehéz feladat, mert egy adott populáció összes szaporodó egyedét és azok minden egyes utódját egyedileg kell azonosítani (pl. megjelölni), majd a következő szaporodási periódusban az összes szaporodó egyedét újra azonosítani kell. Egyes fajoknál a regruták visszatérése időben elhúzódhat, ezért a vizsgálatokat több szaporodási időszakon keresztül kell végezni. Kapcsolható az LRS-sel, akkor az élettartam alatt létre hozott utódokból a populációba visszatérő, szaporodóképes egyedek számát jelenti. Az élettartam alatt létrehozott regruták számának becslése a várható élettartamtól függően évtizedekig tartó vizsgálatokat is igényelhet.

Unokák száma: sokszor a siker pontos méréséhez a regruták számának ismerete sem elégséges. Bizonyos káros hatások még nem jelentkeznek az F1 generációban, viszont az F2 vagy még későbbi generációkban megjelenhetnek. Ezért a szülők utódjainak több generáción keresztüli sikerességének vizsgálata még pontosabbá teheti a szülői rátermettség becslését. Hunt és mtsai (2004) szerint a rátermettséget csak végtelen számú generáción keresztül mért utódszámmal lehetne jól becsülni, ami a gyakorlatban nem kivitelezhető (5.TA8). Szerintük legalább az F2 nemzedéket, vagyis a dedunokákat is be kell vonni a becslésekbe.

A káros hatások mellett egy másik fontos szempont, amiért nem elégséges az F1 nemzedék vizsgálata, hogy a hím és a nőstény utódok szaporodási sikerében jelentős eltérések

lehetnek az ivarokra ható eltérő szexuális szelekciós hatások miatt. Ezért külön vizsgálják a hímek és nőstények szaporodási sikerét. A hölgyválasz vagy a hímek versengése jelentősen befolyásolhatja a szaporodási sikert és ez pozitív vagy negatív genetikai korrelációban is lehet a nőstény utódok fekunditásával (Kokko és mtsai 2002). A módszer hátránya, hogy a szaporodó egyedek és utódok, valamint az utódok utódjainak azonosítása igen komoly energiabefektetést és hosszú időt igényel.

Reprodukciós érték (szaporodási érték, reproductive value, RV): Az RV koncepció Fisher (1930) nevéhez kapcsolódik, de a fogalom értelmezésében Williams (1966), Taylor és mtsai (1974), Charlesworth (1980), Houston és McNamara (1999) és sokan mások is szerepet játszottak. Az életmenet-vizsgálatokban alkalmazott optimalizációs modellek a rátermettség becslésére fenotípusos életmenet-változókat használnak. A két leggyakoribb változó a fekunditás és a túlélés, ezek figyelembevételével számolják a reprodukciós értéket. Értelemszerűen mindkettő erőteljesen hat a populációgenetikuskok által számolt allélgyakoriságok változására. A fekunditást általában az utódok számával jellemzik, mégpedig a nőstény egyedek nőstény utódaival (ha a populáció ivararánya 1:1). Ennek oka, hogy a nőstények utódszáma biztosabban becsülhető, mint a hímeké. Az apaság bizonyossága az utódoznál sokszor csak molekuláris genetikai módszerekkel állapítható meg.

Az egyed reprodukciós értéke attól függ, hogy egy adott kort (vagy életciklus állapotot) milyen valószínűséggel él meg (amit populációs szinten mért adatokból becsülünk) és ez alatt mennyi utódot produkál. Megkülönböztetnek abszolút és relatív RV -t. Az **abszolút RV egy adott időponttól az élettartam végéig várható utódok számát jelenti**. Ha az időpont a születés, akkor az egész élettartam alatti RV -t becsüljük, ami megegyezik az LRS-sel, és ha diszkrét és nem átfedő generációkról van szó, akkor egyenlő az R_0 -lal. A **relatív RV becslésekor az abszolút RV -t osztjuk az élettartamra vonatkoztatott RV -vel**. Ezek a becslések akkor alkalmazhatók, ha „stabil”, egyensúlyban lévő (ekkor az egyedszám hosszabb időn keresztül állandó) populációt vizsgálunk. Növekvő vagy csökkenő populáció esetében figyelembe kell venni a populációnövekedési ráta értékét is.

Az egyed reprodukciós értékét az x állapotban az alábbi képlettel fejezhetjük ki (Lessels 1991):

$$RV_x = \sum_{y=x}^{\infty} \left(\frac{l_y}{l_x} \right) m_y e^{-r(y-x+1)}, \quad (1)$$

ahol az x és y az adott egyed életkora, l_x az x életkor, l_y az y életkor elérésének a valószínűsége, m_y fekunditás y életkorban, r a populációnövekedési ráta. A fekunditást és a túlélési valószínűségeket az élettáblából tudjuk számolni (3.5). Bármelyik vizsgált populációt tekintve az egyedek élettartamát intervallumokra oszthatjuk (évek, hónapok, szaporodási szezonok, korcsoportok stb.) és bármelyiket kiválasztva becsülhetjük az RV -t. Az egyenletben a szumma jel az egyes intervallumokra vonatkozó értékek összegzését jelenti.

A formalizmustól eltekintve az egyenlet három, világosan értelmezhető részből áll. Ezek az egyed x -től y korig való **túlélésének valószínűsége**, az ez alatt produkált **utódok mennyisége** és egy olyan faktor, amely az utódproduktót a **populáció nagyságának** változása szempontjából súlyozza. Könnyen belátható, hogy például csökkenő populációnál az utódok „értéke” növekszik az idővel (a csökkenő intraspecifikus verseny miatt), míg növekvő populációnál csökken, ezért az utóbbi esetben minél előbb érdemes szaporodni. Egyik előnye az RV -nek az LRS-sel szemben, hogy szaporodási eseményként vagy az élettartam különböző időpontjaiban is becsülhetjük vele a rátermettséget. Williams (1966) javaslata alapján az abszolút RV -t két részre lehet bontani; a **jelenlegi RV -re** (JRV , nevezik még **jelenlegi reprodukciónak** is) és a **jövőbeni** vagy **reziduális** (maradék) **RV -re** (RRV):

$$RV_x = m_x e^{-r} + \sum_{y=x+1}^{\infty} \left(\frac{l_y}{l_x} \right) m_y e^{-r(y-x+1)}. \quad (2)$$

JRV **RRV**

A két komponens megkülönböztetése azért is fontos, mert a szaporodás költségét (árát) e két érték negatív kapcsolata mutathatja, vagyis ha az egyed többet fektet a jelenlegi szaporodásba, akkor kevesebb jut a jövőbeni RV -be (5.TA3).

5.3.1 Az életmenet-komponensek kapcsolata a rátermettséggel

Korábban már említettük, hogy azokat a viselkedéseket nevezzük életmenet-komponenseknek, melyek befolyásolják az egyed rátermettségét. Feltételezhető az is, hogy a komponensek nem egyformán hatnak a rátermettségre, vannak erősebben és gyengébben hatók is. A hatás milyensége részben öröklött, nagyobb részt viszont a környezettől függ. A rátermettség és az életmenet-komponens (rátermettségkomponens) közötti kapcsolatot a **rátermettségfüggvény** írja le. Az 5/3. ábrán három életmenet-komponens **hipotetikus** rátermettségátása látható. Ebben az esetben feltesszük, hogy egy adott komponens hatása teljesen független a többi komponenstől és az egyedek minden más viselkedésükben teljesen egyformák. A függvények alapján az ivarérés ideje befolyásolja leginkább a rátermettséget és a védekezés foka a legkevésbé. A komponensek variáciája is eltérően változtathatja a rátermettségátást. Például az ivarérés időzítésénél a legnagyobb rátermettséget eredményező, optimális értéktől már kis eltérés (bármely irányban) is jelentős rátermettségcsökkenést eredményez. Ugyanakkor, a védekezés abszolút hatása a rátermettségre kisebb a másik két komponens hatásánál és védekezés mértékének variáciája is csak kismértékű változást eredményez a rátermettségben.

A valóságban a különböző komponensek különböző mértékű hatásai együttesen, integráltan jelennek meg az élőlény rátermettségében, ezért a valós rátermettséggörbék megismeréséhez olyan egyedeket kellene vizsgálni, amelyek egyetlen rátermettségkomponenstől eltekintve környezetükben,



5/3. ábra. Hipotetikus kapcsolat a rátermettség éshárom életmenet-komponens (vízszintes tengelyen közös nevezőre hozva) között. Magyarázat a szövegben [Robertson (1955) és Stearns (1992) nyomán módosítva].

készlethasznosításukban és a többi életmenet-komponensükben is teljesen megegyezőek. Jelenlegi ismereteink és módszereink nem alkalmasak arra, hogy ilyen vizsgálatokat végezzünk. Ugyanakkor, az életmenet-komponensek kísérletes változtatásával közelítő ismerteket szerezhetünk azok egymáshoz és a rátermettséghez való viszonyáról.

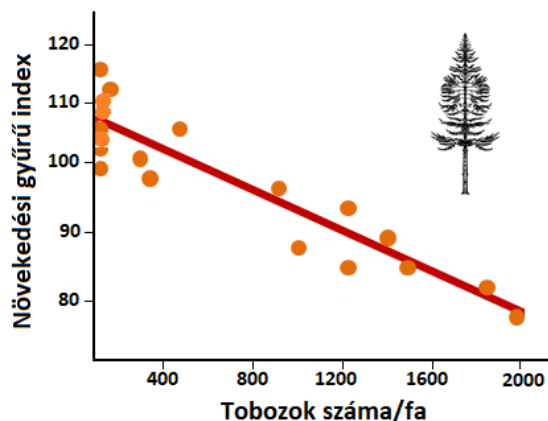
5.3.2 Kényszerkompromisszumok

Korábban említettük, hogy ha az élőlény, a számára rendelkezésre álló limitált energiamentiségből többet juttat az egyik életmenet-komponensbe, akkor kevesebb juthat egy vagy több másikba. A limitált energiaelérhetőség kényszeréből eredő életmenet-komponensek közötti **negatív kapcsolatot nevezik kényszerkompromisszumnak**.

A természetes populációkban működő kényszerkompromisszumok megismeréséhez szükséges lenne, hogy olyan egyedeket vizsgáljunk, melyek nem különböznek a környezetükben, a készlethasznosításukban és a nem vizsgált életmenet-komponenseikben. Ezek a feltételek csak kivételes esetben állhatnak fenn, ezért a kapcsolatok becslése legtöbbször csak kísérletes körülmények között lehetséges.

Az amerikai duglászsfenyők (*Pseudotsuga menziesii*) egyedeinél kísérleti beavatkozás nélkül is kimutatták, hogy a nagyobb tobozproduktó csökkenti az évgűrűk vastagságát, vagyis a fekunditásba és a szomatikus testrészekbe allokált energia között negatív kapcsolat tapasztalható (5/4. ábra).

A két legfontosabbnak tartott komponens, a túlélés és a szaporodás közötti negatív kapcsolatot akár egyetlen lókusztartomány is fenntarthatja, ahogy ezt a skóciai Saint Kildaszigetecsoporton vadon élő juhok (*Ovis aries*) esetében kimutatták. A természetes körülmények között élő juhpopuláció dinamikáját 1985 óta folyamatosan vizsgálják. Johnston és mtsai (2013) kimutatták, hogy a kosok túlélése és szaporodási sikere között negatív kapcsolat van. A kosok szaporodási



5/4. ábra. Az amerikai duglászfenyőnél (*Pseudotsuga menziesii*) a fertilitás, melyet ebben a vizsgálatban a tobozok számával (ami arányos a magvak számával) becsültek, negatív kapcsolatban van a növekedésbe (fatörzs átmérőjének változása) juttatott energiával [Eis és mtsai 1965 nyomán módosítva].

sikere (amely egyenesen arányos a szarvuk nagyságával) és túlélése varianciájának genetikai hátterét dominánsan az *RXFP2* (relaxin-like receptor 2) gén szabja meg. Az ezen a lókuszon előforduló egyik allél H_0^+ normális, nagy szarvakért felelős, a másik H_0^p kisebb és csonka szarvat eredményez. 1750 juh genotipizálásával kimutatták, hogy a $H_0^+H_0^+$ homozigóta egyedeknél a túlélés, a $H_0^pH_0^p$ homozigóta egyedeknél viszont a szaporodási siker mutatja a legalacsonyabb értéket (a heterozigótákhoz és a másik homozigóta típushoz képest). Vagyis a nagyobb szaporodási siker rosszabb túléléssel párosul és fordítva. A szaporodási siker és a túlélés kombinációjával becsült rátermettség alapján mindkét homozigóta típus rátermettsége alacsonyabb volt, mint a heterozigótáé. A *RXFP2*

gén által a hímeknél fenntartott kényszerkompromisszum a nőstényeknél nem mutatható ki. A náluk megjelenő szarvváltozatosságot a kosoknál meglévő genetikai hatások okozhatják.

Az életmenet-komponensek közötti kapcsolatból is következik, hogy a természetes szelekció a **nettó nyereség** (bruttó nyereség mínusz a kiadás) **maximalizálását**

jelenti. Képzeld el azt az esetet, amikor egyes tajga övben élő emlősök nagy zsírtartalékot halmoznak fel a sikeresebb téli túlélés reményében, ám a nagy tömeg miatt mozgásuk lelassul, nehézkessé válik, így könnyebben esnek a ragadozók áldozatául. A raktározásból nyerhető előny mellett tehát figyelembe kell venni a nagyobb sebezhetőséggel fizetett árat.

Az kényszerkompromisszumok léte axiómaként van jelen az életmenet-vizsgálatokban. Azt az élőlényt, amelynél nincsenek kényszerkompromisszumok a következőkkel jellemezhetnénk: születése után gyorsan nő és nagy testméretet realizál, az ivarérettség elérése után rögtön szaporodik, sok utódot produkál, neveli és

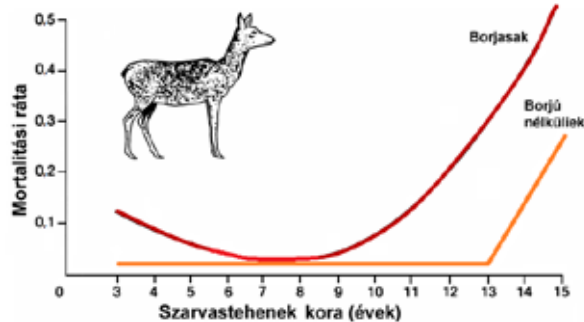


5/20. kép. St Kilda-i kos (*Ovis aries*, Bovidae)
© Wikipedia/arjעהahn

védi az utódokat, gyakran megismétli ezt az élete során (vagyis többször szaporodik), jó kompetíciós képességgel rendelkezik, könnyen szerzi a táplálékát és elkerüli a predációt (darwinai démon, 5.TA1). Feltételezésünk szerint ilyen élőlény nincs. Ugyanakkor, vannak ennek ellentmondó megfigyelések is. Johnston és mtsai (2006) laboratóriumi kísérletekkel támasztották alá az ún. „mindenben jó” (have it all, having it all) hipotézist, mely nem tételez fel negatív kapcsolatot az életmenet-komponensek között. A C57BL/6J egértörzzsel végzett táplálkozási kísérletek eredményei szerint a kalóriaszegény táplálékon nevelt egerek 12 hónappal tovább éltek és kettővel több utódot hoztak létre, mint kontroll társaik. A két legfontosabb életmenet-komponens között ebben az esetben tehát nem negatív, hanem pozitív kapcsolat volt. A „mindenben jó” hipotézis relevanciájának erősítésére további laboratóriumi és természetes körülmények között végzett kísérletekre lenne szükség.

5.4 A REPRODUKCIÓ ÁRA

Clutton-Brock és mtsai (1983) gímszarvasokat vizsgálva megfigyelték, hogy azoknak a tehéneknek, amelyek borjakat neveltek kisebb volt a túlélése, mint azoké, amelyek nem neveltek borjakat (5/5. ábra). A különbség a fiatal és idősebb korosztályoknál jelentős volt. Vagyis az állatoknak abból, hogy utódot hoznak létre előnyük származik, mert a rátermettségük növekszik, ám hátránya is van a reprodukciónak, ami a tehének túlélésében nyilvánul meg. A többször szaporodó gímszarvasoknál a csökkent túlélés a szaporodási események számának csökkenéséből adódóan viszont csökkenti a rátermettséget (5.3.2). A reprodukció árának (cost of reproduction) fontosságára Williams (1966) elméleti munkája világított rá, majd később Charnov és Krebs (1974), Pianka és Parker (1975), valamint Stearns (1976) munkássága nyomán széles figyelmet kapott a viselkedésökológiai vizsgálatokban. A reprodukciós költség nemcsak a **túlélés csökkenésében** nyilvánulhat meg, hanem az **RRV értékét is csökkentheti**, vagyis



5/5. ábra. A fertilitás és a mortalitási ráta közötti kapcsolat különböző korú gímszarvas tehéneknél (*Cervus elaphus*). A fertilitás itt bináris változóként jelenik meg: van vagy nincs utód. A borjas tehének mortalitása (sötétpiros színű vonal) nagyobb (tehát a túlélésük kisebb, mert a túlélési ráta = $1 - \text{mortalitási ráta}$), mint a borjakat nem nevelő tehéneké (narancsszínű vonal). Különösen a fiatal (3-6 éves) és az idősebb (9-15 éves) korosztályoknál jelentős a különbség [Clutton-Brock és mtsai 1983 nyomán módosítva].

általánosan megfogalmazva a szaporodás árát a JRV és a RRV közötti negatív kapcsolat írja le.

Ma még keveset tudunk a reprodukció egyes összetevőinek relatív költségéről. Általánosan elfogadott nézet, hogy a reprodukció az egyik legtöbb energiát igénylő élettevékenység. Vannak azonban olyan megfigyelések (ecetmuslicáknál), amelyeknél – kontrollált szaporodás mellett – a pázás önmagában is jelentősen csökkentette a nőstények élettartamát. Végtekintve a reprodukció egyes fázisain, látható, hogy valóban energiaigényes tevékenységekről van szó. A kételtűek, hüllők és a madarak szaporodása során a tojás létrehozása szintén sok energiát követel a nőstényektől. Megfigyelték, hogy gyíkoknál az éves energiaszükséglet 5-20%-a fordítódik a tojásrakásra. Madaraknál a napi BMR (alpanyagszere, basal metabolic rate) 29-35%-a fordítható a tojásképzésre. A tojásmalás idején a



5/21. kép. A fűttyentőbékafélékhez tartozó koki (*Eleutherodactylus coqui*, Eleutherodactylidae)
© USDA en.wiki

napi fehérjefelvétel 86-230 százalékkal is megnövelhető. A **kotlás**, illetve a **tojások védelme** szintén energiaigényes folyamat (Moreno és mtsai 1991). Egy Puerto Rico-i békafajnál (*Eleutherodactylus coqui*) a hím őrzi a megtermékenyített petéket és ezalatt 20%-kal csökken a testsúlya. Ausztrália esőerdeiből az 1980-as években két „gyomorköltő” békafaj (*Rheobatrachus silus* és *R. vitellinus*) pusztult ki. E fajok nőstényei a béltraktusukban költötték ki a tojásaikat. Ezalatt a kb. 40 nap alatt egyáltalán nem táplálkoztak, ami jelentős hátrányt

jelenthetett számukra. A madarak a kotlás során állandó, magas hőmérsékleten tartják a tojásokat. Ebben az időszakban a BMR 10-30%-a fordítható hőtranszferre. Extrém körülmények között költő fajoknál (viharfecskek, császárpatingvin) akár 40% is lehet ez az érték. Feltehetően a legtöbb energiát emésztő szakasza a reprodukciónak a **fiatalok táplálása** és nevelése. Drent és Daan (1980) 5 madarfajnál nézte meg az etetés során az energiaháztartás változását. A fiókákat nevelő madarak BMR-je négyszer nagyobb, mint a fiókákat nem nevelő (szaporodási perióduson kívül lévő) madaraké. A fekunditás és más életmenet-komponensek közötti kapcsolatok felderítésére többféle megközelítést is alkalmaznak:

- i) A fenotípusosan mérhető életmenet-komponensek közötti összefüggést **fenotípusos korrelációnak** nevezzük. Ha az egyed által felvett energia elosztásának csak egyetlen lehetséges módja van, akkor értelemszerűen nincs variációs lehetőség a szétosztásban. Ha viszont az optimális elosztás

különbözik az egyedeknél, akkor nem egy meghatározott allokációra szelektál, hanem egy genetikailag meghatározott allokációs szabályra (allocation rule), ami az energia függvényében határozza meg az allokációt, vagy egy olyan viselkedési plasztikusságra, ami a készletek és az egyedi tulajdonságok függvényében határozza meg a rendelkezésre álló energia szétosztását az életmenet-komponensek között. Van Noordwijk és de Jong (1986) példáját idézve, ha egy család limitált pénzbevétellel rendelkezik, akkor például vagy autóra vagy házra költhetik a pénzt, vagy ha mindkettőre, akkor az egyik jó minőségű, a másik már csak rossz minőségű lehet. Tehát a két igény között negatív kapcsolat van. Ha azonban megvizsgáljuk a háztartásokat, pozitív összefüggést fogunk tapasztalni a kocsik értéke és a házak értéke között. Ez azért van mert az egyes háztartások különböznek az rendelkezésükre álló pénz mennyiségében, ahol több pénz van ott a házra és az autóra is többet tudnak költeni. A példából következik, hogy az életmenet-komponensek közötti kényszerek mérése nem egyszerű feladat, mert a fenotípusos korrelációk nem mindig reflektálják a negatív kapcsolatokat. A fenotípusok nem randomizált eloszlásúak a környezetek és a készletek tekintetében, emiatt a természetes populációkban mért fenotípusos varianciák összehasonlításával csak speciális körülmények között tudjuk becsülni a negatív kapcsolatokat. A vizsgálatok azt mutatják, hogy **kedvezőtlen körülmények között** ilyen korrelatív vizsgálatokkal is kimutatható a nagyobb fekunditás negatív hatása egy másik életmenet-komponensre, de stabil populációkban vagy kedvező ökológiai környezeti feltételek mellett nem tapasztalunk negatív kapcsolatot a fekunditás és például a túlélés vagy a jövőbeni reprodukció között. Elfedheti a reprodukciós árat az ún. **egyedi optimalizáció** mechanizmusa is (5.TA2).

- ii) A fenotípusos korrelációknál jelentkező probléma kiküszöbölésére **kísérletes manipulációkkal** (pl. madaraknál a fészekalj növelése vagy csökkentése) változtatják a fenotípusok fekunditását és mérik az erre adott fenotípusos választ (5.TA3)
- iii) A populációgenetikuskok szerint a kvantitatív genetikai modelleken alapuló **genetikai korrelációs becslések** pontosabb képet adnak az életmenet-komponensek között meglévő kapcsolatokról. Az allél gyakoriságok vizsgálatával kideríthető, hogy mely allélok hatnak az egyik vagy másik életmenet-komponensre. Azok az allélok, amelyek hatása mindkét komponensre pozitív, gyorsan fixálódhatnak. A populációk közötti, illetve populációkon belüli vizsgálatok mellett ebben az esetben is alkalmaznak kísérletes megközelítéseket. Mesterséges szelekciónak kitéve egy (általában laboratóriumi) populációt megvizsgálják a komponensek közötti genetikai korrelációkat, amelyek közvetlenebb rátermettségbebecslést tesznek lehetővé. Metodikailag nehezen kivitelezhető az ilyen vizsgálatok, ezért a fenotípusos



5/22. kép. Gyomorköltő békafaj (*Rheobatrachus silus*, Myobatrachidae)
© A Guerrero

korrelációk vizsgálata sokkal elterjedtebb a szaporodás árának felderítésében.

Lessels (1991) összefoglaló munkájában a **szaporodás árának** kiderítésével kapcsolatos kísérleteket vette górcső alá. A laboratóriumban végzett kísérletekből (itt nem volt utódgondozás) kiderült, hogy a nagyobb utódprodukciónak csökkenti az egyedek élettartamát és jövőbeni fekunditását. A szabadföldi kísérletekben (valamennyit madarakon végeztek) a mesterségesen megnövelt utódszám csökkentette a szülők következő évi túlélését, a jövőbeni reprodukcióját, valamint a másodköltségek valószínűségét. Kate Lessels fontos megállapítása volt, hogy az eredmények mellett figyelembe kell vennünk, hogy a madarak a manipulációval előállított helyzetre is reagálhattak például azzal, hogy nem azért raknak kisebb fészekaljat a következő évben, mert most sok fiókát neveltek és ez nagy kiadással járt, hanem mert az egyedi optimalizáció miatt újra kalibrálják képességeiket. Ha nem tudták sikeresen felnevelni a készletek függvényében általuk választott, de kísérletesen megnövelt fészekaljat, akkor a következő évben, ugyanilyen körülmények között kisebb fészekaljat raktak, mert kevesebb fiókát biztonságban fel tudtak nevelni. Problémaként merült fel, hogy a legtöbb vizsgálat rövid időintervallumú volt, és nem fogta át az egyedek egész élettartamát, így a hosszabb időben érvényesülő optimalizáció nem vizsgálható. További problémát jelent, hogy Lessels által analizált kísérletes beavatkozások nem a szaporodási ciklus legelején, a reprodukcióban résztvevő szervekbe juttatott energia manipulálásával kezdődött, hanem a szaporodási folyamat egy későbbi szakaszában (pl. a fiókák kikelése idején). Ennek az lehet a következménye, hogy a szaporodás árát ezek a vizsgálatok alulbecsülik.

5.5. ÉLŐHELYEK TÍPIZÁLÁSA

A szakirodalomban az élőhelynek (habitat, ➡ biotóp) számos, gyakran ellentmondásos, de mindig eléggé általános definícióját találjuk. Hangsúlyoznunk kell, hogy ebben az esetben az **élőhelyet mint a környezeti hatótényezők együttesét** az élőlény szemszögéből tekintjük, ami azt jelenti, hogy minden egyednek egyedi élőhelye van, ami az egyedi toleranciatényezőkön keresztül értelmezhető (1.1). Az élőhelyek tipizálásakor nyilván nem az élőhelyek egységességét kell szem előtt tartani, hanem az általános tulajdonságokat, ezért a típusok megalkotásakor gyakran az edafikus vagy más környezeti tényezőket, esetleg az ott élő közösségeket veszik figyelembe, ugyanakkor vannak kutatók, akik a tér-idei változásokat emelik ki, vagy a populációdinamikai hatásokra helyezik a hangsúlyt.

Egy hazai, középhegységi, lombos erdő, különböző társulásával, szegélyterületeivel, tisztásaival stb. mozaikos élőhelyet jelent az ott élő gímszarvas vagy egerészölyv-populáció számára. Ha az erdei pocok szemszögéből tekintjük ugyanazt az élőhelyet, az eltérő lépték miatt sokkal homogénabb a

terület például a tölgymakkok eloszlása a talajfelszínén szinte egyenletesnek mondható. Viszont a tölgylevéltetű előfordulása szempontjából nézve az élőhelyet, foltosnak fogjuk találni, hiszen ezek az állatok a tölgyleveleken, az erek mentén csoportosulva szívogatják az asszimilátumot (7. fejezet). A mi feladatunk részben az, hogy ezeket az egyedi élőhelyeket valahogyan csoportosítsuk és megmutassuk, hogy milyen élőhelyeken milyen életmenet-stratégiák jutnak előnyhöz.

5.5.1 Testméretre szelektáló élőhelyek

Begon (1985) az élőhelyek csoportosításakor az élőlény testméretének mint egy életmenet-komponensnek a hatását nézi az RRV -re. Itt a méret nem egyszerűen testnagyságot jelent, hanem például zsírtartalékot, amely növeli a túlélést vagy hűvosságot, amely véd a predációval szemben. Begon négyféle élőhely típust különböztet el:

- i) **Méret-előnyös élőhely.** Az ilyen élőhelyen az élőlény méretével nő az RRV . Magas a reprodukciós költség. Általában a nagyobb méret jobb túlélést vagy jobb jövőbeni reprodukciót eredményez.
- ii) **Méret-semleges, illetve méret-hátrányos élőhely.** Az ilyen élőhelyen kicsi a reprodukciós költség, vagyis kis energiabefektetéssel lehet utódokat létrehozni. A méret nincs hatással az RRV -re.
- iii) **Utódméret-előnyös élőhely.** A nagyobb méretű utódoknak nagyobb az esélye, hogy ivaréretté válnak és szaporodhatnak.
- iv) **Utódméret-semleges, illetve utódméret-hátrányos élőhely.** Az utódokat érő hátrányos hatásokat nem lehet az utódok nagyobb méretével kompenzálni, sőt néha a nagyobb méret kifejezetten hátrányos az utódok megtelepedésénél.

Begon minősítése nem ad abszolút kategóriákat, csak relatív összehasonlításra használható. Két vagy több élőhelytípus vagy egy adott élőhelyen realizálódó két vagy több életmenet-stratégia összevetésekor alkalmazzák.

A következőkben nézzünk néhány példát, hogy egy adott élőhelyen mikor jelent a nagyobb méret előnyt és mikor nem játszik szerepet az élőlény reprodukciója vagy túlélése szempontjából. A példák a kifejlett (szaporodóképes) egyedek méretére vonatkoznak, de analóg megfontolások alkalmazhatók az utódméretekkkel kapcsolatban is.

- **Méret-előnyös** lehet az élőhely, ha például versengés folyik valamilyen forrásért (táplálékért, fészkelőhelyért, párzóhelyért, nőstényért). Itt általában a nagyobb méretű egyedek előnyben vannak, mert jobb a kompetíciós képességük, így könnyebben szerzik meg a limitált forrásokat. A nagyobb afrikai elefántbika több nősténnyel tud párosodni, a nagyobb termetű és erőteljesebb agancsú gímszarvasbika nagyobb háremet képes védeni a párododási időszakban. Mindkét esetben a több

nőstény több utódot jelenthet, ami nagyobb fenotípusos rátermettségben realizálódik. Tehát a méretbe allokált többletenergia növeli az élőlény rátermettségét.

- Hasonlóan **méret-előnyösnek** tekinthető az élőhely például, ha a predátorok a kisebb méretű prédákat fogyasztják. Így a zsákmányállatoknál a méret növelése csökkenti a predációs veszélyt. A parti tarisznyarakok (*Carcinus maenas*) csak bizonyos méret alatti ehető kékkagylókat képesek feltörni és elfogyasztani. A nagyobb méretű (vastagabb héjú) kagylók megmenekülnek a predátor elől (16/3. ábra).



5/23. kép. Nyári pajzsosrák (*Triops cancriformis*, Triopsidae)
Fotó: Máté Palaga, izeltlabuak.hu,
©: CC BY 4.0

• **Méret-semleges** lehet egy élőhely, ha a mortalitást nem lehet elkerülni a nagyobb méret kifejlesztésével. A kicsiket és a nagyokat egyaránt elpusztítja a hatás. A közönséges tócsarak (*Branchipus stagnalis*, 5/8. kép), vagy a nyári pajzsosrák (*Triops cancriformis*) egyaránt időszakos, sekély vizekben (pocsolyák, tócsák, kisebb tavak) él. Szárazabb periódus beköszöntével ezek könnyen kiszáradnak, és a bennük élő állatok elpusztulnak függetlenül attól, hogy mekkora a méretük. Itt a mortalitás egyformán érint minden méretkategóriát. Ilyen élőhelyen a méret növelése nem előnyös, hiszen ezzel nem lesz nagyobb az állat RRV-je. Viszont előnyös, például a növekedés gyorsaságát fokozni, mert akkor rövidebb idő alatt elérhetik az ivarérett kort, szaporodhatnak és tojásokat rakhatnak még azelőtt,

hogy beköszöntené a száraz periódus.

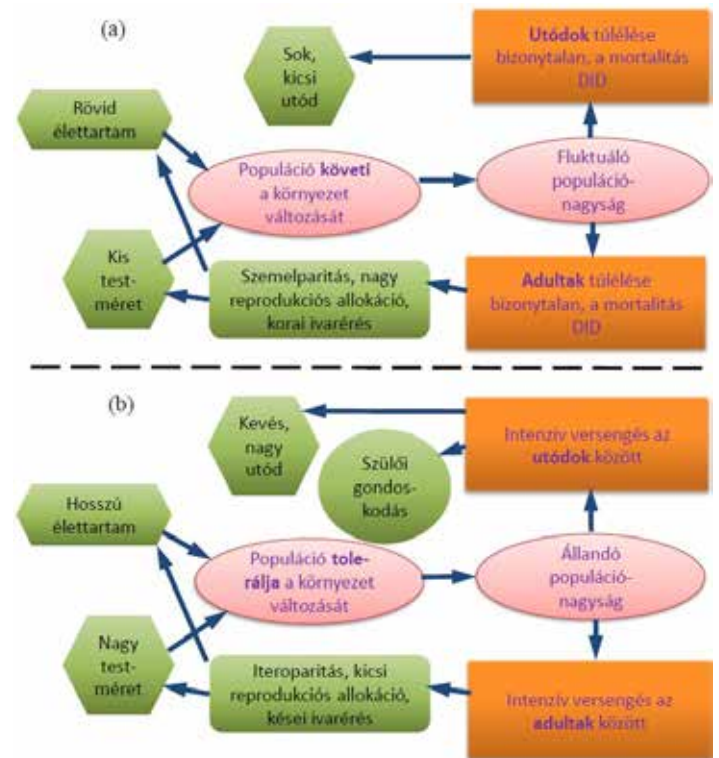
- Vannak olyan élőhelyek, ahol a körülmények nagyon kedvezőek az élőlény számára. Elég elérhető energia van a szaporodásra, a túlélésre, a védekezésre stb. Az élőlénynek nem kell kompromisszumot kötnie az egyes életmenet-komponensekbe juttatott energia tekintetében, vagyis ilyenkor **nincs ára a szaporodásnak**. Ilyen esetben sincs szerepe a nagyobb méretnek az RRV szempontjából. Az endoparazita férgek, például az ember bélcsatornájában élősködő horgasfejű galandféreg (*Taenia solium*) szinte fürdik a táplálékban, bőven jut ebből a szomatikus részek fejlesztésére és a szaporodásra is, tehát nem származik abból előnye, ha növeli a méretét. Ez az élőhely szintén **méret-semleges**. Hasonló a helyzet az első kolonizálóknál (pl. a primer szukcesszió során), ahol bőven van elérhető forrás, ezért ezek az élőlények nem a méretet növelik (hogy versenyképességük jobb legyen), hanem inkább a szaporodásba fektetnek, és sok utódot hoznak létre. Később ez az élőhely átalakul méret-előnyös élőhellyé, amikor már előtérbe kerülnek a forrásokért folytatott interakciók és számít a kompetíciós képesség.
- **Méret-hátrányos** lehet egy élőhely akkor, ha a nagyobb méretű egyedek jobban ki vannak téve a hátrányos hatásoknak. Trinidad patakjaiban élő guppik (*Poecilia reticulata*)

közül a bölcsőszájúhalak közé tartozó *Crenicichla alta* ragadozó hal a nagyobbakra vadászik. A ragadozó mentes patakokhoz képest itt a guppik (a hímek és a nőstények egyaránt) már fiatalabb korban és kisebb méretnél válnak ivaréretté. Így a kisebb méretű guppik RRV-je nagyobb lesz, mint a nagyobbra növő társaiké (Reznick 1982, Reznick és mtsai 1990).

5.5.2 *r*-*K* stratégiákra szelektáló élőhelyek

Az életmenet-stratégiák egyik legkorábban megjelenő és igen sok vitát kavarázó dichotomizálása az *r*-*K* életmenet-stratégiához (*r* a populációnövekedési ráta, *K* a környezet eltartóképessége) kapcsolódik, amit eredeti jelentése alapján inkább *r*-*K* stratégiára szelektáló élőhelyként kellene emlegetnünk. A terminológiát MacArthur és Wilson (1967) vezette be, Pianka (1970) munkájával vált népszerűvé, bár néhány aspektusa az elképzelésnek már Dobzhansky (1950) művében is megtalálható.

Az utóbbi harminc évben az *r*-*K* stratégia eredeti jelentése kiszélesedett, és annyira általánossá vált, hogy lassan minden típusú életmenet-stratégiára rá lehetett húzni a koncepciót. Éppen ezért Parry (1981) azt javasolta (5.TA13), hogy a számos



5/6. ábra. Az (a) *r*- és (b) *K*-szelektáló környezetben kialakuló stratégiák egyedi (okkersárga alakzatok), populációs (halványlila alakzatok) és életmenet (zöld alakzatok) attribútumai. A DID a denzitástól való függetlenséget jelöli [Horn (1978) nyomán módosítva].

jelentés közül használjuk az eredeti macarthuri megfogalmazást, ami az r -szelekciót úgy tekinti, hogy az alacsony populációdensitás mellett maximális szaporodásra szelektál, míg a K -szelekció a magas denzitású populációkban az egyedek jobb kompetíciós képességére szelektál. Jóval későbbi felfogás szerint a szétválasztásnál az alapvető kényszerkompromisszum az utódok száma és az ivaréris kora között van. Stearns (1976, 1977) kiszélesítette a definíciót és több életmenet-komponenst is figyelembevéve a következőkben foglalja össze a kétféle stratégia jellegzetességeit (5/6. ábra).

r stratégia: korai ivaréris, sok utód létrehozása, szemelparitás, az utódok nem részesülnek szülői gondoskodásban, a reprodukcióba fektetett energia jelentős.

K stratégia: késői ivaréris, kevés utód, iteroparitás, az utódok szülői gondoskodásban részesülnek, egy szaporodási eseménybe a felvett energia csak kis része allokálódik.

Az r - K tulajdonságok figyelembevételével jól leírható különbségeket találhatunk a nagyobb taxonómiai csoportok között. Például a növényeknél közismert, hogy a gyomok inkább r -szelektáló élőhelyen élnek, míg a fásszárú növényeket inkább K -szelektáló környezetben találjuk. Az állatoknál a rovarok (kis méret, sok utód, általában nincs szülői utódgondozás) inkább r -stratégistáknak, a gerincesek (nagyobb méret, kevesebb utód, szülői gondoskodás) inkább K -stratégistáknak tekinthetők. Eme „makroklasszifikációt” finomítva a rovaroknál is találunk inkább K -stratégistákat, például nagyfejű csajkó (*Lethrus apterus*) (Kosztolányi és mtsai (2015), vagy a temetőbogarak (*Nicrophorus* spp.), illetve inkább r -stratégistákat, például ilyenek a nünükék (*Meloe* spp.).

A gerinceseknél az osztályok között és az osztályokon belül, például rokon fajok között is, jelentős különbségek lehetnek. Általában a ragadozó madarak hosszú életűek és csak 4-5 éves korukra válnak ivaréretté. Ezután azonban szaporodási

alkalmanként csak kevés utódot nevelnek, és a gondozás sokszor több hónapig tartó folyamat (K -jellegzetesség). Az egyik gyakori erdei énekesmadarunk, a kék cinege, viszont csak kb. 3 évig él. A kirepülést követő évben már szaporodóképes és egyszerre 10-15 utódot is nevelhet (r -jellegzetesség). Arra is van példa, hogy az r - és K -tulajdonságok egy fajon belül is keveredhetnek, sőt ugyanaz a környezet a kifejelett egyedekre r -szelektáló, míg a fiatalokra K -szelektáló lehet (5.TA12).

5.5.3 Lassú vagy gyors életmenetre szelektáló élőhelyek

Első megközelítésben az r - K tipizáláshoz hasonlóan tűnik a lassú és a gyors életmenet elkülönítése (Stearns 1992). Valójában jelentős a különbség a két tipizálás között, mert lassú-gyors megközelítés nem foglalakozik a populációdinamikai változók hatásaival, azokra úgy tekint, mint az egyedi stratégiák következményeiként megjelenők. Kizárólag az életmenet-változókra koncentrálnak, azok közül is kiemel három változót, melyeket meghatározónak tart két stratégia elkülönítésében. Ezek alapján a **gyors életmenetre** jellemző, hogy korai az ivaréris, rövid az élettartam és nagy a reprodukciós allokáció (egyszer vagy néhány alkalommal szaporodnak és sok, kisméretű utódot hoznak létre). Ennek ellenkezője jellemzi a **lassú életmenetet**: késői az ivaréris, hosszú ideig élnek az egyedek és a szaporodásba kevesebb energiát fektetnek (többször hoznak létre kevés, de fejlett utódot, és gyakran van utódgondozás). A tipizálás éles határt húz a lassú és a gyors életmenet között és a három változó alapján megállapított jellegzetességek nem keverednek a típusok között.

5.TA1 DARWINI DÉMON

A darwini démon olyan hipotetikus élőlény, mely képes korlátlanul szaporodni és tetszőlegesen hosszú ideig élni, továbbá a többi életmenet-komponens tekintetében a maximumot elérni, függetlenül a környezeti feltételek alkalmasságától (az elnevezés darwini tagja a fenotípusos rátermettségbecslésre utal). Ez a lény nagy testmérettel születik, rendkívül gyorsan fejlődik és növekszik, nagyon korán válik ivaréretté, szaporodása során rengeteg és nagytermetű utódot hoz létre és gondozza is azokat (nagy reprodukciós allokáció), sokszor ismétli a szaporodást (iteroparitás) és sokáig él (hosszú élettartam). Vagyis darwini megközelítéssel ennek a lénynek a rátermettsége maximális lenne. Teljesen egyértelmű, hogy csak képzeletbeli, mitikus, démoni lények képesek ezekre a tulajdonságokra (innen ered az elnevezés), a valóságban nincsen ilyen élőlény. Ugyanaz az élőlény nem lehet egyszerre kicsi, hogy hatékonyan őrizze meg az energiát, és elég nagy, hogy nyerjen a fizikai küzdelmekben, nem lehet egyszerre feltűnő színezetű, hogy vonzza a nőstényeket és rejtő színezetű, hogy elkerülje a ragadozókat.

Bár a fenotípusos plaszticitás és a lokális adaptációk lehetővé teszik, hogy az élőlények adott környezetben a „maximális” rátermettség elérésének irányába szelektálódjanak, a környezet és a szelekciós erők folytonos változása, a készletek kimerülése, valamint a fizikai-kémiai törvények korlátozó mivolta nem teszik lehetővé a darwini démon létezését (lásd még „mindenben jó” hipotézist: 5.3.2, 5.TA19).

5.TA2 EGYEDI OPTIMALIZÁCIÓ

Az optimalizáció általánosságban azt jelenti, hogy a legkisebb ráfordítással szerezzük meg a legnagyobb nyerséget. Mindennapi életünkben is velünk van, ha nem is nevezzük nevén. A szupermarketben fizetéskor azt a pénztárat fogjuk választani, amelyiknél rövidebb a sor (szemfülesek a kosarakban lévő árumennyiség is figyelembe veszik a választásnál, nem csak a sorban állók számát). A választásunk egy optimalizációs gondolatmenet eredménye. Az **egyedi optimalizáció elmélete** szerint az állatok

képesek felmérni a külső ökológiai környezeti adottságokat (pl. a táplálékellátottságot, a predációs veszélyt), valamint saját fiziológiai állapotukat (pl. kondíciójukat, parazitáltsági állapotukat), és ezek figyelembevételével olyan utódprodukcóra vállalkoznak, amely nem csökkenti a túlélésüket (Perrins és Moss 1975). Például a rossz kondícióban lévő és rossz territóriumot foglaló madarak kisebb fészekaljakat raknak, mint a nagyobb testű, jobb táplálékellátottságú territóriummal rendelkező fajtársak. Utóbbiak nagyobb fészekaljat is fel tudnak nevelni úgy, hogy a szaporodási erőfeszítés nem befolyásolja a túlélésüket. Sőt, egyes esetekben az is elképzelhető, hogy bőven áll rendelkezésükre táplálék, aminek segítségével megfelelő zsírtartalékot képezve, a téli túlélés esélye és így a várható élettartam is növekedhet az előző csoportéhoz képest. Vagyis a jobb kondícióban lévő, jobb territóriumot foglaló egyedek túlélése (várható élettartama) annak ellenére lesz nagyobb, hogy több utódot nevelnek fel. Az egyedi optimalizáció működéséről megoszlanak a vélemények: ugyanarra a fajra vonatkozóan is ismerünk azt megerősítő (Gustafsson és Sutherland 1988) és megkérdőjelező (Török és mtsai 2004) kísérletes vizsgálatokat is.

A fentiek szerint a maximális rátermettség eléréséhez szükséges optimális allokáció különbözhet az egyedek között (lásd még 5.4)

5.TA3 A SZAPORODÁS ÁRA ÉS A SZAPORODÁSI BEFEKTETÉS

Néhány példán vizsgáljuk meg, hogy különböző élőhelyeken hogyan befolyásolja a szaporodásba allokált energia mennyisége és a szaporodással járó hátrányok közötti kapcsolat az élőlények életmenet-stratégiáját.

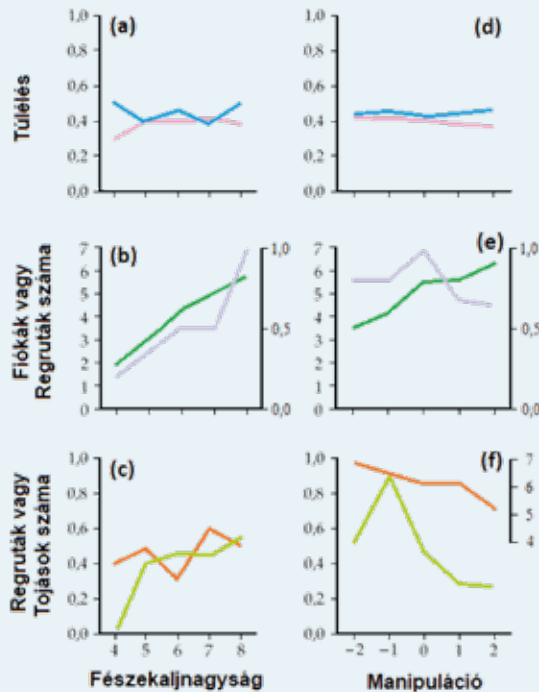
- Vannak olyan élőhelyek, ahol a **szaporodásnak** gyakorlatilag **nincsen ára**. Például a már említett galandférgeknekél a kedvező körülmények miatt olyan sok táplálék áll rendelkezésre, hogy a szaporodásra és a szomatikus szövetek fenntartására is jut bőven. Az ilyen élőhelyek általában **méret-semlegesek**, hiszen a nagyobb mérettel nem lehet növelni az RRV-t. Ebben az esetben az élőlények nagyon sok utódot produkálnak, vagyis nagy a reprodukciós allokáció és nagyon kicsi, szinte nulla a reprodukciós ár.
- Vannak olyan élőlények és élőhelyek, ahol a **reprodukciós ár igen nagy**, mivel veszélyes a reprodukció. Ebben az esetben a reprodukciós allokáció is igen magas. Például, az Atlanti-óceánban élő lazacok ivarérésükig a tengerekben élnek, ívni viszont az édesvizbe mennek (anadrom halak, 6.2.4). A folyók felső szakaszán található sekélyvízi ívőhelyek elérése nagyon energiaigényes és veszélyes „utazást” jelent. A populáció nagyobbik része elpusztul a vándorlás során. Ezt az utat nem „érdemes”, és nem is lehet évente megismételni. Ezek az állatok csak egyszer keresik fel az ívőhelyeket, és ha eléri azokat, akkor minden energiájukat az ikrák, illetve a spermiumok lerakására fordítják, majd elpusztulnak. Tehát itt nagy a reprodukciós allokáció és nagy a reprodukciós ár is. Az ilyen stratégiát **öngyilkos, egyszer-szaporodó stratégiának** nevezzük.

- Vannak esetek, amikor a **nagyobb reprodukciós allokáció** nemcsak az utódokkal mérhető előnyként jelentkezik, hanem hátrányos is lehet. Egyes nőstény hüllők és emlősök mozgása nehezkesebbé válik a tojások, vagy a fejlődő utódok miatt, ami jelentősen nehezítheti a predátorok előli menekülést. Például a gyíkoknál az „utánjáró” táplálkozási típusú egyedek (16.4.3) kevesebb energiátallokálnak egy-egy szaporodásba a fenti hátrány miatt. A „ül és vár” módon táplálkozóknál a predációs veszély sokkal kisebb, mert ezek nem mozognak annyit. Itt a reprodukciós allokáció jóval nagyobb, mint az előző csoportnál.

5.TA4 GOTLANDI LÉGYKAPÓK

A múlt század 80-as éveitől egyre elterjedtebben alkalmazzák a szaporodás árának megismeréséhez a kísérletes megközelítéseket (Lessels 1991). Korai és egyben klasszikus példája ennek a megközelítésnek Lars Gustafsson svédországi vizsgálatai. Gustafsson hosszú évek óta vizsgálja a Gotland szigeten élő örvös légykapókat (*Ficedula albicollis*). Egy több évig tartó kísérletsorozatban (Gustafsson és Sutherland 1988) az egyedi optimalizáció kikerülésére egy, illetve két fiókával megnövelte vagy lecsökkentette a fészekaljakat és nézte ennek hatását különböző fenotípusos életmenet-komponenseken (kirepült fiókák száma, kondíciója, túlélése, következő évi reprodukciója, valamint a szülők túlélése és következő évi reprodukciója). Kontrollként a nem manipulált 6 tojásos fészkek szerepeltek. A megnövelt „fekunditás” csökkentette a fiókák túlélését és a szülők, valamint az utódok jövőbeni reprodukcióját (5.TA4/1. ábra). Az eredmények egyértelműen alátámasztották a szaporodás árát ennél a fajnál. A vizsgálatból az is kiderült, hogy ha a nem manipulált, természetes fészkeknél vizsgálták a fekunditás hatását az életmenet-komponensekre, nem lehetett evidenciákat találni a reprodukció árára. Az utódszám-változtatás csak indirekt módon fejezi ki a reprodukciós erőfeszítést, ezért néhány vizsgálatnál a szülői erőfeszítéseket közvetlenebbül becsülő etetési számokat is meghatározták. Például a kék cinegék etetési aktivitása növekedett a fészekaljnagysággal, ugyanakkor a színcinegénél a fekunditástól független volt az etetési erőfeszítés (Török 2002). Az előbb említett örvös légykapónál végzett hasonló megfigyelések azt mutatták, hogy az etetési szám csak egy bizonyos értékig nő (kb. 8-900 etetés naponta) a fiókák számával, azután nem változik. Az ehhez szükséges energiánál többet valószínűleg nem tudnak fordítani a szülők a fiókák etetésére. A fiókák kirepülését követő vedlés, valamint az afrikai telelőterületekre történő sok ezer kilométeres vonulás szintén sok energiát igényel. Ha túl sok energiát fektetnének a szaporodásba, akkor nem lennének képesek befejezni a vonulás előtti vedlésüket, illetve a vonuláshoz szükséges zsírtartalékaikat sem tudnák felhalmozni.

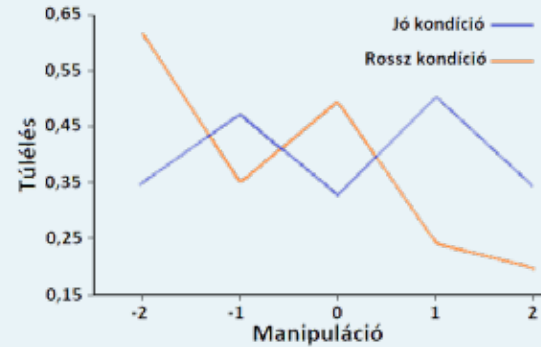
Visszatérve a gotlandi légykapókhoz, mivel Gustafssonék nem kaptak a túlélésben költségnövekedést egyik ivarnál sem, tovább elemezték az adatokat. A szülőmadarakat testtömegük alapján két csoportra osztották: rossz és jó kondíciójúakra



5.TA4/1. ábra. Lars Gustafsson örvös légykapókkal (*Ficedula albicollis*) végzett fészekalj-manipulációs kísérletei. A természetes (a), (b), (c) és a kísérletesen egy vagy két fiókával növelt vagy csökkentett (d), (e), (f) fészekaljknál (0 a kontrollként használt hat tojásos fészekaljakat jelöli) intra- és intergenerációs költségeket vizsgált hat rátermettségkomponens esetében. Az (a) és (d) rész-ábrákon a tojók (rózsaszín vonal) és a hímek (kék vonal) túlélése látható. A (b) és (e) részábrákon a kirepült fiókák száma (zöld vonal) és a visszatérő regruták száma (lila vonal és a jobb oldali függőleges tengelyen ábrázolva) szerepel. A (c) és (f) részábrákon a tojók (narancssárga vonal) valamint az adott évi tojó fiókák (sárgászöld vonal) következő évi szaporodási sikere látható. A szaporodási sikert a regruták számával becsülték, kivéve a manipulációban szereplő tojókat, melyeknél a lerakott tojások számát használták (jobb oldali függőleges tengelyen ábrázolva). A manipulált fészekaljak alapján a szaporodás költsége a regruták csökkent számában, illetve következő évi kisebb fészekaljokban jelentkezett [Gustafsson és Sutherland (1988) nyomán módosítva].

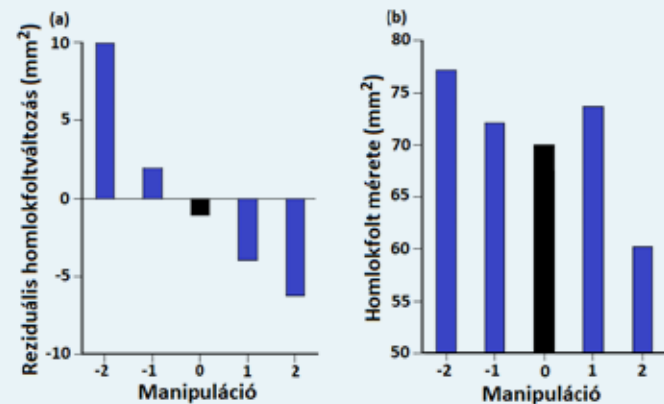
(Cichoń és mtsai 1998). Eredményeik szerint a rossz kondíciójú tojókat feltehetően megviselte a mesterségesen megnövelt fészekaljak felnevelése, mert a túlélésük (következő évi visszatérésük) rosszabb volt, mint a kontroll csoporté, melytől a jó kondícióban lévő tojók visszatérési rátája nem különbözött (5.TA4/2. ábra). Ugyanakkor a hímek kondíciója nem mutatott kapcsolatot az éves túlélési valószínűséggel.

Ennél a fajnál ismert, hogy a svédországi hím légykapók fehér homlokfoltja olyan másodlagos ivari jelleg, amely megbízhatóan jelzi viselőjének kondícióját, bár létrehozásának költségei alacsonyok lehetnek, de a fenntartási költségeket jelentősnek tartják. A nagyobb homlokfoltú hímek előbb érkeznek a költőterületekre, a költőödükért folytatott versenyben sikeresebbek és nagyobb valószínűséggel válnak poliginné. A homlokfoltnak feltehetően szerepe van a tojók párválasztásában és a párkapcsolaton kívüli párzások gyakoriságában is. Sőt, Ellegren és mtsai (1996) azt is kimutatták, hogy a tojók párjuk homlokfolt nagyságának függvényében képesek szabályozni a fészekalj ivararányát:



5.TA4/2. ábra. A csökkentett (-1, -2), a kontroll (0) és a növelt (1, 2) fiókaszámu fészekaljakat nevelő örvös légykapó tojók következő évi túlélési valószínűsége (jó kondíciójúakat a kék, a rossz kondíciójúakat a narancssárga vonal jelöli) [Cichoń és mtsai (1998) nyomán módosítva].

nagyobb homlokfoltú hímekkel párba állva több hím utód lesz a fészekaljukban. Gustafssonék célzott vizsgálatokkal bizonyították, hogy azok a hímek, melyek növelt fészekaljakat neveltek, vedlésüket követően, a következő évben kisebb homlokfolttal rendelkeztek, míg a csökkentett fészekaljakat nevelő hímek homlokfoltja nagyobb lett a következő évben (5.TA4/3. ábra). Generációk közötti költség is megjelent: a két fiókával növelt fészkek fiókái közül a következő évben visszatért hímek homlokfoltja kisebb lett, mint a kontroll fészkekből visszatérő hímeké. Mindkét tény azt támasztja alá, hogy a hímeknél a szaporodás ára nem egy klasszikus életmenet-komponensnél (pl. a túlélésben) jelentkezik, hanem a szaporodás olyan komponensében, amely az ivari szelektációs folyamaton keresztül befolyásolja a hímek rátermettségét.



5.TA4/3. ábra. A szaporodási költség megjelenése az örvös légykapó hímek homlokfoltjánál. (a) Növelt fészekaljakat nevelő hímek következő évben mért homlokfoltmérete (pontosabban annak reziduális értéke, amikor is a csökkenés mértékénél figyelembe veszik a homlokfolt eredeti nagyságát) kisebb volt, mint a kontroll hímeké, a csökkentett fészekaljakat nevelő hímeké viszont nagyobb lett. (b) Ez a költség intergenerációs is megjelenik. A két fiókával megnövelt fészekaljból kirepült hímek következő évi homlokfoltja szignifikánsan kisebb lett, mint a kontroll fészkekből kirepült hímeké. Az oszlopok az átlagokat mutatják, a szórásokat és az adatszámokat nem tüntettük fel [Gustafsson és mtsai (1995) nyomán módosítva].

5.TA5 AZ UTÓDOK SZÁMA ÉS MINŐSÉGE

Azoknál az állatoknál, ahol nincs szülői gondoskodás, ott a nőtények által lerakott tojások (külső megtermékenyítésnél: peték) mérete és száma közötti allokációra szűkül a címben szereplő probléma. Szülői gondoskodás esetén, ha nő az utódok száma, az egy főre eső gondoskodás mennyisége csökken. Lessels (1991) több mint 50 kísérletes munkát elemezve kimutatta, hogy a madaraknál a nagyobb utódszám negatívan korrelált az utódok kirepülési tömegével, kirepülési sikerével és jövőbeni fekunditásával (nőtényeknél). Vannak esetek, amikor a kevés, nagy méretű, jó kompetíciós képességű utód létrehozása indokolt (5.5, utódméret előnyös élőhelyek), míg más esetekben sok, kis méretű utód produkciója jelent nagyobb rátermettséget. Ez utóbbira példa a kék nünüke. A nőtény nünüke több ezer tojást is rakhat a földbe és az ezekből kikelő 1-2 mm-es háromkarmú (*triungulinus*) lárvák felmásznak a legközelebbi növényre. Amennyiben annak a növénynek van virága és méhek is látogatják, akkor azok szőrzetébe kapaszkodva bevite-lik magukat a méhkaptárba. A kaptárban a méhek ugyanúgy gondozzák, etetik őket, mint saját lárváikat. Ha egyszer a nünükelárva bekerül a kaptárba, nagy valószínűséggel eléri az ivarérett imágó állapotot. Viszont annak valószínűsége, hogy találkozik egy méhvel igen kicsi és ez nem függ a lárvá méretétől. Ilyen esetben a nagyon sok, kisméretű utód létrehozása az előnyös stratégia, mert így legalább néhány lárvá elérheti az imágó kort (5.TA14 és 5.TA16).

5.TA6 OPTIMÁLIS UTÓDSZÁM A MADARAKNÁL ÉS A ROVAROKNÁL

Az élőlények fekunditása, mint láttuk, egyrészt függ a reprodukciós erőfeszítéstől, másrészt attól, hogy a reprodukcióra fordított energiát hogyan osztják el az utódok között. Ebben a részben azt nézzük meg, hogy a jelenlegi és a jövőbeni R/\bar{V} között, valamint az utódok száma és rátermettsége között feltételezett negatív kapcsolat hogyan alakítja ki az **optimális utódszámot**.

Az oxfordi David Lack (1947b) vetett fel először egy funkcionális hipotézist az **optimális fészekalj** evolúciójára. Elképzelése szerint az optimális fészekalj méreténél lesz legnagyobb a rátermettség, melyet egy fenotípusos változóval, a túlélő fiókák számával becsült. Adott mennyiségű energia esetén a fészekalj növekedésével az egy fiókára eső táplálék mennyisége kisebb lesz, így az optimálisnál nagyobb fészekaljokban a fiókák

túlélése rosszabb lesz. Az optimálisnál kisebb fészekaljokban ugyan minden fióka túlél, de mivel kevesebben vannak, az eltérés ebben az irányban is csökkent rátermettséget eredményez az optimálishoz képest.

Lack szerint az optimális fészekaljat az utódok száma és rátermettsége közötti negatív kapcsolat alakítja ki. (Egy alternatív

hipotézis szerint az egy utódra eső optimális ráfordítás, amely független a fészekalj mérettől, alakítja ki az optimális utódszámot.) Lack hipotézisét főleg rovaroknál és madaraknál tesztelték. Mindkét csoportnál a vizsgálatok azt mutatják, hogy az **átlagos fészekalj nagyság kisebb, mint a legproduktívabb fészekalj**.

Legalább négy hipotézis alapján magyarázható ez az eltérés:

- 1) Az utódok rátermettségének **becslése nem pontos**. Lack hipotézise a három hónapos vagy az egy éves korig túlélő utódok száma alapján becsüli a legproduktívabb fészekaljat és nem veszi figyelembe, hogy a fészekalj nagyság befolyásolja a későbbi, hosszabb távú túlélést és a jövőbeni reprodukciót is. Ha figyelembe vesszük ezeket a hatásokat is, akkor kisebb fészekalj lesz az optimális, mint amit Lack becslése alapján kapnánk. Mind a rovaroknál, mind a madaraknál számos evidenciát találtak erre a hipotézisre vonatkozóan (Lessels 1991).
- 2) Az élettartam alatti maximális rátermettség eltér az egy fészekalj által maximalizált rátermettségtől. A már említett (5.4, 5.TA3) **reprodukciós ár** következményeként csökken az optimális fészekalj nagyság. Például Nur (1988) vizsgálatai szerint a kék cinegénél a nagyobb fészekaljak nevelésének következményeként a szülői túlélés 4%-os csökkenése az optimális fészekalj nagyságot 11 tojásról 9 tojásra csökkentheti.
- 3) A rovaroknál előfordulhat, hogy nem csak egy nőtény rakja le tojásait ugyanabba a táplálékkészlet feltételei között. Wilson (1988) a szójzsiszikkal (*Callosobruchus maculatus*) végzett kiterjedt vizsgálatai azt mutatták, hogy az **együttes tojásrakás** csökkentheti az optimális utódszámot.
- 4) A fészekalj nagyság vagy a rátermettség **sztochasztikus varianciája**. Az előző három hipotézisnél feltételezik, hogy a nőtények által produkált fészekalj tökéletes kontroll alatt áll, vagyis nincsen variancia egy-egy fenotípuson belül.

A sztochasztikusan változó ökológiai környezet azonban megváltoztathatja az optimális fészekalj nagyságot. Erre példa a „bet hedging” stratégia (5.TA14).



5/25. kép. Szójzsiszikk (*Callosobruchus maculatus*, Chrysomelidae)
© limbatus

5.TA7 ÖSSZEGZETT RÁTERMETTSÉG: ÖNZŐ ÉS ÖNZETLEN VISELKEDÉS

Az **összegzett rátermettség** (inclusive fitness) elmélette formálása Hamilton (1963, 1964) nevéhez kapcsolható, bár a kifejezés már JBS Haldane evolúciós alapvetésében (Haldane 1932) megjelenik. Az altruista viselkedés evolúciójával kapcsolatban Hamilton kétféle rátermettséget különböztet meg (5.3 és 5.TA8):


- 1) a **közvetlen rátermettséget** (direct fitness), ami az egyed által létrehozott utódok számát jelenti függetlenül



5/24. kép. David Lack (1910-1973)
© Dartington Trust

attól, hogy ki nevelte, ki védelmezte, vagy egyéb módon segítette az utódokat, és a

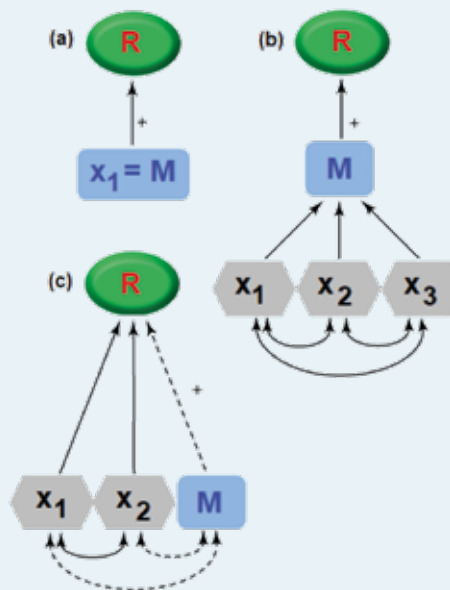
- ii) **közvetett rátermettséget** (indirect fitness), ami a **genetikailag rokon egyedek által produkált utódok száma megszorozva az azokkal való rokonság fokával**.

1964-ben a közvetett rátermettség elméletének felhasználásával John Maynard-Smith (1964) megalkotta a **rokonszelekció** (kin selection) kifejezést. Az önzetlen, altruisztikus (általában a kooperatív) szociális viselkedés előnyeit és hátrányait könnyebben lehetett értelmezni és magyarázni a közvetett rátermettség figyelembevételével. Ugyanakkor már Hamilton is jelezte, hogy az összegzett rátermettség koncepciója sokkal általánosabb, mint a rokonszelekciós rátermettség-megközelítés. Fontos tisztázni tehát, hogy a rokonszelekció csak a rokon egyedek rátermettségére koncentrál, az összegzett rátermettség viszont a saját és a rokon egyedek (melyek a leszármazási kapcsolatok miatt bizonyos allélok esetében ugyanazokkal az kópiákkal rendelkeznek) sikerességét együtt nézi. Az összegzett rátermettség **tehát az egyed közvetlen és közvetett rátermettségének az összege**. Hamilton azt is világossá tette, hogy az összegzett rátermettségénél a szelekció az egyedekre hat és nem csoportszelekciós folyamatról van szó (a  csoportszelekció részletes kifejtése Wynne-Edwards (1962) munkájában található). Az összegzett rátermettség hipotézisnek sikerült feloldania a konfliktust, ami az önző egyedek viselkedése (csak a saját génekre koncentráló szaporodás) és az önzetlen viselkedés fennmaradása között feszült. A rokonok és/vagy együtt élő egyedek közös, euszociális génjei úgy befolyásolják a kooperatív viselkedést, hogy azzal előmozdítsák ezen gének fennmaradását és elterjedését. Az önző gének direkt módon teszik ugyanezt.

Több kutató szerint is, bár az euszocialitást (melynek kritériumai: átfedő generációk, munkamegosztás az egyedek között, kasztok kialakulása, kooperáció az utódgondozásban) fenntartó mechanizmusok magyarázatára alkalmas lehet a rokonszelekció és az összegzett rátermettség elmélete, a viselkedés evolúciós eredetére ezek nem adnak magyarázatot.

5.TA8 EGYEDI MINŐSÉG ÉS RÁTERMETTSÉG

Minden populációban megfigyelhető az egyedek változatossága. Ez a genetikai és fenotípusos sokféleség teszi lehetővé az evolúciós változásokat és egyben a variációból adódóan azt eredményezi, hogy a lokális adaptáció mértéke is eltérő az egyedek között. A szakirodalomban elterjedt, hogy az egyedek közötti variációt az egyedek közötti minőségbeli különbözőségnek tekintik. Az ökológiai, etológiai, viselkedésökológiai és evolúciós ökológiai vizsgálatokban gyakran használják az „egyedi minőség” kifejezést, de legtöbbször kísérletet sem tesznek a definiálására. Gyakran a minőséget egy vagy több (az adott vizsgálatba bevont) rátermettségtulajdonsággal azonosítják, így teremtve kapcsolatot a minőség és a rátermettség



5.TA8/1. ábra Az egyedi minőség gyakran használt értelmezései az ökológiai vizsgálatokban. a) A minőség (M) azonosítható egyetlen tulajdonsággal (x_1), ami pozitív kapcsolatban van a rátermettséggel (R). b) A minőség egy skaláris érték, amit több tulajdonság alakít ki. A minőség pozitívan korrelál a rátermettséggel. c) A minőség egy (vagy több) még nem ismert tulajdonság, ami pozitívan befolyásolja a rátermettséget. (A szaggatott nyilak a feltételezett, a folytonosak a mérhető kapcsolatot jelölik.) [Wilson és Nussey (2009) nyomán módosítva].

között. Mások a minőség mögött egy (vagy több) nem ismert tulajdonságot sejtnek, és feltételezik, hogy ez a valójában nem definiálható minőség pozitívan és okozatilag kapcsolható a rátermettséghez (5.TA8/1. ábra).

Cam és Monnat (2000) valamint Moyes és mtsai (2009) az egyedi tulajdonságokat (életmenet-komponenseket) dinamikájuk alapján két, egymást nem kizáró, csoportra osztják: állandó (statikus) és **változó** (dinamikus) **tulajdonságok**. A **statikus tulajdonság** (kvantifikálható) értéke az egyed élete során, de legalább annak kifejlett korában nem változik, ezért az egyed jól jellemezhető az ilyen tulajdonsággal. Ilyenek például azok az erős genetikai kontroll alatt lévő tulajdonságok, amelyek a fertilitást megszabják. A statikus tulajdonságokat az egyed élete során csak egyszer kell megmérni. Ugyanakkor vannak olyan statikus fenotípusos változók, melyek értékét a környezeti változók befolyásolhatják, például a születési tömeget, az élettartamot vagy az élettartam alatti szaporodási sikert. A hím szarvasbogarok mandibulájának hossza egy statikus bélyeg. Ugyan a lárvakori táplálékellátottság befolyásolja a nagyságát, de a kifejlett állatoknál már nem változik a mérete. A **dinamikus tulajdonság** értéke változhat az élettartam alatt, ezért ezeket a változókat több alkalommal meg kell mérni az egyed élete során. Ilyenek például a kondíciófüggő tulajdonságok, például a tollazat vagy a csupasz bőrfelületek színezete (reflektancia spektrumból becsülhető az intenzitás, a színtelítettség stb.) vagy a gímszarvas bikák évente újránövesztett agancsának tömege.

A tulajdonságok statikus–dinamikus jellege eltérő hangsúlyt kap az egyes tudományterületeken tovább növelve az egyedi minőség meghatározásának változatosságát. A viselkedésokológiában például intenzíven kutatott terület a párválasztás, melynek során a nőtények potenciális párjuk minőségét feltehetően a másodlagos ivari jellegek alapján becsülik meg. Ennek hátterében az a feltételezés áll, hogy a kondíciófüggő másodlagos ivari jellegek (dinamikus fenotípusos tulajdonságok) **őszinte jelzésként** képesek megmutatni a hím egyed minőségét. Kimondatlanul is itt a minőség a rátermettséget jelentheti annak ellenére, hogy az ivari jelzések utalhatnak a partner genetikai „jóságára” („jó gén” **hipotézisek**) vagy ún. közvetlen előnyökre (pl. a „jó hím” territórium gazdag a táplálékban), de mindkettő az utódok rátermettségét növelve mutatja a hím partner rátermettségét. Az életmenet-vizsgálatok többségében a minőség az egyedek között konzisztensen megjelenő, életük végéig fennmaradó különbségre utal. Ez jelenik meg a szaporodás árával kapcsolatban említett **egyedi optimalizációnál** (5.TA2). A „jó minőségű” egyed úgyallokálja az energiát a szaporodásába, hogy nem csökken a túlélése vagy a jövőbeni szaporodási értéke.

Egyes kutatók az általánosan használt „minőség” keretein belül elkülönítik a genetikai minőséget. Hunt és mtsai (2004) részletesen foglalkoztak ezzel a kérdéssel. Szerintük az **egyed genetikai minőségét egy adott életmenet-tulajdonság kialakításában szerepet játszó gének összegzett (additív) hatásával mérhetjük**, amit az utódok átlagos tulajdonságértékével (breeding value, tenyésztérték) becsülhetünk a legjobban. Elméletileg az utódszámot végtelen számú generáción keresztül kellene mérni, többek között azért is, mert a hím és nőtény utódok rátermettsége különbözhet az eltérő szexuális szelekciós hatások és a genetikai korrelációk varianciája miatt. Végtelen számú generáció nyomon követése kivitelezhetetlen, de az ivarokra ható eltérő hatások miatt legalább az unokák számát kellene ismerni. A genetikai minőség becslése ismert fenotípusos tulajdonságok alapján nehezen kivitelezhető. Az egyed egyetlen vizsgált fenotípusos tulajdonsága (pl. a hím zebra-pintyek csüdjének vörös színezete, mely szerepet játszik a tojók párválasztásában) nem feltétlenül korrelál az egyed általános genetikai minőségével, tehát több (sok) tulajdonságot kellene figyelembe venni, ha van is korreláció a tulajdonság és genetikai minőség között, az kontextusfüggő, vagyis nem minden környezetben jelentkezik. A genetikai minőség függ a genotípus \times környezet interakciótól, valamint a készletek megszerzésének és az életmenet-komponensek közötti elosztásának mikéntjétől is. És végül a természetes populációkban egy adott tulajdonságra ható gének összesített (additív) hatásának, valamint a teljes rátermettség meghatározása, szinte kivitelezhetetlen feladat.

A legtöbb kutató szerint, mint már említettük, a minőség az egyedek között változik és pozitívan korrelál a rátermettséggel, e két közös pont ellenére magának a minőségnek a definiálása is nagy változatosságot mutat. Wilson és Nussey (2010) a minőség operatívabb (de nem kizárólagosan alkalmazandó) megközelítéséhez javasolja az ökológusok többsége által használt

fenotípusos és az evolúcióbiológusok által preferált kvantitatív genetikai szemlélet integrálását. Alapvető a többváltozós (több tulajdonságot figyelembe vevő) megközelítés! Egyetlen rátermettséggel kapcsolatos tulajdonság mérése nem ad összehasonlítási lehetőséget a minőség becsléséhez. Továbbá fontos, hogy a fenotípusos életmenet-változók között kell, hogy legyen legalább egy olyan változó, amelyikről ismert, hogy „jól becsüli” a rátermettséget (pl. élettartam alatti szaporodási siker).

Javasolt módszerük a **többváltozós regresszióanalízis**, melyben a függő változó a rátermettség (pontosabban az a változó, amelyik feltehetően jól becsüli a rátermettséget), a magyarázó változók pedig a rátermettséghez potenciálisan kapcsolható többi tulajdonság. A **minőséget a rátermettség varianciáját legjobban magyarázó fenotípusos variancia tengely jelöli**, ami a tulajdonságok és a rátermettség közötti regresszió parciális regressziós koefficienseiből (β) határozható meg. Egy konkrét egyed minősége, a fenotípusos értékei alapján a β -ból becsülhető rátermettségével lesz egyenlő. Wilson és Nussey (2010) szerint a β -val kifejezett minőség standardizált jelentést, egységes interpretációt és összehasonlíthatóságot ad az eddig „százféleképpen” értelmezett egyedi minőség esetében. Ha azonban az analízisben nincs olyan változó, ami jól becsüli a rátermettséget, akkor a regressziós modell nem ad megbízható eredményt. Ez visszavezet minket oda, hogy a minőséget (egyed tulajdonságok rátermettségát) akkor tudjuk jól becsülni, ha a rátermettséget is jól tudjuk becsülni. Ha feltételezzük, hogy van olyan változó, amit nem tudunk mérni, de a minőség szempontjából fontos lehet, akkor nem lehet az egyedi minőséget ezzel a módszerrel sem becsülni.

5.TA9 ÉLŐHELYEK TÍPIZÁLÁSA FIZIKAI-KÉMIAI TÉNYEZŐK ALAPJÁN

Elton és Miller (1954) nagyon általános szempontokra épülő osztályozást alkalmaz hat fő kategóriával és azokon belül sok alkategóriával. Fő kategóriáik a következők:

- 1) szárazföldi rendszerek, például nagyobb formációk vagy vertikális szintek alapján, magas lombkoronaszintű bükkös,
- 2) vízi rendszerek, például források,
- 3) vízi-szárazföldi átmeneti rendszerek, például iszappadka,
- 4) földfelszín alatti rendszerek, például barlang,
- 5) házasított rendszerek, például kukoricatábla,
- 6) általános rendszerek, például tetem, ürülék.

Southwood (1977) olyan **térben és időben bekövetkező változások** alapján különít el élőhelytípusokat, melyek az élőlények életmenete szempontjából meghatározók lehetnek. Az **időbeni** változások szerint az alábbi élőhelytípusokat különbözteti meg:

- 1) időben állandó (konstans),
- 2) az időbeni változás prediktálható (szezonális),
- 3) az időbeni változás nem prediktálható és

- 4) efemer (prediktálhatóan rövid idejű kedvező periódust egy hosszabb, nem prediktálható időtartamú kedvezőtlen periódus követ).

A **térvariáció** alapján az élőhelyek lehetnek:

- 1) folytonosak (a kedvező térrész nagy kiterjedésű),
- 2) foltosak (a kedvező térrészek foltokban helyezkednek el és a foltok egymáshoz közel vannak), valamint
- 3) izoláltak (a kedvező foltok távol vannak egymástól).

A kétféle tipizálás kombináltn is előfordulhat. Az élőlények szempontjából legkedvezőtlenebb típus a foltos efemer, valamint az izolált efemer élőhely. Mindkét esetben a nagy terület következtében az új folt megtalálásának valószínűsége kicsi.

5.TA10 AZ IVARÉRÉS IDŐZÍTÉSE ÉS A SZAPORODÁSI ESEMÉNYEK SZÁMA A MÉRETFÜGGŐ ÉLŐHELYEKEN

Kapcsoljuk össze az élőhelyet néhány életmenet-jellemzővel és **elméleti példák**on keresztül (Begon és mtsai 1990) nézzük meg, hogy milyen élőhelyen jelenthet előnyt a korai vagy késői ivarérés, illetve az egyszer *versus* többször szaporodás. Képzeljünk el egy méret-előnyös és egy méret-semleges élőhelyet, és vizsgáljuk meg, hogy az egyszer (szemelpár) vagy többször (iteropár) szaporodó, illetve korán vagy későn szaporodó fenotípusok vannak-e előnyben.

A méret-semleges, szezonális élőhelyen először hasonlítsuk össze a **korai egyszer** és a **korai többször** szaporodó típusokat. Mindkét esetben a szaporodási időszakon kívüli, kedvezőtlen periódus (a mérsékelt övön, pl. a téli időszak) túlélése legyen 100 százalékos. Az egyszer szaporodó forma létrehoz három utódot és elpusztul. Az utódok túlélnek a téli periódust és a következő évben létrehozhatnak 3-3 utódot és azután elpusztulnak. A többször szaporodó forma, kevesebb utódot, egyet hoz létre egy periódusban, viszont nem pusztul el, hanem túlél és a következő szaporodási periódusban is szaporodik. A második év végére (F2 nemzedékben) az egyszer szaporodókat kilenc egyed képviseli, a többször szaporodókat viszont csak négy egyed. A fiktív példából látható, hogy a többször szaporodó azzal, hogy egyszerre csak kevés utódot produkál hátrányba kerül az egyszer szaporodóval szemben a méret-semleges élőhelyen.

A **késői egyszer, valamint többször** szaporodó típusok esetében hasonló a helyzet: az egyszer szaporodó előnyben van a többször szaporodóval szemben. A késői ivarérés miatt itt a második év végére az egyszer szaporodóknál három, a többször szaporodóknál két egyed lesz. Összességében a méret-semleges élőhelyen a négyféle stratégia közül a legnagyobb előnyt a korai egyszer szaporodó élvezi, míg a legnagyobb hátránnyal a késői többször szaporodó rendelkezik.

Hasonló összevetéseket tehetünk egy szezonális, **méret-előnyös** élőhelyen. A késői szaporodás előnye abban nyilvánul meg, hogy a szomatikus testrészekbe allokált nagyobb

energiamennyiség a következő évben több utód létrehozását teszi lehetővé (nagyobb fekunditás). A nagyobb méretű többször szaporodó típus rátermettsége nagyobb lesz, mint az egyszer szaporodóé. Nagyon kedvezőtlen körülményeket feltételezve, a kisméretű egyedek túlélése alacsony, a testméret növelésével (többször szaporodó típusnál) jelentősen megnövelhető a túlélés valószínűsége, így a nagyméretű egyedek RRV -je nagyobb lesz a méret-előnyös élőhelyen.

5.TA11 AZ r - K STRATÉGIÁK GYÖKERE

MacLeod (1894) több mint száz évvel ezelőtt már az r - K stratégiákhoz hasonló fogalmakról értekezett, bár nem nevezte őket sem stratégiának, sem r - K -nak, és csak a növényekre vonatkozott az eszmefuttatása. A szabadversenyes kapitalizmus ezen korszakában indult meg a munkásosztály szerveződése, sorra alakultak a szociáldemokrata pártok, és Engels elkezdte szervezni a II. Internacionálét, emiatt nem lepődhetünk meg az elnevezéseken, amelyeket MacLeod alkalmazott a növények csoportosításánál: kapitalistákra és proletároknak osztotta fel őket. Szerinte a kapitalista növényekre jellemző, hogy évelők, a felhalmozásban résztvevő szerveik jelentős méretűek (gyökér, törzs), nagyra nőnek, rovar beporzású virágaik vannak, melyek illatosak és nektárban bővelkednek, az önbeporzás ritka náluk, hosszú ideig élnek, és árnyékolással korlátoznak más fajokat. A proletár növények élettartamukat a minimálisra redukálják, tartalékokat nem képeznek, mindent a magokba investálnak (sok, kisméretű magot produkálnak), virágaik kicsik, nem feltűnőek, ritka a rovarbeporzás, viszont gyakori az önbeporzás. Ezt a felosztást nyugodtan tekinthetjük a MacArthur-Wilson-féle r - K szelekciós elmélet előfutárának.

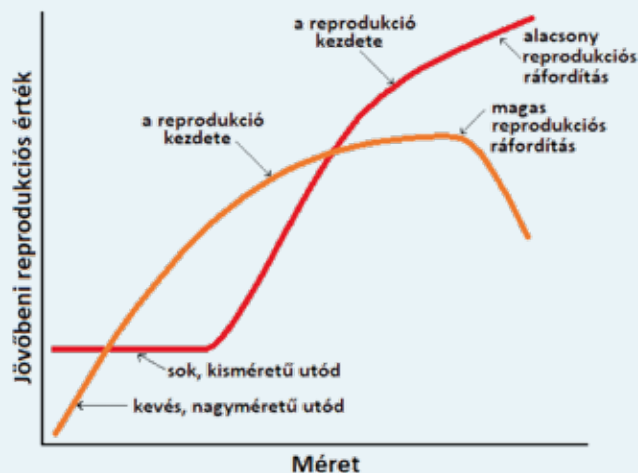
5.TA12 AZ r - K TULAJDONSÁGOK KEVEREDÉSE TENGERPARTI CSIGÁKNÁL

A tengerparti árapályzónák élőlényközösségeinek jellegzetes tagjai a *Littorina* genusba tartozó kistermetű csigafajok, melyek a sziklákon megtelepedő algákkal táplálkoznak. Wales tengerpartjain végzett vizsgálatok szerint a vaskos particsigának (*L. saxatilis*, melyet a későbbiekben két fajra választottak szét a *L. rudis*-ra és a *L. nigrolineata*-ra) két, előfordulási helyét tekintve jól elkülönülő populációja azonosítható (Hart és Begon 1982, Naylor és Begon 1982). Az egyik populáció egyedei a meredek sziklafalak viszonylag szűk repedéseiben élnek, míg a másik populáció előfordulási helye az enyhén lejtős parti sáv közepes és nagyobb sziklatömbjeinek felülete. Mindkét faj esetében az eltérő élőhelyen élő populációk életmenet-stratégiája jelentősen eltér (5.TA12/1. táblázat). (A két faj azonos élőhelyen élő populációi között életmenetük tekintetében nincs különbség!) Az alábbiakban vizsgáljuk meg, hogy a két élőhelyen az egyedek mérete milyen hatással van az RRV -jükre (5.TA12/1. ábra).

5.TA12/1. táblázat. Wales tengerpartjain a *Littorina* genusba tartozó két csigafaj sziklahasadékban és parti köveken élő populációira jellemző életmenet-komponensek. A zárójelben levő r , illetve K a tulajdonság r , illetve K -stratégista jellegre utal [Begon és mtsai (1990) nyomán módosítva].

Komponensek	Sziklahasadékban élők	Köveken élők
Héjvastagság	Vékony	Vastag
Testméret	Kicsi (r)	Nagy (K)
Ivarérés	Korai (r)	Kései (K)
Reprodukciós allokáció	Nagy (r)	Kicsi (K)
Utódok száma és mérete	Kevés, nagy (K)	Sok, kicsi (r)

A **repedésekben élő** populációnál figyelembe kell vennünk, hogy a repedések száma limitált. Amikor mesterséges hasadékokat helyeztek el a sziklafalakon, akkor a populációnagyság jelentősen megnőtt. A hasadékok mérete a megtelepedő egyedek méretét is megszabja: ha szélesebb mesterséges hasadékok is elérhetőek voltak, akkor a megtelepedő egyedek átlagmérete is nőtt. A repedésekben megtelepedő lárvák védettek a hullámveréssel szemben, és kevésbé vannak kitéve a ragadozóknak (főleg madarak táplálkoznak ezekkel a csigákkal). A fentiek miatt az üres élőhelyek meghódításáért a letelepedő lárvák versengenek, és azok, amelyek nagyobb méretűek, jobb versengőképességük révén nagyobb eséllyel foglalhatják el az üres hasadékokat. Ezen az élőhelyen érdemes kevesebb, de nagyobb méretű utódot létrehozni, vagyis az utódok mérete növeli az RRV -t. Mivel azonban a repedések mérete megszabja, hogy mekkora egyedek élhetnek bennük, egy idő után a méretbe fektetett energia nemhogy növelné az RRV -t, inkább csökkenteni fogja. A nagyon nagy egyedek kiszorulnak a repedésekből, így a túlélési esélyük csökken, éppen a megnövekedő predációs veszély és a



5.TA12/1. ábra. A testméret és a jövőbeni reprodukciós érték (RRV) kapcsolata a *Littorina* genusba tartozó két csigafaj sziklahasadékban (narancssárga vonal) és parti köveken (piros vonal) élő populációiban. Magyarázat a szövegben [Begon és mtsai (1990) nyomán módosítva].

hullámverés okozta pusztulás miatt. Tehát az egyedek nem „várják” meg, hogy nagyobb méretűek legyenek, hanem a lehető legkorábban elkezdik a szaporodást (korai ivarérés és szaporodás). Mivel nem kell sok energiát a szomatikus testrészek növelésébe fektetni, ezek az élőlények a felvett energia nagy részét a szaporodásra fordítják, vagyis náluk nagy a reprodukciós allokáció.

A **köveken élő** egyedeknél a mortalitást egyrészt az áramlás által okozott kőgörgetés (a kövek egymáshoz ütődnek, illetve az egyedeket a felforduló kövek az aljzathoz préselik) mint denzitástól független és kivédhetetlen

hatás, valamint szintén a madarak általi predáció (ami denzitásfüggő) okozza. Az itt élő egyedek sok, kisméretű utódot hoznak létre, hiszen a nagyobb méretű lárvákat ugyanúgy elpusztítják a fenti hatások, mint a kicsiket. Tehát itt az utódok mérete nem befolyásolja az RRV -t. A köveken letelepedett és túlélő lárváknál már érdemes a méretet növelni. A méret jelen esetben elsősorban a héjvastagság növelését jelenti, amely a már megtelepedett lárvák túlélése szempontjából egyre nagyobb jelentőséget kap. Vastagabb, erősebb héj megfelelően nagy méretnél már megvédi az egyedeket a görgetett kövek összeütődése okozta pusztulástól. A felvett energia héjba történő nagyobb allokációjának egyik következménye, hogy késni fog az ivarérés, vagyis a szaporodás később indul meg. A másik következmény, hogy a héjba allokált nagy mennyiségű energia miatt a reprodukcióra fordítható energiamennyiség jóval kisebb lehet, vagyis a reprodukciós allokáció kicsi ebben a populációban. Kezdetben ez az élőhely méret-semleges, később azonban méret-előnyössé válik és az RRV növekedni fog a mérettel.

A fentiekből látható, hogy egy fajon belül, az élőhelytől függően, különböző életmenet-stratégiák alakulhatnak ki, valamint az is kitűnik, hogy mindkét *Littorina*-fajnál az eltérő élőhelyen élő populációkban az r és K stratégiára jellemző tulajdonságok keverten fordulnak elő.

5.TA13 AZ r - K STRATÉGIÁK KRITIKÁJA

Az r és a K stratégiát egyesek két egymástól független stratégia-típusnak tekintik, mások egy stratégia-kontinuum két szélső értékének, megint mások és erre hajlunk mi is, azt emelik ki, hogy az élőlények ökológiai környezete nagyon is egyedi, és ezeket az egyedi környezeteket (az őket meghatározó egyedi toleranciák miatt) nem lehet egy sorba állítani, legfeljebb laza halmazokba csoportosítani. Ekkor is felmerül az a probléma, hogy míg a kifejlett, ivarérett egyedekre egy adott környezet lehet K -szelektáló, utódjaira ugyanaz a környezet lehet r -szelektáló, vagyis a szülői és utód környezet nem összekapcsolt. Emellett a kritikák azt is megjegyzi, hogy a demográfiai szempontok nem érvényesülnek eléggé az r - K koncepcióban, és az is okozhat hibát, hogy más hatások, például predáció is kialakíthat az r - K stratégiákra jellemző életmenet-komponenseket

(pl. a kisebb méret előnyösebb, ha a predáció a nagyobb méretartományokat jobban érinti). Parry (1981) kritikájában kiemeli, hogy ha már minden áron használni akarjuk az r - K stratégiát, akkor csak a macarthuri értelmezésben tegyük, mert az életmenet-mintázatok komplex kapcsolatainak felderítésével (ahol a szezonális, élőhely-stabilitás, diszperzió, predáció és a klimatikus stresszek egyaránt befolyásolnak) sokkal pontosabb képet nyerhetünk, mint egy egyszerű és félreértelmezett r - K dichotómia alkalmazásával.

5.TA14 KOCKÁZATSZÉTOSTÁS

A kockázatszétosztó vagy „biztosra menni” (risk taking, spreading the risk, bet hedging) stratégiával akkor találkozhatunk, ha a környezeti változások sztochasztikusak, és az utódok túlélése bizonytalan kimenetelű, nem megjósolható. A stratégia korrekt definíciójáról vita folyik (Olofsson és mtsai 2009, Rees és mtsai 2010, Ripa és mtsai 2010), de minden meghatározás lényeges elemei, hogy a viselkedés környezetfüggő, csökkenti a kockázatot és maximálja a rátermettség átlagát. A kockázatszétosztó viselkedés valójában egy speciális, de szélesen elterjedt stratégia, amely Schaffer (1974) élőhely-típezésében jelenik meg először. Schaffer szerint kétféle élőhelytípus létezik:

- a **kifejlett (adult) egyedek mortalitását** befolyásoló élőhely, ahol a mortalitást okozó tényezők randomizáltak, kivédhetetlenül lépnek fel (az r - K koncepcióban ez inkább egy r -szelektáló élőhely),
- az **utódok mortalitására** ható élőhely, ahol szintén nem prediktálható a hatás (ez inkább a K -szelektáló élőhelyekre jellemző).

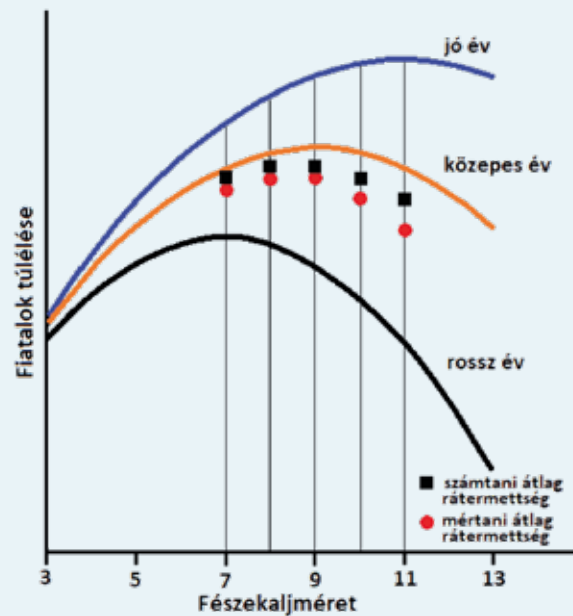
Ez utóbbi élőhelyen az egyedek nem egyszerre hozzák létre az összes utódot, hanem hosszabb időn keresztül, egy alkalommal egyszerre csak kevés utódot produkálva. Olyan populációk vagy egyedek is lehetnek, melyek különböző fenotípusú utódokat hoznak létre, hogy biztosítsák legalább néhány utód túlélését az előre nem megjósolható jövőbeni körülmények között. A fenotípus variancia lehetővé teszi, hogy hosszabb távon ennek a genotípusnak a rátermettsége nagyobb legyen (Cohen 1966, Stearns 1976), mint a kisebb fenotípusos varianciát örökítő típusoké.

Klasszikus példája a „bet hedging”-nek az egyényári növények magjai, amelyek nem egyszerre, a következő évben kelnek ki, hanem elhúzódva, több éven keresztül produkálnak magocokat (magbank és mag dormancia). Így akkor is lesz valamilyen utóda a növénynek, ha éppen a magprodukción követő évben a környezeti körülmények olyanok, hogy a magok nem tudnak kicsírázni, vagy a kicsírázott magok nem tudnak növényé fejlődni. Az egyenesszárnyúak között is vannak olyan fajok, például a fűrészlábú szöcske (*Saga pedo*) (3/8. kép), melyek tojásai éveken keresztül életben maradhatnak és a lerakást követően több év elteltével kelnek csak ki. Bradford (1991) egy amerikai tücsökfajnál (*Allonemobius fasciatus*) említi kockázatszétosztó stratégiát. A nőtény tücsökök szaporodási szezon elején lerakott

tojásai közvetlenül fejlődésnek indulnak, ám időben előre haladva megnő a diapauzába kerülő tojások száma, mivel egyre kevesebb idő áll rendelkezésre a második generáció kifejlődéséhez. Az utóbbi évtizedekben számos fajnál leírták a kockázatszétosztó stratégiát.

5.TA15 KOCKÁZATSZÉTOSTÁS: „ROSSZ ÉV” HATÁS

Boyce és Perrins (1987) széncinegékknél figyelték meg a „bet hedging” stratégiát és „rossz év” hatásnak (bad year effect) nevezték el azt. A Wytham Wood-i vizsgálati területen 24 év alatt 4489 széncinegékeltést regisztráltak. A változó környezetet az évek során az előre nem jelezhetően megjelenő „jó, rossz vagy közepes évek” jelentették. Az évek minősítése a fiókák túlélési valószínűsége alapján történt. A változó környezetben a madarak nem a legproduktívabb (legtöbb fiókát kirepítő) fészekaljmagyságot (átlagban 12 tojás) hozták létre, hanem annál kevesebb (átlagban 8,5) tojást raktak. A 5.TA15/1. ábrán látható, hogy a rossz években a nagyobb fészekaljat nevelő madarak nagyobb hátrányba kerülnek, mint a kis fészekaljakat nevelők. Ha a jó és rossz évek figyelembevételével egy relatív fenotípusos rátermettségbecslést próbálunk készíteni, látni fogjuk, hogy a geometriai átlag (n szám szorzatának n -dik gyöke) pontosabban közelíti a megfigyelt értékeket, mint az aritmetikai becslés (n szám összege osztva n -nel). Az utódszám tekintetében a geometriai átlag azért kisebb, mert ez a számítás az évek közötti varianciát is figyelembe veszi. A rátermettség varianciájának

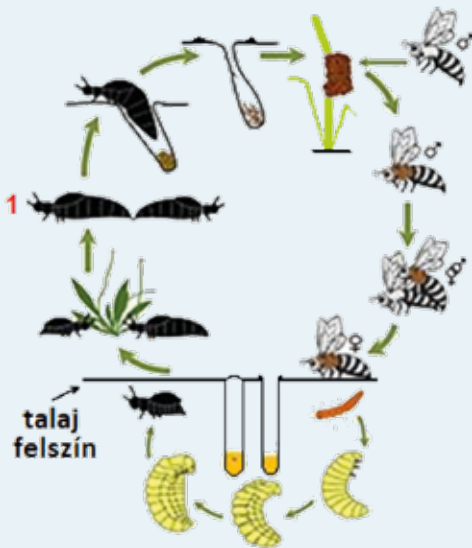


5.TA15/1. ábra. Az oxfordi széncinegék kockázatszétosztó szaporodásának sematikus szemléltetése. A kiszámíthatatlanul jelentkező „rossz évek” miatt a széncinege tojók a legproduktívabb (a fiatalok túlélésével becslték) fészekaljaknál kisebb fészekaljakat raknak, így az átlagos rátermettségük nagyobb lehet [Boyce és Perrins (1987) nyomán módosítva].

csökkentésével növelhető a geometriai átlag, vagyis hosszabb időt figyelembe véve az a típus „jár jól”, vagyis annak lesz nagyobb a rátermettsége, amelyik a legproduktívabb fészekaljnál kisebb fészekaljat rak, mert rossz körülmények között kisebb lesz a vesztege, mint a legproduktívabb fészekaljé. A növekvő fészekaljknál a variancia is növekszik, ami csökkenti a rátermettséget. Tehát a kiszámíthatatlan körülmények között a nagy fészekaljknál fellépő nagyobb hátrány miatt a madaraknak „előnyösebb”, ha a legproduktívabbnál kisebb fészekaljakat raknak.

5.TA16 MIMIKRIZÓ SIVATAGI NÜNÜKÉK

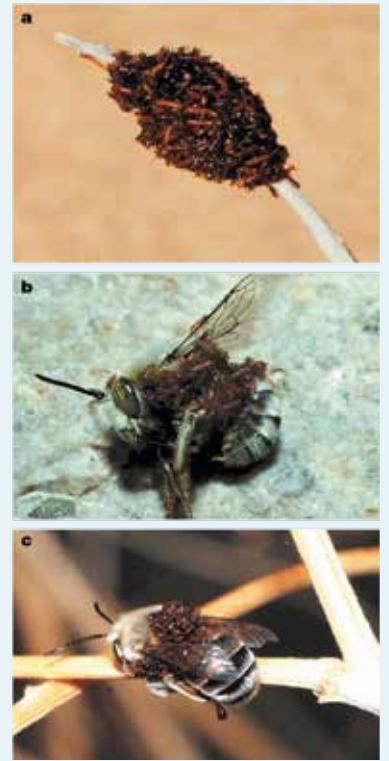
Az Amerikai Egyesült Államok délnyugati részén terül el a hazánknál majdnem másfélszer nagyobb Mojave-sivatag. Hasonlóan más sivatagokhoz, a Mojave-sivatag is jelentős évek közötti variabilitást mutat a virágzó növények mennyisége, foltossága, a virágzás intenzitása és a virágokat beporzó méhek előfordulási gyakorisága tekintetében. A 5.TA5-ben említettük, hogy a nünükék szaporodásában megjelenő kockázatsztosztó stratégia feltehetően az utódok bizonytalan, nem jósolható túlélésének köszönhető. A fenti változók évek közötti kiszámíthatatlansága a sivatagban élő nünükéknél tovább növelné a szaporodási siker véletlenszerűségét. Ezért a Mojave-sivatagban élő *Meloë franciscanus* nünükéfajnál más stratégia jelent meg (5.TA16/1. ábra).



5.TA16/1. ábra. A Mojave-sivatagban élő *Meloë franciscanus* nünükéfaj életciklusa. Párosodás (1) után a nőstény nünüke a talajba rakja a tojásait; a kikelő háromkarmú lárvák felmásznak egy növény szárra és együtt maradva egy szoliter nőstény fehérarcú méhet (*Habropoda pallida*) utánoznak vizuálisan (ultraibolya tartományban) és szaganyagok kibocsátása révén. A hím fehérarcú méh a „virtuális nőstényen” párzó viselkedést mutat, mialatt a lárvák rákapaszkodnak a méh hasoldalára. A lárvákat szállító hímekről, a valódi nőstényekkel történő párzás során, a lárvák átmásznak a nőstényre. A nőstény beviszi a őket a földbe ázott fészkebe, ahol táplálékhoz juthatnak. Több lárvastádium után a nünükelárva a földben bebábozódik, a kikelő imágók növényevők.

Hafernik és Saul-Gershenz (2000) évekig vizsgálták a Mojave-sivatagi Kelso dűnék között, hogy a hazai kék nünükéhez kinézetre nagyon hasonló nünükéfaj hogyan képes leküzdeni a környezetet kiszámíthatatlanságát. Ez a faj, hasonlóan más nünükékhez, akár 3000 tojást is rakhat a homokba. A kikelő kétmilliméteres, háromkarmú lárvák azonban nem szóródnak szét, hogy felkeressenek egy-egy virágot és várjanak a nektárt és virágpórt gyűjtőgető, magányos (szoliter), fehérarcú méhre (*Habropoda pallida*), amely majd beviszi őket a biztonságot és táplálékot biztosító méhfészkebe. Ehelyett a lárvák egymást követve felkapaszkodnak egy fűszálra vagy ágacsára, de a virágokban nem figyelhetők meg (1256 virág vizsgálata után egyikben sem volt háromkarmú lárvá). Átlagosan kb. 550 lárvátömörül össze és ez a „gombóc” kinézetre és alakra is nagyon hasonlít egy méhhez, a lárvák így várják a szállító méhet (5.TA16/1. kép).

A vizuális ingerek mellett a lárvák illatanyagokat is kibocsátanak ((Z)-9- és (Z)-11-trikozének és pentakozének) melyek fő alkotóvegyületeiket tekintve megegyeznek a nőstény fehérarcú méhek által termelt vegyületekkel (Saul-Gershenz és Millar 2006). A hím fehérarcú méhek az olfaktorikus és vizuális ingerek alapján rátalálnak a „lárvacsomagra” és azt nősténynek véelve kopulációs mozgást végeznek. Abban a pillanatban valamennyi lárvát, vagy nagy többségük, rákapaszkodik a hím méh hasoldalára. Ez a tülekedés csak 1-2 másodpercet vesz igénybe. A nünükelárvákat cipelő hím tovább keresi a kopulációs lehetőségeket. Amikor nőstény méhet talál, akkor már valódi kopuláció történik, ami alatt a lárvák átkerülnek a nőstény méh hátára. A nőstény beviszi a nünükelárvákat a földbe vájt fészkebe. A lárvák ugyanazt a táplálékot kapják majd, mint a méhlárvák, de csak néhány lárvát képes etetni a méh. Több lárvaszakaszt követően a földben bábozódik be, és ebből kel majd ki a kifejlett, szaporodóképes újabb nünükenemzedék. Hafernik és Saul-Gershenz (2000)



5.TA16/1. kép. A *Meloë franciscanus* nünüke „háromkarmú” lárváiegy növényi száron csoportosulnak (átlagosan 550 lárvát), hogy vizuálisan és szagingerek segítségével utánozzák a párzásra kész fehérarcú méh nőstényét. b) A hatékony mimikrivel becsapott hím fehérarcú méh párzó mozgásokat végez a „lárvaggregátumon”, mialatt a lárvák átkapaszkodnak a hasoldalára. Ettől a méh elveszti egyensúlyát és a földre esik (ezt mutatja a kép), de 2-3 másodperc múlva már folytatja a repülést. c) Nőstény fehérarcú méh hátán anünüke lárvákkal. Fotó: <https://rdcu.be/dc3uV>

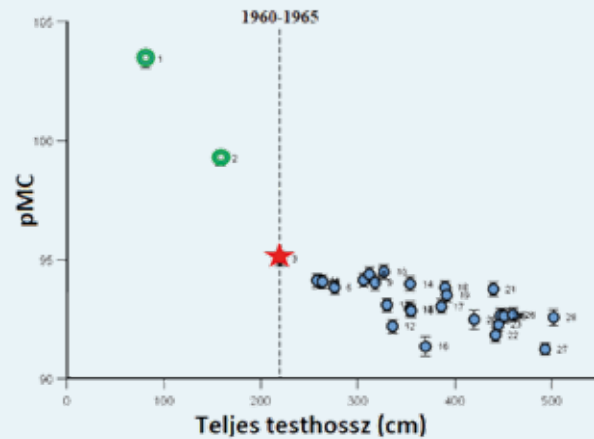
vizsgálatai alapján a nünükélarvák gyülekezeteinek a 42%-a átkerül a méhekre, ami igen jó aránynak tekinthető. A méhfészkekbe bekerülő több száz lárvából azonban csak néhány egyed jut el a kifejlett bogár stádiumig.

A megjósolhatatlan környezetben a lárvaeegyüttes a vizuális és olfaktorikus mimikrierek köszönhetően sikeresen vonzza a gazdaméhek hímjeit, és ez biztosabb stratégiának tűnik a bizonytalan sivatagi környezetben, mint ha a lárvák egyedileg kísérelnék meg a méhfészkekbe jutást. Egyes orchideafajoknál már régóta ismert a vizuális és olfaktorikus mimikri együttes megjelenése a hím méhek virághoz vonzása érdekében (Molnár és mtsai 2012). A virágokon a méhek szintén kopulációs mozgásokat (13. fejezet) végeznek. A fő különbség az orchideák és a nünükék mimikrije között, hogy a nünükélarváknál több száz (sőt akár 2000) egyedből alkuló csoport szükséges egyetlen gazdaegyed (nőstény méh) utánzásához. Ez unikális viselkedés az állatvilágban.

5.TA17 SZUPER LASSÚ ÉLETMENET: A GRÖNLANDI CÁPA

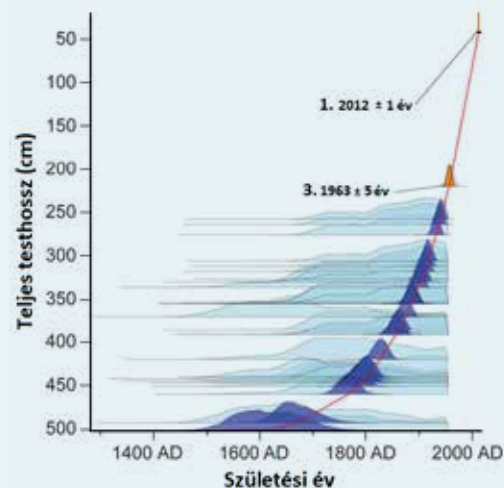
A mai ismereteink szerint a gerinceseknél a legkorosabb egyedek az észak-atlantikus régió hidegvízű tengereiben élő a grönlandi cápánál fordulnak elő. A 4-5 méteres hosszt is elérő nőstények (a hímek általában kisebb méretűek) a felszíntől másfél kilométer mélyre is lehatolnak zsákmányt szerezni. A csontos halaknál az egyedek korát a csontnövekedési zónákból állapítják meg. Ez a módszer a porcos halaknál, mint amilyenek a cápák, nem alkalmazható. Norvég kutatók (Nielsen és mtsai 2016) a radioaktív szénizotóp (^{14}C) vizsgálatának segítségével határozták meg 28, különböző méretű nőstény grönlandi cápa feltételezett korát, melyeket 2011-2013 között fogtak a halászok a Grönland körüli tengereken. A vizsgálatokhoz a szemlencse központi részét használták (ez az embrionális korban kialakuló kristályos fehérjékből álló rész, amely a későbbi életkorokban sem módosul, így nem érintik a metabolikus folyamatok sem). A szemlencse radioaktív szénforrása biztosan a szülő által fogyasztott táplálékból származott, amit a ^{13}C izotóp csökkenésének és a ^{15}N izotóp növekedésének mérésével igazoltak. Ismert, hogy az 1960-as évek elején végzett óceáni termonukleáris robbantások megemelték a radioaktív szénizotóp mennyiségét a tengeri élőlényekben, amely a tápláléklánc csúcsán lévő grönlandi cápákban is kimutatható volt. Ezt a gyors radiokarbon-növekedést („bombalöket”) használták a kutatók egy biztos időpontnak a kor meghatározásokban (5.TA17/1. ábra).

Két kisméretű cápaegyednél nagyon magas volt a radiokarbon szint. Ezek az egyedek a bombalöket, vagyis a korai 1960-as évek után születtek. Egy 220 cm-es egyed radiokarbon szintje csak kissé volt magasabb (95,06 pMC) a bombalöket előtt közvetlenül mért radiokarbon szintnél (25 egyed esetében alacsonyabb volt 95,0 pMC-nél), ezért ennek az egyednek a születését a korai 1960-as évekre tették. Az általánosan elterjedt von Bertalanffy-féle növekedési egyenletet alapul véve, valamint a radiokarbon szint utóbbi 400 éves (viszonylag kis) változásait



5.TA17/1. ábra. A halászok által „véletlenül” kifogott 28 grönlandi cápa testmérete és a szemlencse ^{14}C radioaktív szénizotóptartalma (pMC). A számok a cápaegyedeket jelölik növekvő testméretük sorrendjében. A piros csillag az 1960-as évek elején végzett csendes-óceáni atomrobbantások során 95 pMC-re növekedett ^{14}C szénizotóptartékot jelöli, amelyet a 3-as számú cápában mértek. Az 1-es és a 2-es cápa (zöld karikák) az 1960-as évek után születtek. A robbantások előtt született cápaikat kék pontok jelölik [Nielsen és mtsai (2016) nyomán módosítva].

ismerve modellezték a bombalöket előtti cápa növekedését (5.TA17/2. ábra). A modell az 502 cm hosszú nőstény cápát 392 ± 120 évesnek becsülte. A második legnagyobb, kifogáskor 493 cm-es, cápa pedig 335 ± 75 évesnek bizonyult. Érdekes, hogy más források (Yano és mtsai 2007) az ivarérettséget a 400 cm-es nagyság eléréséhez kötik, ami az itt használt növekedési modell szerint 156 ± 22 éves ivarérettségi kort jelent. A modell



5.TA17/2. ábra. Nielsen és mtsai (2016) von Bertalanffy-féle növekedési függvényt használva, a lehetséges korokat Bayes-statisztikai eljárással becsülve modellezték az atombomba-robbantások előtt született 25 ismert grönlandi cápa születési idejét. A világoskék mező a lehetséges egyedi koreloszlást, a sötétkék mező a modellezett *a posteriori* koreloszlást mutatja. A piros színű vonal a sötétkék mező adatainak geometriai átlagát, vagyis a modell illeszkedését jelöli. A két elég jól becsülhető adat, az 1-es és 3-as cápa számmal (a 3-as narancssárga színnel) is jelölve van [Nielsen és mtsai (2016) nyomán módosítva].

becsléseinek elfogadhatóságát megerősítette a **Suess-hatásként** ismert időpont azonosítási lehetőség is. Nevezetesen az 1900-as évek elejétől kezdődően a fosszilis tüzelőanyagok elégetésével a légkörbe kerülő nagy mennyiségű szén-dioxid (melyből ^{13}C izotóp keletkezik, de ^{14}C nem) megváltoztatta a radiokarbon izotóp arányt, ami a tengeri élőlényeknél is kimutatható volt.

A grönlandi cápa a minimálisan 134 (maximum 178) éves ivarérettségi korával és a minimálisan 272 (maximum 512) évesre tehető élethosszával klasszikus példája a lassú életmenetű fajoknak. Mindenképpen túlszárnyalja az eddig leghosszabb ideig élő gerincesfajnak tartott grönlandi bálnát (*Balaena mysticetus*), melynek eddig vizsgált legidősebb egyedét 211 évesnek becsülték, viszont elmarad a gerincteleneknél korelnöknek tartott selyőlkagyló 2013-ban talált egyedének korától, melyet a viszonylag pontos kormeghatározást lehetővé tevő héjnövekedési vonalak alapján 507 évesnek tartanak.

5.TA18 A SIMASZÁRNY ELŐNYE: GÉNEK, SZELEKCIÓ, ÉLETMENET

A Kauai szigetén (Hawaii-szigetek) élő csendes-óceáni mezei tücsök (*Teleogryllus oceanicus*) populációban az ezredforduló környékén „néma” tücsökök jelentek meg. A mutáció okozta némaság gyorsan terjedt a szigeten, mert szelekciós előnyt jelenthetett a túlélésben. A néma egyedeket nem találták meg a tücsökhangok alapján gazdát kereső parazitoid legyek (*Ormia ochracea*), melyek lárvái a tücsökben fejlődnek elpusztítva őket (A legyek éjszaka keresik fel a gazdaállatot, és első stádiumú lárvákat raknak rájuk.) Az X kromoszómán megjelenő új mutáció öröklődő változást hozott a szárny struktúrájában, a szárnyakon lévő ciripelő ér fogazatának ellaposodását okozva („flatwing”, „simaszárnyú tücsökök”) (5.TA18/1. kép).

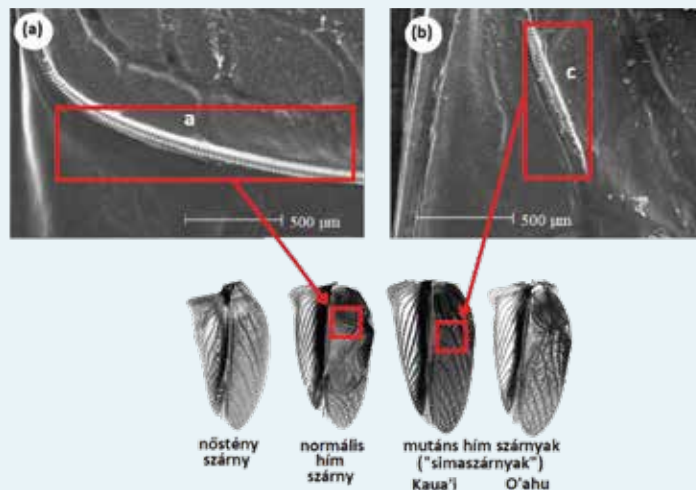
A „némaság” ugyan növeli a simaszárnyúak túlélését, de egyben csökkenti a szaporodási sikerüket, mert a nőstények a ciripelő hímeket keresik fel. A megfigyelések szerint a simaszárnyú hímek a hangadó hímekhez igyekvő nőstények útvonalán helyezkednek el, és sikeresen párosodhatnak velük.



5/26. kép. Csendes-óceáni mezei tücsökben (*Teleogryllus oceanicus*) fejlődő parazita légy (*Ormia ochracea*, Tachinidae) lárvái
© J Rotenberry

Ugyan kisebb az esélyük a párosodásra, de ha sikerrel járnak, akkor több petét tudnak megtermékenyíteni.

Richardson és mtsainak (2021) minden részletre kiterjedő laboratóriumi kísérleteiből kiderült, hogy a szárny változása nem befolyásolta a testméretet, sem a túlélési valószínűséget, ugyanakkor az egyedfejlődés gyorsasága és a generatív szövetekbe történő energiaallokáció különbözött a vad és mutáns vonalak között. A simaszárnyú hímek gyorsabban, míg a nőstények lassabban fejlődtek, mint a vad típusú alakok. Az egyik legfontosabb életmenet-komponenst, a szaporodást tekintve megfigyelhető volt, hogy a simaszárnyú hímeknek nagyobb



5.TA18/1. kép. A Hawaii-szigeteken elterjedt csendes-óceáni mezei tücsök (*Teleogryllus oceanicus*) Kauaiin élő populációjában az ezredforduló táján simaszárnyú hímek jelentek meg. A mutáció gyorsan terjedt, mert a tücsökhang alapján kereső parazita legyek nem találták meg a néma tücsököket. (a) Az „a” ér lefutása normális, a hangképzéshez szükséges fogacskák száma nagy. (b) A mutáns hímek hangadószervének „a” része nem tartalmaz fogakat. A képen ugyanezen ér „c” szakasza látható, melyen van néhány fog, de ezek elhelyezkedése és száma nem alkalmas hangképzésre. A képek a szárnyak alsó oldalát mutatják, a piros négyzetek a fontos részleteket emelik ki [Zuk és mtsai (2006) nyomán módosítva].

heréik fejlődtek. A szárnymutáns nőstények ováriumainak és petéinek tömege viszont kisebb volt, mint a vad típusoké. A simaszárnyat okozó allél antagonista hatása a két ivarnál (hímnél előnyös, nősténynél hátrányos) fontos szerepet játszhat a szárnypolimorfizmus fennmaradásában. Ez a vizsgálat világosan megmutatja, hogy a szaporodási polimorfizmust okozó öröklődő genetikai változások hogyan alakíthatják át az életmenet-komponenseket, melyek az életmenet megváltozásához vezetnek. Az életmenet-evolúció megértése mellett a Hawaii-szigeteken élő tücsök a konvergens evolúció mintapéldájának is tekinthető, mert a tücsök-légy túlélési verseny nemcsak Kauaiin eredményezte a néma tücsök megjelenését, hanem



5.TA18/2. kép. A Hawaii-szigetcsoport.

néhány évvel később hasonló folyamat játszódott le Ohaun is (5.TA18/2. kép). A kutatók bizonyították, hogy egymástól független változások eredményezték, hogy a két szigeten hasonló evolúciós folyamatok zajlottak le.

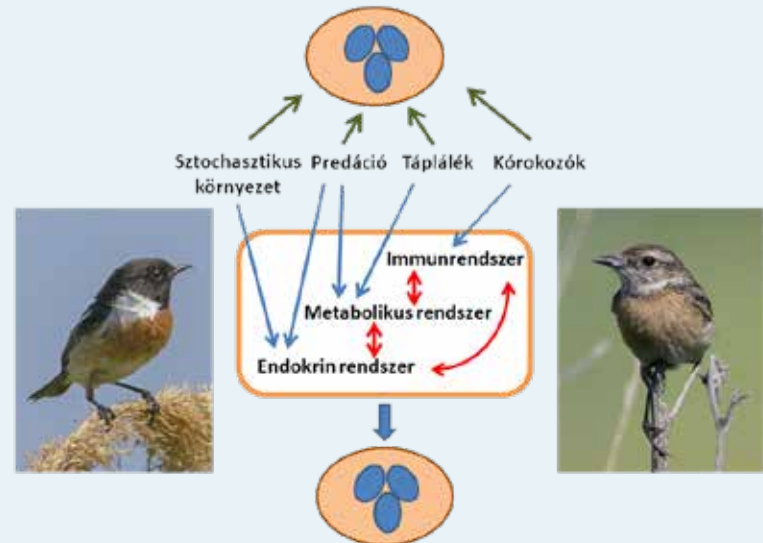
5.TA19 FIZIOLÓGIAI KÉNYSZEREK ÉS AZ ÉLETMENET

A földi fajgazdagság mind a mai napig csak részben ismert a kutatók előtt. A részletesebben is tanulmányozott fajok, illetve azok populációi között is jelentős életmenet-különbségek lehetnek, sőt egyedek szintjén is lehet eltérés. A kezelhetőség és értelmezhetőség miatt, a hasonlóságokat alapul véve nagyobb típusokba kell összehoznunk az életmeneteket (pl. r - K felosztás).

Az utóbbi évtizedekben elterjedt megközelítés szerint az életmenetek változatossága elhelyezhető a **lassú-gyors életmenet-stratégia** „kontinuum” mentén úgy, hogy az egyik végpont a hosszú élettartam, kései ivarézés és alacsony reprodukciós ráta, míg a másik végén ennek éppen az ellenkezője található. A fenti három életmenet-komponens kapcsán vannak olyan kombinációk, melyek nehezen elképzelhetők, például a rövid élettartam nem párosul késői ivaréréssel. Ricklefs és Wikelski (2002) szerint az ún. nem megengedett kombinációk háttérben nemcsak a limitált energia felhasználásának szétosztási problémái, hanem a fiziológiai mechanizmusok evolúciós kényszerei is állhatnak. Ahhoz, hogy megismerjük a fenotípus és környezete közötti kapcsolat lehetséges kimeneteleit, a következő feltételezéseket tesszük:

- i) az egyedek reagálnak a környezet változására,
- ii) a reakciót, melynek háttérben a fenotípusos variancia vagy adaptáció is állhat, a korlátozottan elérhető energia életmenet-komponensek közötti szétosztásának kényszerei szabják meg (a komponensek közötti allokációs kényszer),
- iii) az egyed csak ritkán, rövid időre kerülhet alternatív fiziológiai állapotokba az élete során, mert bizonyos fiziológiai állapotváltozások egymással összeegyeztethetetlenek,
- iv) a populáció demográfiai folyamatai (pl. a jövőbeni szaporodás lehetősége) szabályozzák a különböző fiziológiai állapotok kialakulását.

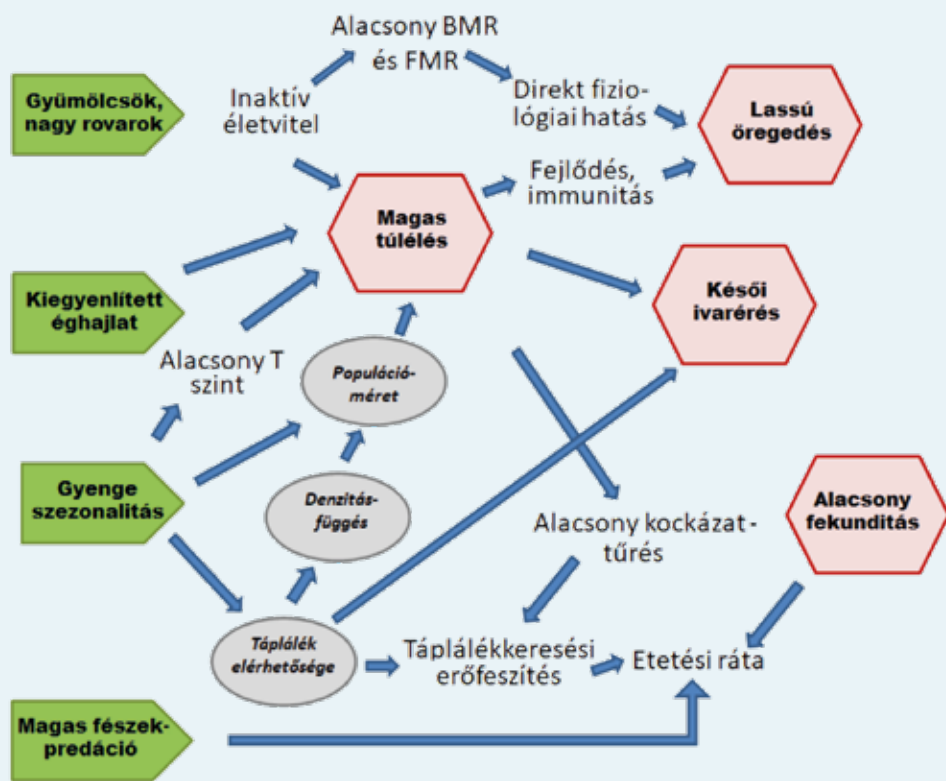
Közel száz évvel ezelőtt Rensch (1938) már próbált magyarázatot keresni arra, hogy számos nyugat-palearktiszi énekesmadárfaj északi populációiban a fészkaljnagság (a fekunditás egyik gyakori mérőszáma a madaraknál) 6-7 tojás, dél felé haladva azonban ez lecsökken 3-4 tojásra. A múlt század második felében a mintázat magyarázatára számos tudományos cikk átvizsgálásával Klomp (1970) több tucat elképzelést (pl. a két területen eltérő a fiatalok túlélése, a nappalok hosszúsága, a táplálék elérhetősége, vagy a predáció kockázata) gyűjtött össze, melyek közül több is logikusnak és hihetőnek hangzik, de bizonyító erőként egyiket sem fogadják el a kutatók. Az újabb elképzelések integrálják a környezeti hatásokat a belső, fiziológiai



5.TA19/1. ábra. Az énekesmadarak fészkaljmérete sarkoktól az Egyenlítő felé haladva csökken. Számos hipotézis ismert a trend magyarázatára. Ricklefs és Wikelski (2002) egy integratív (a korábbi magyarázatok közül többet is magában foglaló) megközelítést javasol arra, hogy az Egyenlítő felé haladva a fészkaljak miért kisebbek. Az ábrán a cigánycsuk (*Saxicola rubicola*) három tojásos afrikai fészkalja látható. Az ábra felső részén négy korai hipotézis (egy-egy kulcskifejezése) látható, melyeket egymástól függetlenül alkalmaztak az afrikai kis fészkaljak magyarázatára. Az okkersárgával keretezett rész egy integratív magyarázatot mutat ugyanarra a problémára. A kék nyilak a korai hipotézisek megjelenését jelölik az integratív megközelítésben. Bal oldalon a hím, jobb oldalon a tojó látható. Magyarázat a szövegben [Ricklefs és Wikelski (2002) nyomán módosítva]. Fotó: Török Miklós

változásokkal, és egy komplex kapcsolatrendszerrel magyarázzák az eltéréseket. A két megközelítést a cigánycsuk (*Saxicola torquata* [jelenleg *rubicola*]) példáján mutatjuk be (5.TA19/1. ábra.) A Brit-szigeteken átlagosan hat tojást raknak a cigánycsuk tojók, míg a mérsékelt öv déli és Afrika trópusi területein csak hármat. A 5.TA19/1. ábra felső részén Klomp összefoglalójából kiemelt négy hipotézist (közvetlenül ható környezeti változót) láthatunk, melyek külön-külön befolyásolhatják az énekesmadarak életmenet-komponenseit, így a fészkaljnagságot is.

A megfigyelések szerint a trópusokon nagyobb az átlagos parazitáltság, a táplálék elérhetősége egyenletesebb az év folyamán, mennyisége kisebb, térbeli eloszlása foltosabb, nagyobb a predációs nyomás (különösen a fészkeken) és a fiókák túlélése bizonytalan (ezért a kockázatszétosztó viselkedés gyakori jelenség). A fenti elképzelések mindegyike kisebb fészkaljakat jósol a déli élőhelyeken. Kicsi a valószínűsége, hogy a hipotézisek közül csak egyetlen egy alakítja a fészkaljnagságot. Megjegyzendő, hogy az intenzív kutatások ellenére az utóbbi 50 évben nem sikerült megtalálni a mintázatért felelős faktorokat. Ricklefs és Wikelski (2002) szerint a fiziológiai kényszerkompromisszumok és evolúciós kényszerek együttesen magyarázhatják az utódok kisebb számát a trópusokon (5.TA19/1. ábra alsó, keretes része). A környezeti faktorok befolyásolják a szervezet fiziológiai rendszereit (metabolikus,



5.TA19/2. ábra. Trópusi környezet indukálta viselkedési, fiziológiai, életmenet- és populációdinamikai folyamatok eredményeként egy lassú életmenet [ami egyben egy lassú életritmus szindróma is (POLS, 5.TA20)] alakul ki. (A zöld jelek a környezeti, a szürkék a populációs hatásokat jelölik, a halványlila mezők az életmenet-tulajdonságokat mutatják. Egyéb feliratok a fiziológiai és viselkedési jellegzetességekre utalnak. A T a tesztoszteron hormont, a BMR az alap metabolikus rátát, az FMR az aktív metabolikus rátát jelenti). Magyarázata a szövegben [Ricklefs és Wikelski (2002) nyomán módosítva].

immun, endokrin), melyek mindegyike hat a szaporodásra. Közismert, hogy a kórokozók erős hatással vannak az immunrendszer működésére, a táplálék pedig közvetlen kapcsolatban van a metabolikus rendszerrel. A környezet alkalmasságának prediktálhatósága (ideértve a predációs kockázatot is) pedig az endokrin rendszeren keresztül alakítja az egyedek viselkedését. A kényszerek és az allokációs kompromisszumok miatt a fiziológiai rendszerek összekapcsoltak, ezért a végeredmény egy egységes, ebben az esetben lassú életritmus szindróma lesz, ami a trópusi fajokra (alfajokra, populációkra) általában jellemző a mérsékelt öviekhez képest. A szindróma kisebb fészekaljat és hosszabb várható élettartamot eredményez.

Elszakadva a cigánysuktól, egy általános folyamatábrán 5.TA19/2. ábra mutatjuk be, hogy a trópusi környezeti faktorként befolyásolhatják közvetlenül, illetve közvetetten a viselkedésen és a fiziológiai rendszereken keresztül az élettábla-változókat, és hogyan alakítják ki a lassú életmenetre jellemző komponenseket. Az ábrából világosan kitűnik, hogy a környezet és a rátermettség közötti kapcsolat a viselkedési és fiziológiai válaszok útján valósul meg, melyekhez populációs szintű hatások is kapcsolódnak. A fiziológiai folyamatok integráló hatása eredményezi, hogy a fenti négy külső környezeti tényezőre

egyetlen válasz születik, a lassú életmenet (alacsony fekunditás, késői ivarézés, hosszabb élettartam).

5.TA20 ÉLETRITMUS SZINDRÓMA (POLS)

A 2000-es évek legelején Robert Ricklefs és Martin Wikelski a cigánycsuk különböző szélességi fokok mentén élő populációit (genetikai vizsgálatok alapján ma már két alfajt külön fajként tartanak nyilván) tanulmányozva felfigyelt arra, hogy északraól dél felé haladva a gyors–lassú életmenet kontinuum mentén helyezhetők el a populációk (illetve alfajok vagy rokon fajok). A vizsgálat újdonsága az volt, hogy a hagyományos életmenet-komponenseket kibővítették a proximális folyamatokkal (fiziológiai mechanizmusok és klasszikus viselkedési elemek), valamint a fontosabbnak ítélt külső környezeti változókkal és együttesen tanulmányozták ezek hatását (Ricklefs és Wikelski 2002, Wikelski és mtsai 2003, 5.TA19). Valójában hosszú évtizedek óta kutatják az ivari és stresszhormonok, a metabolikus és immunrendszer, a kockázatvállaló vagy azt kerülő viselkedés, valamint

az agresszió kapcsolatát az életmenet-változókkal, igaz legtöbbször a hipotéziseket egymástól függetlenül fogalmazták meg. A viselkedés, a fiziológia és az életmenet adaptív integrációjával egy új elmélet kezdett kibontakozni, amit **életritmus szindróma** (Pace-of-Life Syndrome, **POLS**) **elméletnek** hívnak. Juhász-Nagy (1986) elméleti munkássága után a hazai ökológusok számára nem lehet újdonságnak nevezni ezt a megközelítést, hiszen a külső tényezők hatása a belső, tolerancia tényezőkön keresztül értelmezhető csak. A tolerancia viszont nem más, mint a fiziológiai és a „mentális” folyamatok összessége, melyek eredményeként jelennek meg a tágon (pl. fekunditás) vagy szűken (pl. agresszió) értelmezhető viselkedések. A fiziológia, a viselkedés és az életmenet integrációja tehát nem lehet kérdéses, viszont a kutatási kérdéseink lehetnek egyszerűbbek (régébbi kutatások) vagy integráltabbak (mint Ricklefs és Wikelski munkája óta).

A POLS-ot eredetileg populációk és fajok (különböző faji minősítésű populációk) összehasonlítására használták, nem sokkal később azonban már a populáción belül az egyedek közötti viselkedési különbségek felderítésére is alkalmazták (ezt **kiterjesztett POLS**-nak nevezik Dammhahn és mtsai, 2018). Egyes viselkedésökológusok ekkor kezdtek az állati személyiség (ami az egyedek közötti konzisztens

különbségeket és az egyedeknél ismétlődő viselkedéseket jelent) kutatása felé fordulni. Megfigyelték, hogy egyes viselkedések korrelálnak az életmenet-tulajdonságokkal: a bátrabb és aktívabb egyedek (genotípusok) hamarabb válnak ivaréretté, immunrendszerük kevésbé hatékony és rövidebb életűek, mint a félnébb és kevésbé aktív egyedek ugyanabban a populációban. Ugyanakkor az életmenet-komponensek között feltételezett kényszerkompromisszumokat a viselkedési vizsgálatok nem mindig támasztották alá. Jablonszky és mtsai (2018) az orvos légykapónál kimutatták, hogy a kockázatvállaló egyedek éves túlélése kisebb, viszont szaporodási

sikerük nagyobb, mint a kockázatot elkerülő társaiké. Ugyanakkor azt is kimutatták, hogy a „jobb minőségű” egyedek mindenben jobban teljesítenek (a „have it all” elmélet jóslásának megfelelően, 5.3.2), jobb a túlélésük és nagyobb a szaporodási sikerük is.

Egy új tudományterület megjelenését követően intenzív vizsgálatok szükségesek az elmélet kereteinek és tartalmának minél pontosabb meghatározásához. Ez zajlik most a POLS-szal kapcsolatban. Ma még sokszor egymásnak ellentmondó vagy éppen egymást támogató empirikus és elméleti vizsgálatokkal találkozhatunk ezen a tématerületen.

Migráció és diszperzió: Az élőhelyváltoztatás ökológiája

6.1 Bevezetés.....	106
6.1.1 Eloszlási típusok.....	107
6.1.2 Tájékozódási mechanizmusok.....	108
6.2 A migráció változatai.....	109
6.2.1 Naponta ismétlődő és árapály mozgással összefüggő élőhelyváltoztatás.....	109
6.2.2 Szezonális migráció élőhelyek között.....	109
6.2.3 Nagy távolságú migráció.....	110
6.2.4 „Egyszeri visszatérés” típusú migráció.....	111
6.2.5 „Egyetlen utazás” típusú migráció.....	112
6.3 A diszperzió változatai.....	112
6.3.1 Populációs és ivari különbségek a diszperzióban.....	115
6.3.2 Diszperzió, mint a beltenyésztés elkerülésének módja.....	115
6.4 A migráció és diszperzió „költségei”.....	116
Támogató anyagok	
6.TA1 A Janzen–Connell-modell.....	117
6.TA2 A migráció és diszperzió vizsgálatának metodikái.....	117
6.TA3 Migráció és diszperzió a növények körében.....	118
6.TA4 A diszperzió evolúciós ökológiája.....	121
6.TA5 A diszperzió mint a populációk térbeli szinkronizáló mechanizmusa.....	122
6.TA6 Diszperziós jellegzetességek.....	122

6.1 BEVEZETÉS

Az élővilág jelentős része folyamatosan változtatja térbeli helyzetét. Ha képesek lennénk a természetes populációk részletekbe menő, folyamatos megfigyelésére, azt tapasztalnánk, hogy egyedek rendszeresen belépnek egy populációba kívülről (immigráció), vagy éppenséggel elhagyják azt (emigráció). Alkalmanként pedig az egész populáció távozik eddigi tartózkodási helyéről. Az ok igen sokféle lehet: helyi túlszorodásból és forráshiányból eredő „belső nyomás”, szexuális partner és költőhely keresése, újabb forrásfoltok kiaknázása, de akár bizonyos „kíváncsiság” is magasabbrendű szervezetek esetében. Ha a helyváltoztatás közben megtett távolságot vesszük alapul, lévén folytonos változó, nem tudunk határvonalat húzni a mindenki által egyébként intuitíve is elválasztható két fogalom, a **migráció** (vonulás) és **diszperzió** (szétterjedés) között. Mekkora legyen az a távolság, amely a térbeli áthelyeződést még diszperzióknak, vagy már migrációnak minősíti? Adott távolságot a be- és elvándorlás esetében is meg kell tenni, és bár azt már a demográfiai eseményekből tudjuk, hogy ezeknek a fogalmaknak más jelentősége van a populációt érintő jelenségek körében, mégis lokális populációk szintjén ezek jelentik a diszperziót. Mindkettő a fizikai (térbeli) léptékekkel (8. fejezet) is kapcsolatban van, melyet attól függően érdemes figyelembe venni, hogy az élőhely izolált foltok összessége-e vagy folytonos, és hogy mekkora ezeknek a kiterjedése. A migráció és diszperzió léptékfüggősége abban áll, hogy mindkettő költségekkel és előnyökkel jár és ezek mértéke különböző léptékek mellett eltérő lehet.

A szakirodalomban nagyon sokféle migráció és diszperzió definíció található. Több ezek közül speciális szempontokra helyezi a hangsúlyt, például az élőhely sajátosságait és a táplálék-szerzés jelentőségét emelik ki. Ilyen Hassell és Southwood (1978) meghatározása, mely az élőhelyek közötti mozgást migrációnak, az élőhelyen belüli (foltok közötti) mozgást diszperzióknak tekinti. Ez érezhetően általános szinten mozgó meghatározás, ugyanis nincs tekintettel az időre, az irányra és a szezonálisra sem, csak magát a mozgás tényét és annak léptékét tekinti (6/1. ábra). Különösen a rovarok esetében érvényes, hogy a diszperziós és a nomadizáló mozgás (felfedezési hajlam új élőhelyek elfoglalására) gyakran keveredik, mert a legtöbb faj egyedei nem térnek vissza a tényleges szaporodási helyükre, pusztán a táplálkozásra alkalmas élőhelyen belül mozognak. Mások a napszakos mozgásra is (pl. a fitoplankton fototaktikus mozgása) a migráció kifejezést használják, mert határozott irányultsága van.

Az 1970-es évektől kezdve, John S. Kennedy angol entomológus, rendkívül pontos és következetes fogalmi rendszert kialakítva (Kennedy 1977), valamint kísérletek sorozatán keresztül egyre világosabbá tette, hogy a migráció alapvetően **viselkedési** folyamat. A modernebb kézikönyvek, például Woiwod és mtsai (2001), CG Johnson nyomán (Johnson 1969), **migrációs szindróma** (tünetegyüttes) néven foglalják össze azokat a sajátosságokat, melyek a migrációt jellemzik és elkülönítik a diszperziótól. A szindróma a következő folyamatokból tevődik össze:

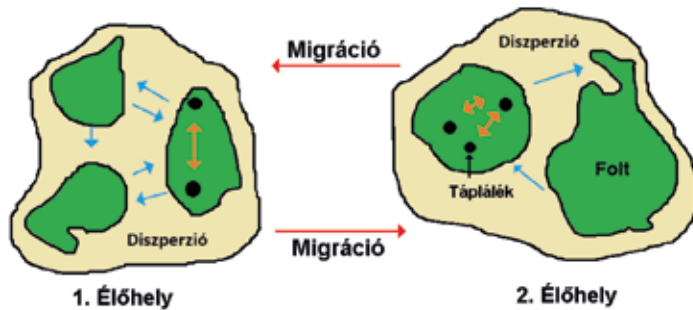
- aktívan kezdeményezett és fenntartott mozgás specifikus viselkedés formájában, mely során
- a válaszképesség a helyben maradást vagy letelepedést elősegítő ingerekre gátlódik és,
- folyamatos helyváltoztatás mellett, növekedik a válaszképesség olyan ingerekre, melyek a folyamatosan fenntartott (perzisztens), bizonyos mértékben iránytartó mozgást eredményezik.

A migráció során az élőlények a diszperzióhoz képest jóval hosszabb utakat tesznek meg és más jellegű élőhelyen tartózkodnak hosszabb ideig. Woiwod és munkatársai (2001) szerint a folyamat lényege, hogy a „tünetegyüttes” kialakulásával veszi kezdetét a mozgás és annak megszűnésével ér véget a migráció. Egy példán a leírtakat így illusztrálhatjuk: egy „költöző” madárfaj az elérhető táplálék mennyiségének és a nappalok hosszának csökkenése vagy hormonális változások hatására elveszíti válaszképességét azokra a tényezőkre, melyek eddigi helyben maradását (territórium védelme, párkeresés, költés, utódnevelés stb.) fenntartották, ezért bekövetkezik az élőhely elhagyása. Az útvonal sok esetben genetikailag rögzült. A helyváltoztatás közben azokra az ingerekre való válaszadás erősödik fel, melyek az áttelelő helyet jellemzik. A visszatérés arra az élőhelyre, ahol szaporodik, hasonlóan írható le. **A migráció általában olyan ismétlődő viselkedési forma, ami hosszabb távú mozgást jelent és aminek megjelenését genetikai és környezeti (pl. nappalhossz, elérhető táplálék) változások idézik elő.**

A migrációtól elkülönítik a **diszperziót, ami az új élőhely-foltok elfoglalásának folyamatában** (pl. a fekete rigó, *Turdus merula* urbanizációja) **az area kiterjesztésének a lehetőségét** (pl. a balkáni gerle, *Streptopelia decaocto* európai terjeszkedése) **is jelenti.** A diszperzió szétterjedést eredményező mozgás, melynek során új populációk keletkeznek. Gyakran a populációt határoló élőhelyek kolonizációját jelentő mozgásra használják a kifejezést. Adaptív tulajdonságnak tartják, mert a természetes szelekció kedvez azoknak az egyedeknek, melyek az eredeti (születési) élőhelyükről elmozdulnak, ui. az új élőhelyen magasabb lehet a rátermettségük (pl. a több táplálék és/vagy a kevesebb versengő partner miatt), mint a nem diszpergáló egyedeknek. A diszperziót meg kell különböztetnünk a populáción belüli, egyesek által ún. **triviálisnak** nevezett mozgásoktól, például a táplálékkereséstől, a ragadozó elkerüléséhez vagy a szaporodási partner választásához kapcsolódó mozgásoktól. A diszperzió fontos szerepet kap a közösség szerveződésének folyamatában (21. fejezet) is. A legtöbb élőlény mutat valamilyen térbeli áthelyeződést (migrációt vagy diszperziót) életciklusa során. Nem zárható ki ebben a tekintetben a helyhez kötött (szesszilis) élőlények sem, mert ha maguk nem is, ellenben szaporítóképleteik (magvak, megtermékenyített tojások, lárvák, vagy vegetatív szaporítószövetek) passzív vagy aktív úton jelentős távolságokat tehetnek meg (pl. korallfajok).

A migráció és diszperzió esetében is megkülönböztethetünk evolúciós (ultimális) és közvetlen (proximális) okokat. A migráció evolúciós oka a szezonális változások következtében

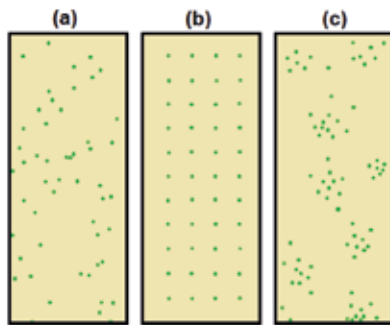
beálló periodikus élőhelyromlás, mely például az egyedek túlélését veszélyezteti, a közvetlen oka (kiváltó inger) pedig a nappalhossz és a hőmérséklet változása, vagy a táplálék hiánya (melyek fiziológiai változásokat indukálnak a szervezetben) lehet. A diszperzió ultimális oka a beltenyésztés és az élőhelymonotonitás elkerülése, míg a proximális okok közé sorolhatjuk például a denzitás növekedését, a táplálék elérhetőségének csökkenését, a kedvezőtlen ivararányt, az élőhelyfoltok méretének csökkenését és izolációjuk növekedését. (Lásd alább és a 6.TA1-et.)



6/1. ábra. A migráció és diszperzió Hassell és Southwood (1978) szerinti értelmezése. A migrációt a piros színű, a diszperziót a kék színű és a triviális mozgást a narancssárga színű nyilak jelzik.

6.1.1 Eloszlási típusok

Az eloszlási típusok a forráseloszlások által generált mintázatok, amelyek befolyásolhatják a migrációs és szétterjedési mozgásokat. Az egyedek és populációk térbeli és időbeli eloszlásai,



6/2. ábra. Eloszlási típusok. (a) Véletlenszerű vagy random, (b) egyenletes vagy szabályos, (c) foltos, csomós vagy aggregált [Begon és mtsai (1990) nyomán módosítva].

egymástól az egyedek. Foltos eloszlás esetén pedig a véletlenszerűnél kisebb távolságokra vannak egymástól, vagyis csoportosulnak.

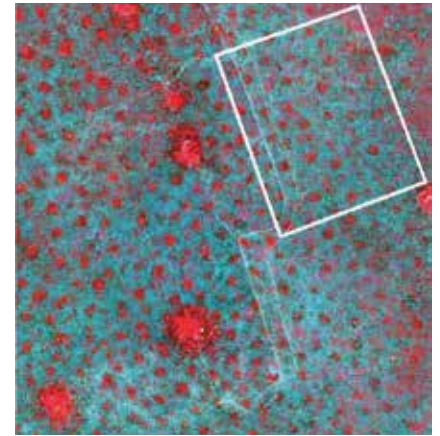
A természetben az egyenletes („szabályos”) térbeli eloszlás viszonylag ritkán fordul elő, de megtalálható. Például a sivatagi növényfajok esetenkénti egyenletes eloszlása a vízfelvétel maximalizálását eredményezi. Az afrikai savannákon a gombatermesztő *Odontotermes* termeszfajok 10-20 m átmérőjű és

kb. 0,5 m magas várai szabályos eloszlásban találhatóak (6/3. ábra). A randomizált eloszlás ritka a természetben, a foltos eloszlás viszont gyakorinak tekinthető (6/4. ábra). Ilyen például a rajokban élő tengeri halfajok eloszlása. A randomizált jelleg sohasem teljesen véletlenszerű, csomósodások mindig találhatóak benne. Az eloszlások összefüggenek a térbeli léptékekkel. Például a levéltetvek eloszlása az egész növényállományt figyelembe véve véletlenszerű, azaz, hogy egy növényen van-e

kolónia vagy sem. Egy adott növényen belül a levéltetvek előfordulása foltos, a levéltetű folton belül pedig általában egyenletes, az egyedek sűrűn, egymás mellett találhatóak. Időben is létrejöhet foltosság és emiatt egyben aggregált megjelenés, például a már ismertetett „makkos-év” (3.TA2), vagy a több évig tartó fejlődésű kabócafajok egyidejű tömeges rajzása. A tömeges megjelenés előnye többek között az egy egyedre jutó predációs **kockázat csökkenése**.

A foltosan (aggregáltan) megjelenő forrás, mint a leggyakoribb típus, legyen az táplálék vagy szaporodási partner, szelektív előnyökkel járhat a populáció egyedei számára. Például hatékonyabb és gyorsabb lehet a táplálékforrások megtalálása, a figyelem hatékonyabb megosztása nagyobb biztonságot adhat a ragadozókkal szemben és több idő juthat a pártalálásra is. Mivel nem minden folt foglalt állandóan, lehetővé válik azok megújulása, majd ismételt felkeresésük.

Ez sokkal hatékonyabb stratégia, mint egyes zsákmány-egyedek, vagy pontszerű források felkutatása, amelyekre természetesen szintén van példa (16.4.2).

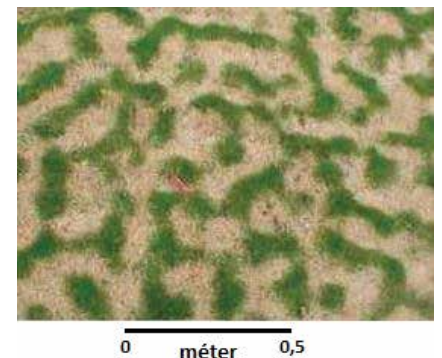


6/3. ábra. A gombatermesztő termeszfajok (*Odontotermes* spp.) várainak egyenletes eloszlása az afrikai savannán, Kenyában. A mesterségesen színezett műholdképen a kisebb vörös foltok a természetvárok, a nagyobbak felhagyott tehénkarámok, melyeket a helyi lakosság használt. A fehérrel keretezett rész a vizsgálati terület [Pringle és mtsai (2010) nyomán módosítva].

kolónia vagy sem. Egy adott növényen belül a levéltetvek előfordulása foltos, a levéltetű folton belül pedig általában egyenletes, az egyedek sűrűn, egymás mellett találhatóak. Időben is létrejöhet foltosság és emiatt egyben aggregált megjelenés, például a már ismertetett „makkos-év” (3.TA2), vagy a több évig tartó fejlődésű kabócafajok egyidejű tömeges rajzása. A tömeges megjelenés előnye többek között az egy egyedre jutó predációs **kockázat csökkenése**.

A foltosan (aggregáltan) megjelenő forrás, mint a leggyakoribb típus, legyen az táplálék vagy szaporodási partner, szelektív előnyökkel járhat a populáció egyedei számára. Például hatékonyabb és gyorsabb lehet a táplálékforrások megtalálása, a figyelem hatékonyabb megosztása nagyobb biztonságot adhat a ragadozókkal szemben és több idő juthat a pártalálásra is. Mivel nem minden folt foglalt állandóan, lehetővé válik azok megújulása, majd ismételt felkeresésük.

Ez sokkal hatékonyabb stratégia, mint egyes zsákmány-egyedek, vagy pontszerű források felkutatása, amelyekre természetesen szintén van példa (16.4.2).



6/4. ábra. Foltos vegetáció az izraeli Negev-sivatagban. Az évelő, sótűrő *Paspalum vaginatum* (Poaceae) növényfaj foltjai [Rietkerk és mtsai (2004) nyomán módosítva].

6.1.2 Tájékozódási mechanizmusok

A migrációs viselkedést genetikai és fiziológiai faktorok egyaránt befolyásolják. Bármilyen térbeli helyváltoztatás, amely **nem véletlenszerű** irányok szerint történik, valamilyen tájékozódási (orientációs) mechanizmust feltételez, sok esetben egyszerre vagy alternáltan, többféle módszert is egyesítve.

Szárazföldi és vízi szervezetek egyaránt **vonulhatnak**. Az útvonalak gyakran genetikailag rögzültek. Ez sokszor nagy távolságok megtételét, nappali és/vagy éjszakai repülést, kedvező lég- vagy vízáramlatok megtalálását és földrajzi helyek ismeretét igényli. A közeg jellege (szárazföld, víz vagy levegő) nyilvánvalóan befolyásolja az időegység alatt megtéhető távolságot. Migráció közben az élőlények tájékozódási referenciapontokként a **nap** és bizonyos **csillagok** égbolton látható helyzetét, **geomágneses** erővonalakat és „navigációs térképet”, bizonyos típusú **földrajzi helyeket** (partvonalakat, szorosokat) használnak.

A legismertebb vonulásokat a madarak körében találjuk. A fehér gólyák (*Ciconia ciconia*) afrikai telelőterületeikre és onnan vissza Európába két útvonalat használnak. Ezek a Boszporusz-Dardanellák keleten és a Gibraltári-szoros nyugaton. A hazai állomány Gibraltáron keresztül vonul és Ugandától Dél-Afrikáig terjedő területen telel. Az eddig mért legnagyobb vonulási távolság 9 ezer km volt, melyet egy 1928-ban fiókaként gyűrűzött madár tett meg. Elsősorban vitorlázva, meleg, emelkedő légáramlatokat (termikeket) is felhasználva nappal vonulnak és földrajzi igazodási pontokat is használnak. A Nap szerinti navigáció (nap-iránytű) valószínűleg domináns a nappali vonulás során. A madarak nem képesek a polarizált fény észlelésére, helyette a napsugárzás intenzitásának és hullámhosszának az égbolton érzékelhető eloszlása juthat szerephez, amikor a Nap nem látható (Tovée 1995). Az éjszaka vonulóknál a csillagos égbolt is segíthet a navigációban, mert a madarak érzékelik az égitestek forgását az égbolt látszólagos forgási tengelye körül (csillag-iránytű), ami az északi iránynak felel meg. A vonulás irányát tekintve gyakran az öröklött (nap-iránytű) és tanult (csillag-iránytű) elemek együtt jelennek meg (Csörgő és mtsai 2009).



6/1. kép. Királylepké (Danaus plexippus, Nymphalidae)
© Kenneth Dwain Harrelson

A Föld mágneses mezője változik földrajzi helyek szerint, amit információként lehet hasznosítani. Rovarok, hüllők és madarak egyaránt használják ezt navigálásra. Míg a nagytermetű királylepkék (*Danaus plexippus*) mexikói telelőhelyeikre repülve főként napirány alapján tájékozódnak (Froy és mtsai 2003), a Panama-földszorosot átrepülő *Aprissa statira* (Pieridae)

geomágneses tájékozódást használnak. Kísérletek alapján feltételezik, hogy a közönséges levesteknős (*Chelonia mydas*) mágneses térképpel rendelkezik, amelyhez a partvidék egyes pontjait rendeli hozzá. A partvonal mentén vándorolva keresztezi a mágneses erővonalakat, amelyek specifikus helyeket jeleznek a partvonalon.



6/2. kép. *Aprissa statira*, Pieridae
© Didier Descouens

Másfelől érzékelheti a mágneses erővonalak irányát és intenzitását, ami két koordináta értékkel jellemezhető navigációs térképnek felel meg (Lohmann és mtsai 2004). Ugyanakkor fenntartások is megfogalmazódnak a geomágneses tájékozódással összefüggésben: nemcsak a mágneses erővonalak helyzete változik időben, hanem a kelet–nyugat irányú orientálódás is bizonytalanabb ilyen módon az észak–délihez képest, valamint egyéb faktoroknak is közre kell játszaniuk, ui. zavaró mágnesekkel felszerelt teknősök és albatroszok a kontroll egyedekhez hasonlóan navigáltak (Alerstam 2006). A térbeli mozgások vizsgálatára hatékony módszerek ismertek (6.TA2).

A diszperzióknak nincs kitüntetett iránya, azonban az élőlényeket többféle mechanizmus segítheti tájékozódásukban kisebb térbeli léptéken. Az egyik leggyakoribb navigáció a **napfény irányának** figyelembevétele (ezt fotomenotaxisnak nevezik) egy genetikailag meghatározott „belső óra” állásához viszonyítva, amely lehetővé teszi a többé-kevésbé egyenes haladási irány tartását, mert az állat a napsugarak beesési szögének változását kompenzálja. A nap állásának felhasználása könnyen bizonyítható számos, a talajon mozgó rovar esetében: ha egy ilyen rovarat a nap felőli oldalon leárnyékolunk, a másik oldalról viszont egy tükörrel a napfényt rávetítjük, akkor megfordul és visszafelé halad egyenes útvonalon (10.TA1/1. ábra). A **polarizált fény** nagy jelentőségű az állatok diszperziós orientációjában (Horváth és Varjú 2003). A látható Nap hiányában az állatok az égbolt polarizációs irányát használják (ún. E-vektorok érzékelése által). A napirány és polarizált égbolt szerinti tájékozódás főként a talajfelszínen haladó rovarfajok között fordul elő [pl. hangyafajok (Wehner és Müller 2006), vagy a burgonyabogár (*Leptinotarsa decemlineata*) (Jermy 1961a)]. Közvetlenül naplemente után a kiemelkedő



6/3. kép. Közönséges levesteknős (Chelonia mydas, Cheloniidae)
© Bernard Dupont

térpontok (sziluettek) felé repülés is gyakori, például cserebogárfajok mutatnak ilyet. A triviális mozgásokhoz kapcsolódó tájékozódásnál is lehet szerepe a napiránynak: a háziméh (*Apis mellifera*) a nektárforrás irányát a Nap helyzetéhez képest „táncolja el” a kaptártársaknak.

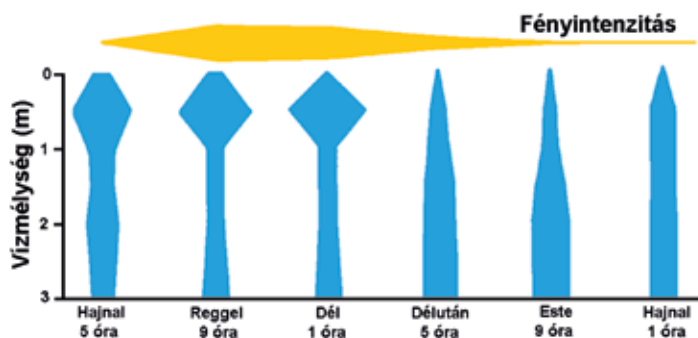
6.2 A MIGRÁCIÓ VÁLTOZATAI

Kiemelendő, hogy a szárazföldi, légi és vízi migráció mintázatai között lényegi különbségek vannak. Ebben nemcsak az adott közeg fizikai tulajdonságai (sűrűség, tereptárgyak, sőtartalom stb.) játszanak szerepet, hanem a topológiai szerkezet is. Ez utóbbi a vízhálózatokban (folyórendszer) jelenik meg hangsúlyosan, mert **irányítja** (kanalizálja) a mozgást és kihatása van a közösségi folyamatokra is (Altermatt 2013). A parazitológusok a parazita gazdatesten belüli vándorlását, amíg a célszervbe eljut, szintén migrációnak nevezik.

6.2.1 Naponta ismétlődő és árapály mozgással összefüggő élőhelyváltoztatás

A források rendszeresen ismétlődő időbeli változása, melyek mozgásra kényszerítenek élőlényeket, az órányi és éves ritmus között sokféle ciklusidő értéket felvehetnek. Például a tengerparti fővenyen mozgó tarisznyarakok csak úgy maradhatnak az ugyanolyan minőségű élőhelyen, ha az árapály mozgást követik, ami általában hatóránkénti vízszint emelkedést vagy csökkenést jelent.

Más esetekben a naponta ismétlődő (diurnális) mozgás kiváltja az élőlények eltérő igényeiben és kényszerekben keresendő. A fito- és zooplankton sós és édesvízben egyaránt függőleges irányú mozgást végez **napszak** szerint. A vertikális mozgás során testhosszuk akár tízezerszeresét is megteszik, 12-200 m/óra sebességgel. A tengeri zooplankton a nappali időszakot a mélyebb (akár 100-1000 m mély) vízrétegekben (hypolimnion) tölti (6/5. ábra), az édesvízi éppen fordítva.

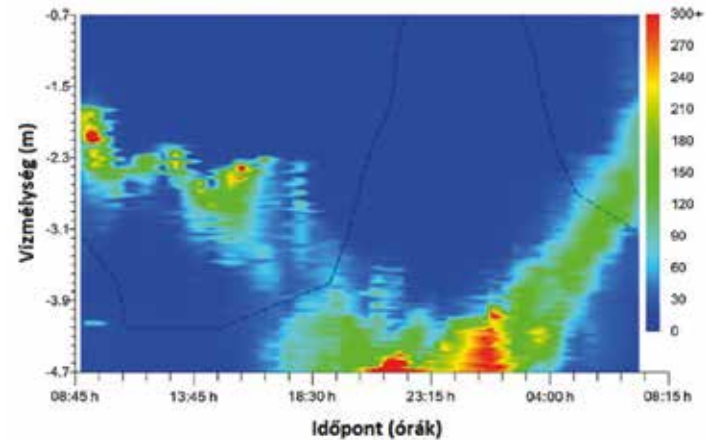


6/5. ábra. Édesvízi zooplankton napszakos mozgása a víztestben. A kék oszlopok szélessége a plankton denzitását mutatja egy adott vízmélységben és időpontban [Pianka (1988) nyomán módosítva].

Bár ezt a napszakos mozgást a fény és sötét váltakozása váltja ki, alapvetően predátorelkerülő mechanizmusnak tekintik (de Meester és mtsai 1999). Befolyásolja a táplálék milyensége és mennyisége, valamint a felszíni vízrétegek (epilimnion) magasabb hőmérséklete is, mely kedvezőbb feltételeket teremt a táplálkozáshoz. A felszíni vízrétegekben jelentősen nagyobb a fényintenzitás, így a fotoszintézis, illetve a hullámozgás

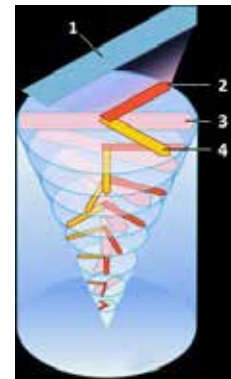
biztosíthatja a tápanyagok folyamatos jelenlétét. Az éjszaka a felszíni vízrétegekbe emelkedő zooplankton (pl. krillfajok) a fitoplanktont fogyasztja.

A világszerte terjedőben lévő, enyhén savas édesvízi tavakban algavirágzást okozó *Gonyostomum semen* (Raphidophyceae) zöldalga diurnális mozgást végez a víztestben (6/6. ábra). Mozgását páros ostorszerve segíti. Éjszakára a tápanyagban gazdag hypolimnionba süllyed (gravitaxis), azonban a felfelé irányuló mozgása már endogén ritmust, és így összességében diurnális ciklust mutat (Rohrlack 2020).



6/6. ábra. A *Gonyostomum semen* zöldalga diurnális vertikális mozgása a víztestben klorofill-a koncentrációjának mérése alapján. A jobboldali színskála mutatja a klorofill-a koncentrációt. A szaggatott fekete vonal azt a vízmélységet jelöli, ami alatt a műszerek nem regisztráltak fényt [Rohrlack (2020) nyomán módosítva].

Fontos eleme a napszakos migrációnak az, hogy a szervezetek mindig más pelagikus területre érkeznek, ami a források hatékonyabb felhasználását jelenti. Ezt azzal érik el, hogy a vertikális mozgás nem egyenes vonalú, hanem az ún. **Ekman-spirál** eredménye, amely a vízáramlás és a szél kölcsönhatásaként keletkezik (Barnes 1991).



6/4. kép. Ekman-spirál az északi féltekén. 1-Szélirány, 2-Vízfelszínre ható erő, 3-Aramlás iránya, 4-Coriolis-erő © Timer

6.2.2 Szezonális migráció élőhelyek között

Az élőhelyek közötti szezonális mozgások leggyakrabban az élőhely állapotának kedvezőtlené válásával és egy másik, távolabbi élőhely kedvezőbb körülményeivel függenek össze. Az effajta mozgás nagyon gyakori, a legelők leromlása, az időszakos vizek kiszáradása, vagy klimatikus hatások eredményeként. Ilyen például a téli és nyári legelőterület közötti vándorlás. A Serengeti Nemzeti Parkban a csíkos gnúk (*Connochaetes taurinus*)

és más nagytestű növényevők időszakos vándorlása az esős és száraz évszakban elérhető táplálék térbeli eloszlásának változásával kapcsolatos. Rovarok között is találunk szezonális élőhelyváltást: egyes területeken a burgonyabogár áttelelés céljából tömegesen jelenik meg erdőségeken, ahol a talajban készített kamrában átveszeli a kedvezőtlen időszakot, majd a következő tavasszal onnan repül a burgonyaföldekre (Weber és Ferro 1993). Az arktikus



6/5. kép. Karibuk (*Rangifer tarandus*, Cervidae) vándorlása © Kratas Ward

területeken, például Grönlandon, a karibu (*Rangifer tarandus*) és a pézsmatulok (*Ovibos moschatus*) (5/14. kép) nyári migrációját összefüggésbe hozzák az egyes területek eltérő parazitáltságával, ami különösen súlyossá vált a közelmúltbeli klimatikus változások következtében (Kutz és mtsai 2014).



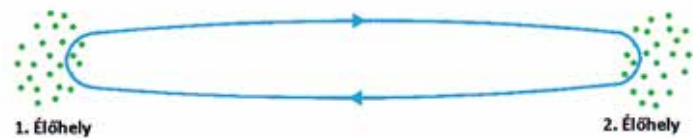
6/6. kép. Sarkantyús kabóca (*Nilaparvata lugens*, Delphacidae) © pestnet.org

Az eltérő fenotípusú alakoknál előfordulhat kontinens léptékű térbeli szezonális mozgás is. Az ilyen nagy távolságokat a kistestű rovarok saját erőből nem képesek megtenni, ezért például kedvező irányú szelek segítségével jutnak el távolabbi helyekre. A Délkelet-Ázsiában fontos rizskártevő kabócafaj (*Nilaparvata lugens*) esetében a „rövidszárny” gén domináns és csak akkor vált a populáció a

hosszúszárnyú állapotra, ha a táplálék minősége romlik (a rizs levelében az esszenciális aminosavak mennyisége csökken). A kabóca a trópusi (Fülöp-szigetek) és a mérsékelt éghajlatú területek (Kína és Japán egyes részei, Korea) között vándorol. A trópusi területeken a rövidszárnyú alak, a mérsékelt égövön kezdetben a hosszúszárnyú, majd a szaporodás során ismét a rövidszárnyú forma az uralkodó. A populációkat a dél-nyugati monszun szelek és a tájfunok szállítják északra tavasszal és kora nyáron. A trópusi területekre pedig ősszel az észak-keleti monszun szelekkel kerülnek vissza az egyedek (Wu és mtsai 1994).

6.2.3 Nagy távolságú migráció

Ezt az élőhelyváltást a nagyobb (kontinens méretű) távolságokra történő mozgás, továbbá a migráció bekövetkezésében és irányultságában gyakran kimutatható genetikai meghatározottság ténye különbözteti meg az előbbi esettől, ezért külön tárgyaljuk (6/7. ábra). Ide tartoznak a valódi vonuló élőlények, elsősorban bizonyos madárfajok, de bőven találhatóak nagyobb távolságokat megtévő rovarok, sok hal-, néhány krokodilfaj, tengeri emlősök stb. A vonulás közbeni megállási helyek és az



6/7. ábra. Két élőhely közötti klasszikus szezonális migráció sematikus megjelenítése [Begon és mtsai (1990) nyomán módosítva].

oda-vissza útvonalak néha meglepően azonosak évről évre (6/8. ábra). A tengeri teknősök között a kergesteknős (*Dermochelys coriacea*) több ezer km-re eltávolodik szaporodási helyétől, bár az egyedi utak jelentős mértékben eltérnek (6/9. ábra). A madárfajok között több, rendkívül hosszú vonulási útvonallal rendelkező fajt ismerünk. Például a szürke vészmadár (*Puffinus griseus*) migrációja a Csendes-óceán déli területeiről északra, majd vissza átlagosan 198 napot vesz igénybe és ez alatt kb. 64 ezer kilométert tesznek meg a madarak (6/10. ábra). Ez egyben az eddig mért leghosszabb útvonal bármely vonuló



6/8. ábra. Nyomkövetővel ellátott halászsas (*Pandion haliaetus*) példány ősszel (kék vonalak) és tavasszal (piros vonalak) megtett vonulási útvonalai három vizsgált évben. Minden évben hasonló útvonalon vándorolt és nemcsak ugyanazokra a helyekre tért vissza, hanem meglepő pontossággal ugyanott időzött (kék és piros foltok). A sárga foltok hosszabb idejű tartózkodási területeket jelölnek [Alerstam (2006) nyomán módosítva].



6/7. kép. Kergesteknős (*Dermochelys coriacea*, Dermochelyidae) © U.S. Fish and Wildlife Service Southeast Region

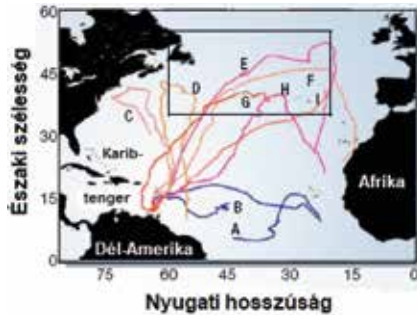


6/8. kép. Szürke vészmadár (*Puffinus griseus*, Procellariidae) © J. J. Harrison

2006). Magyarországon 1908-tól kutatják az ornitológusok egyedi jelölésekkel a madarak vonulását. Közel 100 év alatt 281 madárfaj 3,5 millió egyedét gyűrűzték meg, melyek közül 29

ezret külföldön fogtak vissza. Az egyes fajok vonulási jellegzetességeit a 2009-ben megjelent madárvonulási összefoglalóból ismerhetjük meg (Csörgő és mtsai 2009).

6.2.4 „Egyszeri visszatérés” típusú migráció



6/9. ábra. Nyomkövetővel ellátott kergesteknősök (*Dermochelys coriacea*) vándorlási útvonalai az Atlanti-óceánban. Az A-I betűk az egyes egyedeket, a színes vonalak az általuk megtett utakat jelölik. A fekete keret a halászzattal veszélyeztetett területet mutatja [Hays és mtsai (2004) nyomán módosítva]

Ebbe a kategóriába olyan speciális életciklussal jellemezhető élőlények tartoznak, melyek a születési helyükre egy alkalommal térnek vissza szaporodni, majd ezt követően elpusztulnak (6/11. ábra). Ilyen migráció típusú mutatnak a folyóvízekben szaporodó **anadrom** (vörös vagy kékhátú lazac, *Oncorhynchus nerka*) és a



6/11. ábra. „Egyszeri visszatérés” típusú migráció [Begon és mtsai (1990) nyomán módosítva].

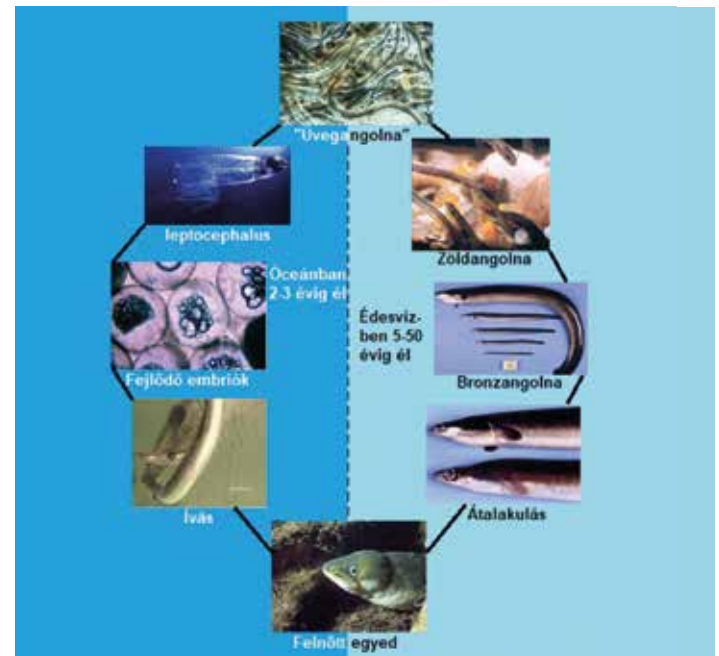


6/12. ábra. Az európai angolna (*Anguilla anguilla*) elterjedését a zölddel színezett terület mutatja, amely magában foglalja a szaporodási helyet is (Sargasso-tenger). Az elterjedés az európai kontinens szárazföldi részére is vonatkozik (nincs jelölve az ábrán), mert az egyedek az életük legnagyobb részét édesvizekben töltik.



6/10. ábra. A szürke vészmadár (*Puffinus griseus*) Új-Zélandon fészkel. 19 egyed mozgását és útvonalát vizsgálták. A kék vonalak mutatják a fészkelési terület körüli, táplálékszerzéssel összefüggő mozgásokat. A sárga vonalak az északi irányú migrációt (kezdetben a szigetek körül, majd a Csendes-óceánon északra), a narancsszínűek pedig az északi féltekén töltött idő alatti vándorlást és a költőhelyre visszairányuló migrációt mutatják [Shaffer és mtsai (2006) nyomán módosítva].

tengerekben szaporodó **katadrom** (európai angolna, *Anguilla anguilla*) halfajok. Elképesztően pontos orientációjuk a szülőhely megtalálására a rendkívül érzékeny szaglóhámval van összefüggésben. Az európai angolna 8-12 évesen a Sargasso-tenger területére tér vissza szaporodni (6/12. ábra), itt a nőstények lerakják ikráikat és a hímek megtermékenyítik azokat. Két-három évig tengervízben élnek, de fejlődésük nagyobb része (5-9 év) az európai kontinens édesvízeiben zajlik (6/13. ábra).



6/13. ábra. Az európai angolna (*Anguilla anguilla*) fejlődése. A felnőtt egyedek az európai kontinensről születési helyükre, a karibi térségben lévő Sargasso-tengerbe térnek vissza. Az ivarérett angolnák itt párosodnak. A megtermékenyített ikrákból kikelő lárvákat korábban külön fajként írták le (*Leptocephalus brevirostris*). A „leptocephalus” lárvákból kialakuló áttetsző „üvegangolnák” 2-3 évig fejlődnek a sós vizekben. Résztben a Golf-áramlat segítségével keletnek tartva jutnak el Európa és Észak-Afrika partjaihoz. A brakk-, majd édesvízbe lépő alakokat növedék, vagy zöldangolnának nevezik. Fokozatos növekedés (bronzangolna) után átalakulással érik el az ivarérett stádiumot (ezüstangolna) [van Ginneken (2006) nyomán módosítva].

6.2.5 „Egyetlen utazás” típusú migráció

Ebben a változatban (6/14. ábra) az oda- és visszatérő vonulás között nemzedékváltás történik. Ilyen ismétlődő mozgást mutat több nappali és éjjeli lepkefaj Európában. A bogáncslepke (*Vanessa cardui*), az admirális lepke (*V. atalanta*), vagy a gamma bagolylepke (*Autographa gamma*) délről érkezik Európa északi



6/14. ábra. „Egyetlen utazás” típusú migráció [Begon és mtsai (1990) nyomán módosítva].



6/9. kép. Bogáncslepke (*Vanessa cardui*, Nymphalidae)
Fotó: Szentesi Árpád

régióiba évente. Az imágók lerakják tojásaikat a tápnövényekre, majd elpusztulnak. A körülményektől függően akár több nemzedék is kifejlődhet abban a térségben ahová érkeztek, majd ősszel az utolsó nemzedék felnőtt egyedei délre vonulnak. Fontos elkülönítő szempont tehát, hogy **sohasem ugyanaz a felnőtt egyed tér**

vissza a kiindulási térségbe. Természetesen ennek a típusnak is vannak variációi. Közismert például a nagytestű és jól repülő királylepke (*Danaus plexippus*) migrációja. Az említett lepkefaj É-Amerika középső és keleti területei felett vonul ősszel dél felé és telét át egészen távoli pontokon, mint Mexikó. Sokáig az az elmélet tartotta magát, hogy az áttelelő helyekről visszatérő lepkék jutnak el eredeti szaporodási helyükre. Az újabb kutatások azonban azt bizonyítják, hogy a visszaút alatt több nemzedék is kifejlődhet. Az egy és a



6/10. kép. Admirális lepke (*Vanessa atalanta*, Nymphalidae)
Fotó: Deli Tamás

több generáció alatti visszatérés együttesen fordulhat elő ennél a fajnál. A szaporodási helyekre visszajutó lepkék kb. 10%-a érkezik közvetlenül Mexikóból, a 90%-uk az útközben szaporodó lepkék utódaiból kerül ki (Miller és mtsai 2012).



6/11. kép. Gamma bagolylepke (*Autographa gamma*, Noctuidae) a szárnyán látható, gamma-betűre hasonlító fehér mintázatról kapta nevét
Fotó: Deli Tamás

A fent említett királylepkénél, sok más rovarfajhoz hasonlóan, szoros negatív összefüggést van a lerakható tojások fejlettsége és a repülési aktivitás között, amit „oogenezis-repülés szindróma” névvel jelölnek (CG Johnson 1969). Ez azt jelenti, hogy a gonádok fejlődése a migrációs magatartást megelőzően leáll, mert a szaporodás és migráció alternatív állapotok. A jelenség azonban csak a nőstényekre érvényes, a hímek szaporodási aktivitása és a migráció összeegyeztethető.

6.3 A DISZPERZIÓ VÁLTOZATAI

Bár a diszperzió (szétterjedés) iránya általában véletlenszerű, mintázatok ekkor is keletkeznek. Amint azt alább bemutatjuk, a diszperziót különböző szempontok szerint csoportosíthatjuk, melyek között helyet kap például a szaporodás, a génáramlásra gyakorolt hatás, az irányultság, a relatív távolság, a folyamat sebessége. Ezen a helyen elsősorban az állatfajok diszperziós sajátosságaival foglalkozunk (a növényfajokra vonatkozókat lásd a 6.TA3-ban).

A szaporodással kapcsolatos diszperzióknak két típusát különböztetjük el:

- a **születési** (natális) diszperzió mértéke azt a távolságot jelenti, amely a születési és első szaporodási hely között mérhető (szociális csoportokra is értelmezhető);
- a **szaporodási diszperzió** mértéke azt a távolságot jelenti, ami két egymást követő szaporodási hely között mérhető. Például a hím széncinegékénél a szaporodási diszperzió kb. 300 m, míg a fiókák születési helyüktől átlagosan 1000 m távolságra mennek el (születési diszperzió) (Könczey és mtsai 1997).

A génáramlásra leginkább e két típusnak van hatása, mert a nagyobb területhűség, vagyis kisebb mértékű diszperzió fokozott mértékű beltenyészést jelenthet és viszont, a kisebb területhűség növelheti a „kikereszteződést” (Clobert és mtsai 2001). Mindkettő létrejöttébe beleszól az egyed aktuális állapota (fiziológiai, parazitáltsági stb.), ezért megkülönböztetnek ún. **kondíciófüggő** diszperziót is (Bowler és Benton 2005). Az európai őznél (*Capreolus capreolus*) megfigyelték, hogy bizonyos egyedek kevésbé voltak hajlamosak arra, hogy területüket elhagyják. Ezek az egyedek rosszabb kondícióban voltak társaiknál. Testtömegük jóval kisebb volt és mindegyikük erősen fertőzött volt fonálférggekkel (Debeffe 2014). Egy másik esetben viszont a fészkekben élő ektoparazitákkal, például az *Oeciacus vicarius* fecsképoloskafajjal, erősen fertőzött fészkekből származó sziklafecske (*Petrochelidon pyrrhonota*) egyedek hajlamosabbak voltak újabb élőhelyeket felkeresni, mint a kevésbé fertőzött társaik (Boulinier és mtsai 2001). Egy további, ugyanezen szerzők által végzett vizsgálat szerint a csüllő (*Rissa tridactyla*) fészkelőtelepein gyakori madárkullancs (*Ixodes uriae*) fertőzési intenzitásának növekedésével csökkent a populációdensitás, mert a fertőzött és ezért sikertelenül



6/12. kép. Csüllő
(*Rissa tridactyla*, Laridae)
© Yathin S. Krishnappa

jutás véletlenszerűen (pl. széllel vagy madarak segítségével) történik. Ilyen volt például a Hawaii-szigetek benépesülése;

(b) **fokozatos diszperzió**, amely populációk különböző sebességű mozgása generációkon át, melynek irányát és a diszperziós terület alakját a környezet sajátosságai szabják meg. Így terjeszkedett például Dél-Amerikában az Afrikából átjutott pásztorogém (*Bubulcus ibis*), vagy a gyilkos méh (*Apis mellifera* hibrid). Észak-Amerika területén több, Európából és más kontinensekről származó növény és állatfaj telepedett meg. Például a közönséges fagyal (*Ligustrum vulgare*), a házi veréb (*Passer domesticus*), de Florida mocsaraiban ma már a nilusi krokodil (*Crocodylus niloticus*) is megtalálható. Európa sem kivétel e tekintetben: meghonosodott a nyáriorgona (*Buddleja davidii*), terjedőben van



6/14. kép. Pásztorogém
(*Bubulcus ibis*, Ardeidae)
© P. Lastra

a mosómedve (*Procyon lotor*) és a szürke mókus (*Sciurus carolinensis*) is;

(c) **szekuláris diszperzió**, evolúciós időben történő, nagy léptékű, több száz generáció alatt zajló folyamat, melynek során új fajok is keletkezhetnek. Elsősorban a fosszilis adatokban látjuk nyomát. Például a ló ősei Észak-Amerikában alakultak ki, lassú diszperzió és evolúciós változások közepette átjutottak Ázsiába és itt fenn is maradtak, miközben őshazájukban kihaltak.

szaporodó egyedek a fészkelőhelyeket nagyobb valószínűséggel hagyták el (6/15. ábra).

A **mozgás relatív sebessége és kiterjedése** alapján háromféle nagyobb távú diszperziót különböztünk el:

(a) **ugrásszerű** diszperzióról beszélünk, ha egy környezeti akadályt folytonos mozgással nem lehet leküzdeni, az élőhelyre



6/13. kép. Madárkullancs
(*Ixodes uriae*, Ixodidae)
© Natural History Museum, London

meg. Így terjeszkedett például Dél-Amerikában az Afrikából átjutott pásztorogém (*Bubulcus ibis*), vagy a gyilkos méh (*Apis mellifera* hibrid). Észak-Amerika területén több, Európából és más kontinensekről származó növény és állatfaj telepedett meg. Például a közönséges fagyal (*Ligustrum vulgare*), a házi veréb (*Passer domesticus*), de Florida mocsaraiban ma már a nilusi krokodil (*Crocodylus niloticus*) is megtalálható. Európa sem kivétel e tekintetben: meghonosodott a nyáriorgona (*Buddleja davidii*), terjedőben van

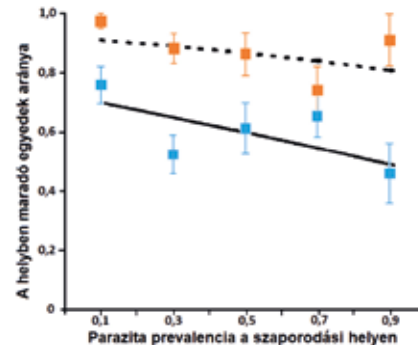


6/15. kép. A pásztorogém diszperziója az amerikai kontinensen
© L. Shyamal

A **diszperzió iránya** lehet teljes mértékben **véletlenszerű**, de **irányított** is. Az előbbi az evolúciós elkülönülés ellenében hat, homogénizál, mert a génáramlás nem korlátozott. Az utóbbi azt jelenti, hogy valamilyen diszperziót elősegítő szervezet közreműködésével az állati vagy növényi szaporítóelem a csírázásra/növekedésre megfelelő környezetbe jut, vagy a diszperzió iránya egy adott fenotípus sajátossága. Ez egyben lehetővé

teszi az evolúciós differenciálódást, amely meglepően gyorsan és kis térléptékben is történhet. Erre példa lehet a következő: 36 év alatt egy folytonos erdőterületen fészkelő szincinege-populáció (*Parus major*) mutatott testtömeg szerinti szegregációt (Garant és mtsai 2005). Az erdő jobb élőhelynek tekinthető északi részén nagyobb testtömegű fiókák repültek ki a fészkekből, mint a déli területen (e tulajdonság heritabilitása kétszerese volt a déli területen mérhetőnek). Pedigré analízissel kimutatták, hogy a teljes területről az átlagnál jobb minőségű (nagyobb testtömegű) egyedek az északi részekre telepedtek le, vagyis az egyedek térfoglalása nem random módon kapcsolódott a fenotípusukhoz. Garanték ezt diszperzióknak tekintik, amely Hassel és Southwood elképzelése szerint (6/1. ábra) inkább triviális mozgásnak felel meg, mert nem foglal magában élőhelyfoltok közötti mozgást, vagy area-kiterjesztést. A vizsgálat másik érdekessége, hogy ebben az esetben a nem random diszperzió már finom térbeli skálán is szegregációt eredményezett egy jelentős rátermettségű társulással bíró tulajdonság esetében (Storz 2005) (6.TA4).

A **diszperzió módja** az élőhely fizikai léptéke és az élőlény tulajdonságai szerint változhat. Nyilvánvalóan tűnik, hogy a két tényező viszonya a testmérettel is összefügg, mert ez a környezet érzékelésének szintjét (durva vagy finom szemcsézettség) (8.TA1) meghatározza. A térbeli áthelyeződés módja – a fejlődési állapottól függően – még egyetlen taxont vizsgálva is eltérhet. Például a pókfajok mikro-, mezo- és tájlépték szerint változtatják ennek módját. Mikroélőhely léptéken a táplálékszerzési aktivitás talajon, levélfelületen stb. azonos a triviális mozgással. Mezoléptéken (rövidebb távon) és tájléptéken (nagyobb távolságon) a helyváltoztatáshoz fonállal segített vitorlázást használnak (Samu és mtsai 1999). Ezeket a mozgásokat azonban csak akkor tekinthetjük diszperzióknak, ha area-kiterjedéssel járnak. A parazita szervezetek jelentős



6/15. ábra. Az ábra a sikeresen (narancssárga négyzetek, szaggatott vonal) és sikertelenül (kék négyzetek, folytonos vonal) szaporodó csüllők (*Rissa tridactyla*) helyhűségét mutatja az egyre növekedő ektoparazita (*Ixodes uriae* kullancsfaj) fertőzöttségi arány függvényében. A sikertelenül költő egyedek nagyobb mértékben hagyják el a területet, mint a sikeresek. A függőleges szakaszok a standard hibát jelölik [Boulinier és mtsai (2001) nyomán módosítva].

része a gazda helyváltoztatásával jut addig nem kolonizált élőhelyekre, miközben a gazda vizeletével, ürülékével vagy más módon a parazita szaporítóképletei elhagyják a gazda testét.

A diszperzió ökológiai szempontból nagy jelentőségű, mert befolyásolja a populációk dinamikáját (6.TA5), térbeli eloszlását, valamint a közösség szerkezetét is. Különösen fontos szerepe van a diszperzióknak a metapopulációs dinamika folyamatainak magyarázatában; ekkor a forrás és nyelő foltok közötti egyirányú mozgásról van szó (23.3.1). Evolúciós hatása megmutatkozik a populációk közötti génáramlásban (részletesen lásd Bohonak 1999), a helyi adaptációs folyamatokban (5. fejezet) valamint a fajképződésben. A migráció és a diszperzió **evolúciós stratégiává** válhatnak és kapcsolatban állhatnak az **ideális szabad eloszlással** is (6.TA4).

A diszperzió intenzitása a denzitás növekedésével növekszik, ami a helyi populáció méretét csökkenti. Megfigyelték, hogy a fiatal partifecskek (*Riparia riparia*) a kirepülés után igen távoli helyeket is felkeresnek. Afrikai telelésükből visszatérve 55%-uk azon a fészektelepen szaporodott, ahol született, 87%-uk tíz km-en belül és csak 2%-uk 100 km-rel távolabb (Mead és Harrison 1979). Hasonló adatok ismertek a



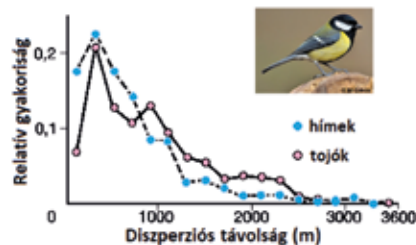
6/16. kép. Partifecskek (*Riparia riparia*, Hirundinidae) löszfalba vájt fészeküregük előtt
© Szép Tibor

széncinegéné is (6/16. ábra). A diszperzió szorosan összefügghet az élőhely típusával is. Az efemer élőhelyeken élő rovarfajok sok esetben jobban repülnek, mint a stabil élőhelyeken élők. Más fajok az „üres” élőhelyeket kedvelik (pl. *Macropygia* genusba tartozó kakukkalambfajok, 21/3. és 21/4. képek), és a terület vagy sziget kolonizációjának



6/17. kép. Bozótka (Centropus superciliosus, Cuculidae)
© Adrian Valenzuela

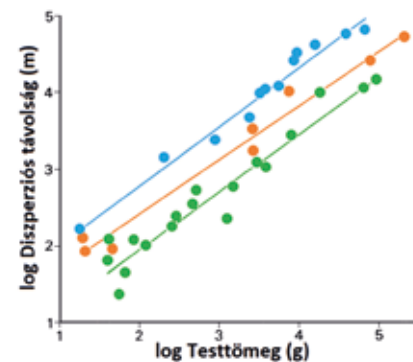
előrehaladtával el is távoznak onnan (ezek az ún. „szupercsavarvargó” fajok). Egyes fajok (pl. a *Centropus* genusba tartozó bozótka-kakukok) viszont éppen a benépesült területeket kedvelik, mert az életlehetőségeik ott teremődnek meg (6.TA6).



6/16. ábra. Széncinege (*Parus major*) egyedek születési és első költési helye közötti diszperzió mértéke [Greenwood és mtasai 1978] nyomán módosítva].

A diszperzió közben megtett távolság erős pozitív kapcsolatot mutat a testtömeggel és összefügg a táplálkozás típusával is. A növényevő emlősök a legkisebb, a vegyes táplálkozásúak nagyobb és a ragadozók a legnagyobb távolságokat teszik meg a diszperzió során (6/17. ábra).

Invázióról akkor beszélünk, ha idegenhonos állat- és növényfajok véletlen eseményként vagy szándékos behurcolással megtelepednek más közösségekben, és rövid idő alatt jelentős egyedszámot érnek el. A megtelepedett idegenhonos fajok további inváziója diszperzióval valósul meg. Számtalan példa áll rendelkezésre, melyek száma a megnövekedett mértékű, kontinensek közötti emberi utazással és anyagszállítással fokozatosan emelkedik. Ilyen a burgonyabogár (*Leptinotarsa decemlineata*), amely



6/17. ábra. Észak-amerikai emlősök testtömege és a diszperziós távolsága (medián) közötti allometrikus kapcsolat. A kék pontok a ragadozókat, a narancssárgák a vegyes táplálkozásúakat, a zöldek a növényevőket jelölik [van Vuren (1998) nyomán módosítva].



6/18. kép. A burgonyabogár (*Leptinotarsa decemlineata*, Chrysomelidae) diszperziója Európában
© Spedona

a növény- és állatfajoknak [selyemkóró (*Asclepias syriaca*), kaukázusi medvetalp (*Heracleum mantegazzianum*), bálványfa (*Ailanthus altissima*), ürömlevelű parlagfű (*Ambrosia artemisiifolia*), gyalogakác (*Amorpha fruticosa*), kukoricamoly (*Ostrinia nubilalis*), gyapjaslepke (*Lymantria dispar*), amerikai medvelepke (*Hyphantria cunea*) stb.], melyek diszperzió útján Magyarországon is elterjedtek és most is terjednek, mellest gazdasági problémákat is okozhatnak. A klimatikus változások, mint az elmúlt évek során mért fokozatos melegedés, kedveznek

1922-ben történt behurcolása (Bordeaux) óta először Európát, mára pedig már Belső-Ázsiát is meghódította. A seregélyt (*Sturnus vulgaris*) többszöri próbálkozás után sikeresen betelepítették az USA-ba, ahol napjainkra már szinte az egész észak-amerikai kontinensen megtalálható. Se szeri, se száma azoknak



6/19. kép. Amerikai lepkebabóca (*Metcalfa pruinososa*, Flatidae)
© Kárpáti Marcell

melegkedvelő fajok északi irányú haladásának. Ilyen például a Magyarországon is kimutatott lepkekabóca (*Metcalfa pruinos*), amely egyike az újonnan megjelent állatfajoknak. A hazai inváziós állatfajokról részletes információk találhatóak Haraszthy (2022) összefoglalójában. [https://www.dunaipoly.hu/hu/tudastar/kiadvanyok/rosalia]

6.3.1 Populációs és ivari különbségek a diszperzióban

A diszperzió intra- és interpopulációs variabilitást mutat. Az ecetmuslica (*Drosophila melanogaster*) laboratóriumban nevelt és vad populációi között különbség van a mozgásaktivitás mértékében. Az előbbi egyedei kisebb mozgásszintet mutattak, mint a vad testvéreik, amelyek „rászorulnak” a diszperzióra. Az eltérő mozgásaktivitású populációk között genetikai különbségeket is kimutattak.

A diszperzió mértékében az ivarok között is eltérések lehetnek. Míg a madarak esetében a tojók, az emlősök között a hímek hajlamosabbak a diszperzióra. Ez a párkapcsolati rendszerrel is összefüggésben áll: az emlősök nagy része poligám, a madarak nagyobb része szociálisan monogám. Az emlős hímek esetében, az előbbiből következően, az utódnemzedék felneveléséhez való hozzájárulás jóval kisebb, mint a madaraknál. A diszperziós képesség ivari különbsége különösen kifejezett egyes rovarfajoknál, ahol a nőtény nem tud repülni, míg a hím rendszerint aktív [pl. a gyapjaslepke (*Lymantria dispar*), kis téli-araszoló (*Operophtera brumata*), nagy szentjánosbogár (*Lampyrus noctiluca*)].



6/20. kép. Nagy szentjánosbogár (*Lampyrus noctiluca*, Lampyridae) világító nőténye © Wofl~commonswiki

fajainál]. Ugyanazok a gének több fenotípust is meghatározhatnak, melyeknek eltérő környezetekben, vagy ugyanazon környezet eltérő állapotaiban lehet szelektív előnyük (fenotípusos plaszticitás), és ezen fenotípusok között szisztematikus váltás is történhet a környezet függvényében (reakciónorma). Azt a jelenséget, amikor egy populációban a környezet változásától függően egy



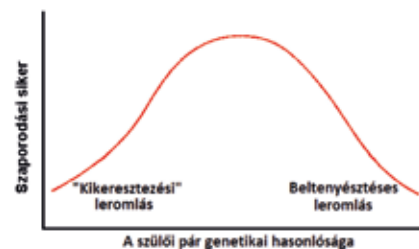
6/21. kép. Csupasz tarkalepke (*Heterocephalus glaber*, Heterocephalidae) © Roman Klementschtiz

A populációméret növekedése vagy a környezet leromlása miatt előállhat a források szűkössége. Gyakori (különösen rovarok között), hogy ilyenkor a domináns rövidszárnyú (brachypter) egyedek között megjelennek a hosszúszárnyú (macropter) alakok [pl. a molnárpóloska (*Gerris*) és tücsök (*Acheta* és *Gryllus*) genusok

genotípusnak hosszú- és rövidszárnyú, szárnyas és szárnyatlan stb. alakjai fordulnak elő **többallakúságnak** (polifenizmusnak) nevezzük. Az emlősök körében a szociális életmódú csupasz tarkaló (*Heterocephalus glaber*) legalább két eltérő testméretű kasztot képez (O’Riain és mtsai 2000). (Ez az állapot különbözik a **polimorfizmustól**, amely során több fenotípus egyidejűleg van jelen ugyanabban a környezetben.)

6.3.2 Diszperzió, mint a beltenyésztés elkerülésének módja

A diszperzió a **beltenyésztéses leromlás** (beltenyésztéses depresszió) ellen hat. Egy szécinege-populációt (*Parus major*) vizsgáltak 17 éven át Angliában. Valamennyi egyed ivarát és származását ismerték. Megállapították, hogy a közeli rokonságban lévő egyedekből képződött párok esetében a fiókamortalitás 27,7%, a nem rokon egyedek szaporodásából származó utódmortalitás csak



6/18. ábra. A szülők genetikai hasonlóságának hatása a szaporodási sikerre (hipotetikus görbe) [Price és Waser (1979) nyomán módosítva].



6/22. kép. Réti tarkalepke (*Melitaea cinxia*, Nymphalidae) © Górád Ádám

előbb-utóbb beltenyésztéses leromlást eredményezhet. Saccheri és mtsai (1998) azt tapasztalták, hogy a réti tarkalepke (*Melitaea cinxia*) 42 lokális populációja közül hét pusztult ki, mert ezek kisméretű és izolált populációk voltak és a táplálékforrások is csökkentek (6/19. ábra). Az elsődleges tényező azonban az alacsony

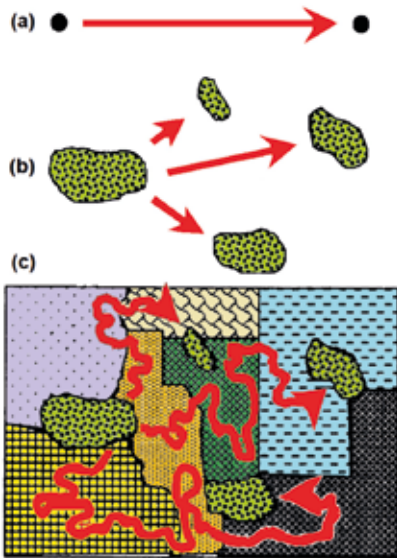
16,2% volt (Greenwood és mtsai 1978). Általánosságban a 6/18. ábrán látható hipotetikus görbe írja le a genetikai rokonság és a szaporodási siker összefüggését. Ha a diszperzió mértéke alacsony, akkor az egyedek genetikai rokonsága olyan magas lehet a populációban, hogy a káros allélok felszaporodása révén



6/19. ábra. A réti tarkalepke (*Melitaea cinxia*) 42 populációjában mért heterozigócia mértéke és a becsült kihalás valószínűsége [Saccheri és mtsai (1998) nyomán módosítva].

genetikai változatosság (heterozigócia) volt, amire az ökológiai faktorok csak ráépültek. A beltenyésztés csökkentette a tojások kelési százalékat, a lárvatúlélést, és az imágók élettartamát, melyek fontos rátermettségi komponensek (5.2.6).

6.4 A MIGRÁCIÓ ÉS DISZPERZIÓ „KÖLTSÉGEI”



6/20. ábra. Diszperziós útvonalak. (a) A legtöbb ökológiai és evolúciós modell valamint a fogás-jelölés-visszafogás analízis a diszperziót két pont közötti legrövidebb távolsággal méri. (b) A folt-mátrix modell a szigetbiogeográfiai vagy metapopulációs elméletekre jellemző. A modell a szigetfoltok között található mátrixot homogénnek tekinti. (c) Tájékológiai megközelítés, ami heterogén mátrixba ágyazott foltok között realiztikus mozgást mutat. A piros nyilak a diszperziós mozgást jelölik [Wiens (2001) nyomán módosítva].

Ez az adat azonban teljesen félrevezető lehet, mert semmi alapunk nincs azt feltételezni, hogy a lepke az egyik pontból a másikba egyenes mentén jutott. Ellenkezőleg! Valószínű, hogy a két, például 50 méterre fekvő pont között több száz métert vagy több kilométernyi távolságot repült, esetleg nagy vargabetűk mentén (6/20. ábra).

A **táj** (8.2.4) egy rendkívül heterogén, élőhelyfoltokból álló topográfikum, amelyben a diszperzió során az előrehaladást különféle tényezők segítik és akadályozzák. Ugyanakkor Wiens (2001) felfogása szerint a táj a diszperzió szempontjából nemcsak különböző minőségű foltok összessége, hanem egy ún. **ráfordítás–megtérülés** vagy **költség–haszon** felület is, melyen áthaladva az egyed, a különféle aktivitások folytán, a költség–haszon egyenlegek sorozatát éli át. A felületen „hozam-csúcsok” található (amelyekre fel kell kapaszkodni),

Az élőlényeknek korlátozott mennyiségű „energiájukat” számtalan fiziológiai folyamat és viselkedés között kell megosztaniuk. Ezért a legtöbb viselkedési eseményben felfedezhetünk egyfajta ráfordítás–megtérülés stratégiai elemet.

A diszperzió során egy élőlény egyik pontból egy másik pontba bizonyos útvonal mentén jut át. A két pont közötti mozgást a közbülső terület mérete és minősége azonban alapvetően befolyásolja. Emiatt a távolság meghatározásánál nehézségek adódhatnak. Ha például egy lepkét megjelölünk, majd a megfogási helytől bizonyos távolságra visszafogjuk, megállapíthatjuk a két pont közötti legrövidebb távolságot.

ahol az előnyök túlhaladják a költségeket, és „völgyek”, ahol a hátrányok uralkodnak. [Szembetűnő a hasonlóság Wright (1932) híres „adaptív tájkép” populációgenetikai elméletével.] A „csúcsok” és „völgyek” miatt a megtett teljes útvonal nem egyenes, hanem kanyargós. Egyenes vonalú haladás is lehetséges, de ebben a topográfiai környezetben az így elért nyereség kisebb lenne az elérhető maximumnál. Akkor érdemes egyenes vonalban haladni, ha a környezet homogén, vagy az élőlény erősen élőhely-specialista (vagyis speciális foltokba akar eljutni, az alkalmatlan foltokon és a közbülső mátrixon csak áthalad).

A migráció energiaköltségét egy példán mutatjuk be. Két fülemüleri-gő-faj (*Catharus ustulatus* és *C. guttatus*) egyedei a Kanada és Panama közötti 4800 km távolságot átlagosan 42 nap alatt teszik meg. Ebből 18 napon át éjszaka repülnek, átlagosan 265 km-t megtéve kb. 4,6 óra alatt, a fennmaradó időt pihenéssel töltik. A vonulásuk azonban nem folyamatos, hanem többször megszakítják



6/23. kép. Flötázó fülemüleri-gő (*Catharus ustulatus*, Turdidae) © VJAnderson

összesen 24 napot táplálkozással töltenek a madarak. A repülési napokon a becsült átlagos energiafelhasználás 130 kJ, melyből 71,3 kJ-t a repülés igényel. A megállások idején az energiafogyasztás 88 kJ/nap. A teljes energiaköltség a migráció alatt 4450 kJ, ami kilométerenként 0,93 kJ felhasználást jelent. A repülésre csak az összes energiakiadás 29%-át fordítják. Ebből az a meglepő eredmény következik, hogy a madarak a nagyobb, azaz kb. kétszeres energiahiányt a megállások ideje alatt használják fel. A „pihenőnapok” sokszor kényszerek (mert a körülmények alkalmatlanok repülésre, pl. alacsony hőmérséklet) következtében iktatódnak be. Ilyenkor, ha erre lehetőség van, intenzív táplálkozással pótolják a felhasznált energiát. Mind a repülés, mind pedig a „pihenés” a megállók idején különösen energiaigényes tevékenység a hűvös időben. Hideg éjszakákon a madarak nem repülnek, viszont ilyenkor a termoregulációra használt energiamennyiség két és félszerese a repülés energiaköltségének (Wikelski és mtsai 2003).

Az energiafogyasztás mértékének és a megállás–repülés viszony arányának megállapítására a kutatók (Wikelski és mtsai 2003) deutérium (^2H vagy D) és oxigén (^{18}O) izotópokat használtak [tágabb értelemben olyan nehézvizet, melyben a deutérium mellett lévő oxigént a 18-as tömegszámú izotópja helyettesíti (D_2^{18}O)]. A madarakat egy 600 km-es szakaszon, a kezdeti jelölés (0,1 ml izotópokkal jelölt víz injekciója) után visszafogták és vérminták vizsgálatával mérték az energiafogyasztást. Az eredmények azt mutatták, hogy a madarak közel ugyanazzal a testtömeggel és zsírmennyiséggel rendelkeztek a migrációs repülés előtt és után (csupán 6%-os testtömegcsökkenés jelentkezett). A naponta megtett repülési távolság energiaszükségletét valószínűleg úgy szabályozták, hogy ne haladja meg a testtömeg és a zsírtartalékok 6%-nál nagyobb

csökkenését. A vonulási repülésre fordított energia (130 kJ/nap) jóval kisebbnek adódott, mint a fiókanevelési időszakban mért napi szükséglet.

A növényi szaporítóképletek létrehozásával és azok elterjesztésével összefüggésben is megállapíthatunk **ráfordítás–megtérülés** viszonyokat. Egyfelől az anyanövény nem képezhet akármilyen mennyiségben és méretben szaporítóképleteket. Az első tényező az anyanövény szaporodási sikerét, a második a csíranövény hatékony fejlődését biztosítaná. A nagyméretű mag, jelentős tápanyag tartalékokkal, feltétlenül előnyös olyan élőhelyen, amely tápanyagban szegény és a fiatal növénynek jelentősen meg kell erősödnie, mielőtt magát elláthatja (pl. a kókuszpálmák magja). Nagy magvakat a növény azonban csak korlátozott számban hozhat létre, vagyis a magtömeg és a magszám **negatív korrelációban** (trade-off) áll. Másfelől a magvak repítő- és terjesztőkészülékai, mint például a zergeszarv

(*Proboscidea louisianica*) horgai, vagy a ragadós felületek, lebegtető légkamrák, szárnyak, mind az anyanövény további ráfordításai. A magtömeg és a terjedőképességet segítő képletek mérete között szintén van kapcsolat, de az összefüggés nem olyan szoros, mint a magszám és méret között, mert a diszperzió sokféle módon



6/24. kép. A *Proboscidea louisianica* (Martyniaceae) hatalmas horgaival állatok bundájába akad
Fotó: Szentesi Árpád

valósulhat meg. A kisebb és nagyobb magvak egyaránt szállíthatnak állatok kültakaróján vagy emésztőrendszerében. Ugyanakkor az orchideafajok rendkívül nagyszámú apró, porszerű magja főleg széllel terjed. A mozgó víz is hatékonyan továbbít különböző méretű magokat (6.TA3).

6.TA1 A JANZEN–CONNELL-MODELL

A szaporítóképletek (propagulumok) keletkezési helyüktől, az anyanövénytől való elterjedését többféle modell írja le (Nathan és Casagrandi 2004). Valamennyiben közös, hogy az anyanövénytől való távolság növekedésével gyorsan csökken a propagulumok száma. Azok a magvak, amelyek közvetlenül az anyanövény szomszédságában maradnak, kevésbé képesek annak gátló hatása mellett felnövekedni, és a magpredátorok általi elfogyasztásuk – magas denzitásuk miatt – sokkal valószínűbb. A távolabbra kerülő magvak túlélése jóval kedvezőbb lehet. A túlélés függ a magprodukción mértékétől, a diszperzióban közreműködő szervezetek aktivitásától, az anyanövénytől való távolságtól, valamint a magot vagy csíranövényt fogyasztó szervezetek jelenlététől és denzitásától is. A magvak számát és a túlélési valószínűséget leíró görbe metszéspontja alatti terület adja meg a nettó utódszámot. Legismertebb Janzen (1970) és Connell (1971) egymástól függetlenül leírt modellje (6.TA1/1. ábra), mely szerint a túlélők várható egyedszáma maximum görbe szerint alakul. A Janzen–Connell-modell szerinti görbe balra aszimmetrikus eloszlást mutat.



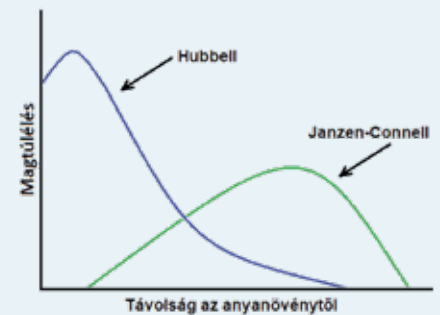
6.TA1/1. ábra. A Janzen–Connell-modell: a passzív úton szétterjedő magvak sorsát leíró hipotetikus görbék. A kék vonal az elméletileg várható túlélési lehetőséget fejezi ki [Howe és Westley (1988) nyomán módosítva].

A Janzen–Connell-féle modell csak általános és hipotetikus összefüggéseket fogalmaz meg. A valóság gyakran eltér ettől, mert véletlenszerű és egyéb hatások jelentősen befolyásolják a mageloszlást. Realisztikusabb a Hubbell (1980) által javasolt modell, amelynél a magtúlélés sokkal nagyobb az anyanövény közelében, mint az előbbi modellben, és gyorsabban csökken a távolsággal, mint a Janzen–Connell-féle modellnél (6.TA1/2. ábra).

Hubbell a közösség diverzitásának fenntartásában elsődleges szerepet tulajdonít a kifejlett egyedek és a propagulumok diszperziójának (21.3.2).

6.TA2 A MIGRÁCIÓ ÉS DISZPERZIÓ VIZSGÁLATÁNAK METODIKÁI

A migráció és diszperzió természetes körülmények közötti vizsgálata technikailag nem könnyű feladat. Ha vizsgálatainkban nem kívánunk a nagytestű élőlények körére szorítkozni, akkor szembe kell nézni azzal a ténnyel, hogy az élővilág fajainak egyedei túlnyomó többségben aprók, vagy éppen parányiak és ezek tanulmányozása nagy nehézségekkel jár. Újabban **telemetriás** (rádióhullámok passzív vagy aktív felfogásán alapuló) eljárásokat alkalmaznak és egyre elterjedtebbek a térbeli eloszlások és mozgások nyomon



6.TA1/2. ábra. Hubbell és Janzen–Connell (J–C) magtúlélési modelljének összehasonlítása. Hubbell szerint a túlélés az anyanövény környezetében magasabb, mint a J–C-féle modell által jósolt, amely a túlélők maximumát az anyanövénytől távolabb alakítja ki. Továbbá, a túlélés relatíve lassan csökken, szemben a J–C-féle modellel.

követésénél. Régóta alkalmaznak nagyobb rajokban repülő élőlények (pl. sáskarajok, vonuló madárcsapatok) mozgásának követésére rádiólokátorokat (röviden **radarokat**, „RADio Detection And Ranging”). A radarok segítségével történő észlelés a többé-kevésbé pontos fajmeghatározást is lehetővé teszi (testtömeg, alak és szárny-csapás-frekvencia alapján). Jelentős előrelépés volt az ún. **transzponderek alkalmazása**, amelyek passzív módon, a rájuk irányított hullám modulálásával jelzik annak az állatnak a helyét, amelyikre erősítették. Az elektronikai miniatürizálás szerencsére igen sok esetben segíthet. A **rádióadó**k tömegét sikerült 400 mg(!) alá csökkenteni, ami lehetővé teszi rovaregyedek (pl. szöcskék, szitakötők, futóbogarak) mozgásának követését (Wikelski és mtsai 2006). Igen



6/25. kép. Rádióadóval jelölt Mormon szöcske (*Anabrus simplex*, Tettigoniidae) © Lorch és Gwynne (2000), doi: 10.1007/s001140050743

széles körű alkalmazást nyertek kistömegű automatikus **adatregisztrátók**, melyeket állatokra erősíthetnek, és hosszú távon gyűjtik az adatokat a levegőben vagy vízben mozgó egyedek helyzetéről. Lényegében a nappalok hosszúságát mérve (**geolokátorok**), a madarakra erősített adatgyűjtők segítségével határozták meg a vándor albatrosz (*Diomedea*

exulans) egyedeinek téli táplálkozási helyét a déli sarkvidéki tengeren. A geolokátoroknál sokkal pontosabb, de jóval költségesebb GPS (Global Positioning System) alapú eszközöket is kifejlesztettek. Ezeknél már nem kell az egyedeket újra megfogni a (tárolt) adatok megismeréséhez, hiszen műholdak felhasználásával valós idejű telemetriás útvonalkövetést tesznek lehetővé (pl. az Argos Data Collection System, <https://www.argos-system.org/?nocache=0.9276355500514385> honlap). A populációba belépő immigránsok kimutatásának ígéretes módszerei a biokémiai eljárások (régbben izoenzim, újabban DNS markerek használata is, pl. Waser és Strobeck 1998, Bohonak 1999).

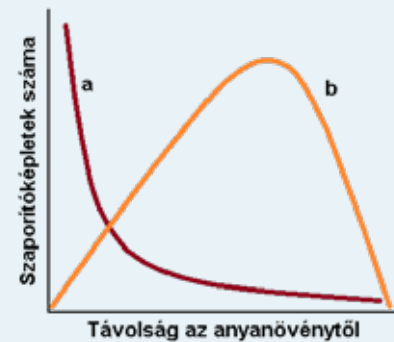
6.TA3 MIGRÁCIÓ ÉS DISZPERZIÓ A NÖVÉNYEK KÖRÉBEN

Ezzel a kérdéssel azért kell foglalkoznunk, mert a növény–növényevő kölcsönhatást érinti. A növényi részek (pl. magvak) térbeli áthelyeződése túlnyomóan **passzív**, bár az „indázás” aktív mozgást jelent és előfordul a szaporítóképletek aktív szétszórása is. Érinti a vegetatív részeket is, hiszen a rametképző szervezetekről leváló modulok önálló életre képesek (ez a **klonális diszperzió**). A másik és fontosabb szétterjedő elem a termés, illetve mag. Attól függően, hogy a termés milyen terjedési lehetőséggel rendelkezik, a migráció vagy a diszperzió egy adott helyre irányulóan véletlenszerű vagy

irányított lehet (lásd alább). A repítőkészülékkel rendelkező termések esetében nagyrészt véletlenszerű, mert az adott időjárási viszonyok jelentősen befolyásolják a térbeli mozgást. Az anyanövénytől való elszóródáskor a levegőben lévő termések száma gyors csökkenést, más esetben bizonyos távolságnál maximumot mutat (6.TA3/1. ábra) (Janzen 1970, Nathan és Casagrandi 2004). A szakirodalomban az előzőt gyakran „inverz négyzetes”, az utóbbit „kőbös” csökkenésnek is nevezik. Az első eset az anyanövénytől passzív úton, például széllel (anemochoria), a második, az aktív módon, a növény kilövő készülékével (autochoria) továbbított magvakra vonatkozik. Az utóbbi előfordul például az erdei nébáncsvirágnál (*Impatiens noli-tangere*) és több pillangósvirágú-fajnál (Leguminosae) is. Az inverz négyzetes eloszlás nemcsak magvaknál, hanem más szaporítóképleteknél (spóra) is előfordulhat.

A vízben (eső, mozgó édesvíz vagy óceáni áramlatok) történő passzív terjedést (hidrochoria) segítheti a lebegést biztosító függelék vagy légkamrák megjelenése (cikászok, pálmák). Az esetenként igen hosszú vízben tartózkodás miatt fontos az exokarpium és a maghéj vízhatlansága, átjárhatatlansága (impermeabilitása).

A magvak és termések diszperziója természetesen lehetséges aktív módon, szállító szervezetek (vektorok) által is. A testen való szállítás mellett fontos, egyes esetekben a sikeres csírázás érdekében feltétel is, a mag elfogyasztása. Madarak (25 család) főként ürülékkel, az emlősök (28 család) ürülékkel és a kultakaron terjesztenek növényi magvakat. Sok mag csírázóképesége ugyanis megmarad az emésztőcsatornán való áthaladás után is (27.TA8). Az elfogyasztás alapján „működő” diszperzió feltétele az, hogy a gyümölcs színe, íze stb. felhívja a figyelmet erre a nagyon időszakos táplálékforrásra. Becslések szerint (Howe 1986) a húsos termést produkáló erdei fafajok 45-90%-a madár és emlős általi fogyasztásra evolválódott. A hangyák általi terjesztés (myrmecochoria) a zárva termő növénycsaládok 17%-ánál, és a növényfajok 4,5%-ánál (kb. 11 ezer fajnál) fordul elő (Lengyel és mtsai 2010). A gyümölcsevésnek (és következményének, a magvak terjesztésének) sarkalatos pontja, hogy az elfogyasztott gyümölcs emészthető és nem emészthető részének (rendszerint a mag) mérete milyen arányú. A kisméretű terméseket feltehetően azért fogyasztják, mert a magvakat magas



6.TA3/1. ábra. Magvak és más szaporítóképletek idealizált szóródási görbéi: (a) passzív és (b) aktív.



6/26. kép. Nagytüstű (*Anax*) szitakötőfajra 300 mg tömegű rádióadót erősítenek © Christian Ziegler, doi: 10.1098/rsbl.2006.0487



6/27. kép. A vetési bükköny (*Vicia sativa* ssp. *nigra*, Leguminosae) szényllyt termései (balra) a magvak kilövése után Fotó: Szentesi Árpád

tápértékű szövet [aril, elaioszóma (lásd alább)] veszi körül (Howe és Miriti 2004).



6/28. kép. A tengerikókusz (*Lodoicea maldivica*, Arecaceae) termése © Didier Descouens

A magtömeg nyilvánvalóan fontos a migráció és diszperzió lehetősége szempontjából. Minél nagyobb tömegű a termés és mag, annál kisebb esélye van arra, hogy az anyanövénytől távolabbra kerüljön, ami az új egyed számára előnyös lenne (csökkenne az intraspecifikus verseny). A nagyméretű magvak több tápanyagot tartalmaznak, ami a fejlődő csíranövény megtelepedési esélyét növeli. Ilyen terméseket találunk például a kókuszpálmánál (*Cocos nucifera*), vagy Seychelleszigetszoporton élő endemikus pálmafajnál, a tengerikókusznál, vagy másként maldív diónál (*Lodoicea maldivica*) melynek termése 18-30 kg-os is lehet. A szárazföldön a kis tömeggel rendelkező magvak szélel nagy távolságra sodródhatnak az anyanövénytől, ugyanakkor csekély tápanyag tartalommal rendelkeznek, például ilyen láthatunk a Magyarországon is viszonylag gyakori bíboros kosbornál (*Orchis purpurea*).

A magvak méretének evolúcióját azonban nem a terjesztés módja határozza meg. Majdnem 13 ezer növényfaj magtömegének kapcsolatát vizsgálták klimatikus (hőmérséklet, csapadék) változokkal, a nettó primer produkció nagyságával, a diszperziót elősegítő ágensek milyenségével (szél, tapadás, hangya, madár, emlős, egyéb és víz), valamint növekedési típusokkal (fűféle, egyéb lágyszárú, cserje, fa és kúszónövény). Kimutatták, hogy a magtömeg változatosságát legnagyobb mértékben (10%) a növényi növekedési típus határozza meg, a magterjedés módja pedig alig befolyásolta a változatosságot (6.TA3/2. ábra, Moles és mtsai 2005).



6/29. kép. *Virola surinamensis* (Myristicaceae)
© S Paton, STRI



6/30. kép. *Gustavia superba* (Lecythidaceae)
© Kwan Han, NatureLoveYou.org



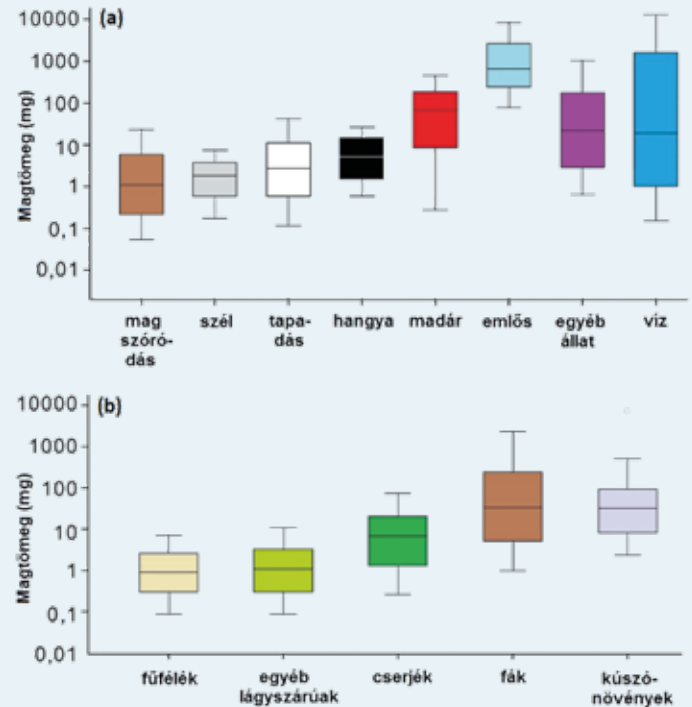
6/31. kép. Aguti (*Dasyprocta punctata*, Dasyproctidae), nagytermetű közép-amerikai rágcsáló (Brazília, Pantanal)
Fotó: Török János



6/32. kép. Közönséges tapir (*Tapirus terrestris*, Tapiridae)
© Charles J. Sharp



6/33. kép. *Attalea maripa* (Arecaceae)
© C Delnante



6.TA3/2. ábra. A diszperzió és a magtömeg kapcsolata. (a) A szétterjedést eredményező faktorok (passzív magszóródás, szélel való terjedés, állatok kültakaróján való megtapadás, hangyák, madarak, emlősök és egyéb, nem azonosított állatfajok általi aktív szállítás, valamint víz útján való diszperzió) és a magtömeg kapcsolata 4159 növényfaj esetében. A magtömeg variációjának csak 3%-át magyarázta a szétterjedés módja. (b) Az egyes növényi növekedési formák viszont a variancia 10%-áért voltak felelősek. A függőleges tengely logaritmikusan beosztású. A színezett idomok közepén futó vízszintes vonalak a mediánokat, az idomok alsó szegélye az alsó kvartilist (25%), a felső szegélye a felső kvartilist (75%), a függőleges vonalak pedig a minimum és maximum értékeket mutatják [Moles és mtsai (2005) nyomán módosítva].

Diszperzióval a magvak túlnyomó többsége csírázásra vagy felnövekedésre alkalmatlan helyekre kerül. A diszperzió és a magvak csírázása között eltelt idő alatt igen sok mortalitási tényező működik. Például rágcsálók és rovarok a trópusi *Virola surinamensis* (Myristicaceae) magjainak több, mint 98%-át elpusztítják a mag (anyanövénytől már független) életének első 12 hete alatt (Howe és mtsai 1985). A Barro Colorado szigeten (Panama) honos *Gustavia superba* növényfaj 12 g-os magjainak kb. 85%-át eltávolították az anyanövény környezetéből 28 nap alatt az agutik (*Dasyprocta punctata*) és más rágcsálók. Másfelől a tapír (*Tapirus terrestris*) akár 2 km-re is elszállítja a *Maximiliana maripa* [jelenleg *Attalea*] pálmafaj magjait, amelyek a béltraktusán áthaladva életképesek maradnak. A tapírok ugyanarra a helyre rendszeresen visszajárnak üríteni (latrina), a magvaknak nagy egyedsűrűség mellett kell csírázniuk és fejlődniük. A tapírok más fajok magjait is terjesztik,

ami az ún. **kulcsfajok** (22.4) fennmaradása szempontjából fontos. A tapírok latrináiból származó növényi regruták száma akár 20-szorosa is lehet az anyanövény alatti és 500-szorosa a véletlenszerűen választott területeken talált egyedek számának (Giombini és mtsai 2009). Ez az irányított diszperzió nyilvánvalóan befolyásolhatja a növényi közösség kompozícióját.

A feltételezett előny, melyet a diszperzió tulajdonítanak – többek között a **kolonizációs** hipotézis szerint – az, hogy a mag esetleg az anyanövény élőhelyétől teljesen eltérő helyet foglal el. Minél nagyobb mértékű a diszperzió, annál valószínűbb, hogy a mag más jellegű élőhelyre jut.

A rametképző szervezetek a rametek leválasztásával juthatnak el más élőhelyekre. A vízi környezet különösen alkalmas a diszperzió ezen módjára.



6/34. kép. Vízjácint (*Eichornia crassipes*, Pontederaceae) © Wouter Hagens

Lehetővé teszi, hogy adott esetben egyetlen egyed utódai népesítsenek be jelentős területeket. Az állatok között például az aszexuálisan szaporodó édesvízi hidra (*Hydra viridis*) (13/8. kép), a növények között a vízi jácint (*Eichornia crassipes*), vagy a békalencse (*Lemna minor*) mutat ilyet.

A tapírnál említett irányított diszperzió több növényfaj szaporítóképleteinek terjesztésénél is előfordul. Ez azonban ellentmondásos is lehet. Például a Dicaeidae családba tartozó, Ausztráliában honos fecskéfejű virágjáró (*Dicaeum hirundinaceum*) madárfaj parazita fagyöngyfajok (Loranthaceae) terméseit fogyasztja. A magvakat tartalmazó ürülékét a gazdanövény fakérgére keni, ezért a mag a növény igényei szerint valóban a legjobb helyekre kerül, fokozva a gazdanövény parazitáltságát. A Clark-fenyőszajkó (*Nucifraga columbiana*) a fenyőfajok terméseit a megfelelő (gyakran erdőszéli) helyeken földbe rejt. Hasonló magatartásáról ismert az európai szajkó (*Garrulus glandarius*) is. Lényegében raktárakat készítenek és az elrejtési helyekre emlékeznek (16.TA11). A raktárak felkeresésekor általában csak a már csírázásnak indult mag szikleivel táplálkoznak és ezzel nem ölik meg a fiatal növényt. A raktárhelyeken megmaradt magvak gyakran tömegesen csíráznak és fejlődnek egy viszonylag kis területen, ami az 6.TA3/3. ábrán látható folszerű mag- és fiatal



6/35. kép. Fecskéfejű virágjáró (*Dicaeum hirundinaceum*, Dicaeidae) © J.J. Harrison

6/36. kép. Clark-fenyőszajkó (*Nucifraga columbiana*, Corvidae) © Alan Vernon



6/36. kép. Clark-fenyőszajkó (*Nucifraga columbiana*, Corvidae) © Alan Vernon

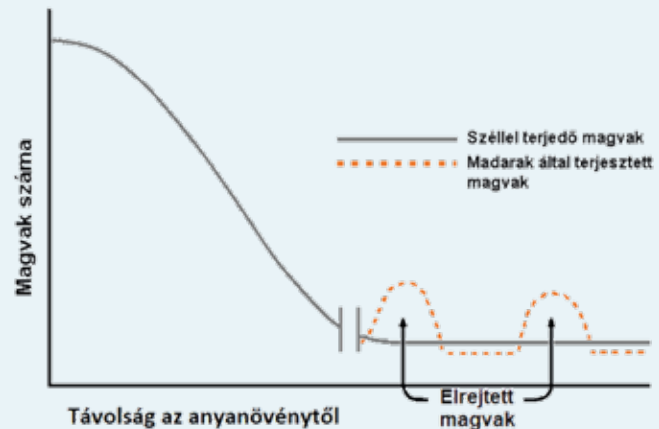
6/37. kép. Floridai bozótiszajkó (*Aphelocoma coerulescens*, Corvidae) © GreyStork



6/37. kép. Floridai bozótiszajkó (*Aphelocoma coerulescens*, Corvidae) © GreyStork



6/38. kép. Aratóhangya (*Pogonomyrmex californicus*, Formicidae) © Philipp Hoenle



6.TA3/3. ábra. Magszóródási görbe, mely szerint magterjesztő állatfaj nélkül (a megszakadás utáni folytonos vonal) kevesebb mag jut el távolabbra, mint magterjesztő faj közreműködésével (narancssárga szaggatott vonal). Gyakori, hogy az egyes magterjesztők az általuk létrehozott magtárakat nem teljesen merítik ki. Az el nem fogyasztott magvakból új növénygyedek fejlődhetnek, melyek így folszerű eloszlást mutatnak majd. Az ábra ezt a viszonyt erősen leegyszerűsítve mutatja. Az amerikai fenyőszajkó (*Nucifraga columbiana*) egyedei akár 30 ezer fenyőmagot is raktározhatnak ősszel különböző helyeken, amelyből sok mag megmarad [Stiles (1989) nyomán módosítva].

növény eloszlást, valamint a csírázó növényfajok közötti versenyt eredményezhet. A floridai bozótiszajkó (*Aphelocoma coerulescens*) polifág faj, mely mindenféle, számára ehető táplálékot (magvak, rovarok, kisebb gerincesek stb.) tárol. Kimutatták, hogy nemcsak arra emlékezik, hogy mit és hol rejtett el, hanem arra is, hogy mikor gyűjtötte. A raktárait az azokban tárolt élelem lebomlási sebessége szerint keresi fel ismét (Clayton és Dickinson 1998).

Esetenként hasonló következményekkel jár több aratóhangyafaj (*Pheidole*, *Pogonomyrmex*, *Rhytidoponera* stb. genusok fajtái) maggyűjtő tevékenysége is. Míg ezek főként fogyasztják a magvakat, mások a magvakon (pl. *Corydalis*-fajokon) található **táplálósövet** (elaioszóma) elfogyasztása céljából gyűjtik azokat. A szövet elfogyasztása után a magot „eldobják”, ami gyakran kedvezőtlen élőhelyre kerül (pl. a fészkek közvetlen környezetébe, ahol ugyanannak a növényfajnak több ezer magja található). Hasonló táplálósövet egyes trópusi botoskafajok tojásain is található. A nőstények a tojásaikat, melyek növényi magvakhoz megtevesztésig hasonlítanak, az



6/39. kép. A Rhytidoponera metallica hangyfajaj dolgozó egyede az Eurycnema goliath (Phasmatidae) botscsákafaj tojását szállítja a fészkébe © J O'Hanlon

avarra szórják. A tojásokon található tápláló képletek miatt a hangyák a tojásokat fészkeikbe szállítják, ahol a tojások biztonságban tölthetik az időt a nimfák kikeléséig. Feltételezések szerint konvergens evolúciós folyamatok eredménye a növényi és állati szaporítóelemek ennyire szoros morfológiai hasonlósága (Hughes és Westoby 1992).

A magvakat akkor érdemes tárolni/raktározni, ha a kezelési idő (a termés megpillantásától a tisztításon és feltörésen át a lenyelésig eltelt időtartam, lásd még 16.4.1) hosszú, illetve ha a termés nem folyamatosan, hanem nagy tömegben, időszakosan érhető el. A raktározásnak két alapvető típusa van: a raktározó állatok (a) a magvakat csírázásra nem alkalmas helyeken halmozzák fel (lásd a következő bekezdést), vagy (b) a magvakat egyesével/többsével eltemetik a talajba vagy avarba. A gyűjtésben, raktározásban igen fontos tényező, hogy bár a széllel terjedő és a nagyobb méretű, tárolásra érdemes magvak egységnyi szárazanyagra nézve ugyanannyi energiával rendelkeznek (széllel terjedők: 23–30 kJ/g, Juglans diófajoké: 26–34 kJ/g), ellenben (a nagyobb tömegük miatt) az egyedi diótermések 10–1000-szer több energiát tartalmaznak a széllel terjesztettekhez képest (Vander Wall 2001). Természetesen a termések és magvak terjesztését nagymértékben befolyásolják a másodlagos növényi anyagcsere során keletkezett és a védelmet szolgáló anyagok (fenolok, alkaloidok stb.) (10. és 15. fejezetek), amelyek a nem specializálódott fogyasztókat távol tartják.

Óvatosan kell kezelni a magterjesztő szervezetek és a növények kapcsolatát az előnyök és hátrányok szempontjából (17. fejezet). A korábban említett fecskéfejű virággáró madár és a fagyöngyfajok kapcsolata szoros és csak a két partner számára előnyös, a fagyöngy-gazda fajoknak viszont nem. Az észak-amerikai gyűjtő küllő (*Melanerpes formicivorus*) raktározó magtartása kimondottan hátrányos a tölgyek számára, mert a madár a gyűjtött több ezer makkot (összesen akár 200 kg-ot is) gyakran kéregrepedésekbe, villany- és kerítésoszlopokba vájt lyukakba helyezi, ami nyilvánvalóan nem a legkedvezőbb hely a csírázásra, illetve felnövekedésre. Ezzel szemben az európai tölgyek termésait elrejtő szajkó és a tölgyek viszonya mindkét fél számára előnyökkel jár.



6/40. kép. Gyűjtő küllő (*Melanerpes formicivorus*, Picidae) © Johnath

6.TA4 A DISZPERZIÓ EVOLÚCIÓS ÖKOLÓGIÁJA

A diszperzió (és a migráció is) az egyedre nézve veszélyes aktivitás, mert az aktuális és már ismert élőhelyének feladását jelenti egy bizonytalanért, ami nyilvánvalóan befektetést igényel, melynek megtérülése viszont kétséges. Maynard-Smith (1972) szerint a diszperzió olyan **evolúciósan stabilis stratégia** (ESS), ami azt jelenti, hogy ha egy magatartás elterjed egy populációban és fixálódik, stabilissá válik, akkor nincs alternatív stratégia, ami felválthatná (vö. a játékelmélettel: 13.TA12 és 13.TA13). A modell szerint, ha kiindulunk egy populációból, amelyben az egyedek nem mutatnak diszperziós viselkedést, majd egy olyan mutáns jelenik meg, amely diszperziót mutat, akkor előbb-utóbb ez a genotípus válik dominánssá.

Holt és McPeck (1996) szerint a diszperzió nem más, mint egy csökkenő rátermettséggradiens mentén való mozgás. A következő módon értelmezik evolúciós kialakulását. A modell két helyzetet vizsgál.

Az elsőben van térbeli, de nincs időbeli heterogenitás. A **térbeli heterogenitás** (foltos környezet) önmagában nem kényszeríti ki a diszperzió megjelenését. Ehhez az időbeli heterogenitás, azaz a foltok rátermettséget meghatározó rangsorának időbeli változása is szükséges lenne, de ez az első lépésben még hiányzik. A pusztán csak térbeli foltosság azért nem szelektál diszperzióra, mert egy olyan környezetben, ahol az eltartóképesség (K , vagyis a **maximális populációdensitás**) változik, egyirányú egyedáramlás zajlik a magas K -értékű foltokból az alacsony K -értékűek felé. Ez még nem tekinthető diszperzióknak, hanem csak a jobb minőségű (forrás) foltokban előálló túlszaporodás által keletkezett kiszorulásnak. Az egyirányú áramlás csökkenti az egyedszámot a forrásfoltokban, viszont az alacsonyabb K -val jellemezhető foltokban (nyelő foltok), bár növeli az egyedszámot, nem növeli az egyedek rátermettségét (23/20. ábra).

A második lépésben megjelenik az időbeli heterogenitás (változás). Olyan metapopulációs rendszerekben (23.3.1), ahol a foltok között **rátermettségi rangsor keletkezik időben**, a diszperzió megjelenése előnyössé válik. Emiatt a diszperzió evolúciós stratégiaként jelenhet meg, hiszen ezzel a viselkedéssel az egyedek növelhetik a rátermettségüket, mert mindig a magasabb minőségű foltok felé mozognak és kihasználják a tér-időbeli változásokat. A populációdinamika sajátosságai, például a kaotikus jelleg, állandó, de foltos környezetben evolúciósan stabilis stratégia felé tereli a diszperziót, ha a foltok K -értékei eltérnek. A modellben denzitásfüggést feltételeznek, melynek hatása a rátermettségben fluktuációként jelentkezik. A kaotikus populációdinamika (7.TA3) azonban maga is okoz fluktuációt a rátermettségben. (A kaotikus populációdinamika itt azt jelenti, hogy a populációméretnek hosszú időskálán néha K fölé emelkednek, máskor K alá süllyednek, véletlenszerű módon.) Egy foltos rendszerben, ahol a populációdinamika kaotikus, de még nincs diszperzió, a populációk fokozatosan divergálnak és elég hosszú idő alatt a fenti rátermettségi rangsor kialakul és megjelenik a diszperzió.

Említettük, hogy a diszperzió mértéke eltérő lehet az egyes egyedeknél, amely az abundancia és a rátermettség „megoszlását” jelenti élőhelyek között. Ezt az összefüggést az ún. **ideális szabad eloszlás** elmélete (Fretwell és Lucas 1970) írja le (16.TA12). A „szabad” jelző azt jelenti, hogy az egyedek szabadon választhatnak az élőhelyek közül. Az „ideális” pedig azt, hogy egy adott élőhelyen az egyedek rátermettsége azonos. Limitált készleteket feltételezve, egy új egyed letelepedésével minden egyed rátermettsége csökken és egyenlő lesz az új egyedével. Ebben az értelemben egy, az ideális szabad eloszlás elve szerint mozgó egyed úgy definiálható, mint amely csak akkor változtat az élőhelyén, ha növelheti a rátermettségét (Holt és Barfield 2001).

6.TA5 A DISZPERZIÓ MINT A POPULÁCIÓK TÉRBELI SZINKRONIZÁLÓ MECHANIZMUSA

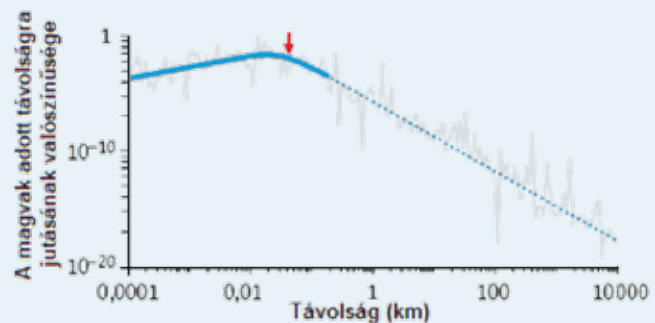
A populációdinamikai folyamatok és ciklusok, mint a 3. fejezetben tárgyalt „makkos év” (masting), gradációk (populációs erupciók, 4.TA6) és ragadozó-zsákmány ciklusok (9.4) térbeli szinkronizációjában külső (abiotikus, exogén) és belső (biotikus, endogén) faktorok egyaránt szerepet játszanak. A nagyobb területekre, régiókra kiterjedő térbeli szinkronizáció egyik elmélete az ún. „**Moran-hatás**” (Moran 1953), amely **külső** (exogén) tényezők (csapadék, hőmérséklet stb.) sztochasztikus hatásának tulajdonítja a szinkronizációt. Ekkor két vagy több eltérő faji minőségű populáció, amelyek ugyanolyan jellegű denzitásfüggés alatt állnak, hasonló környezeti fluktuációk hatására térben teljesen szinkronizálttá válik. Bár a kérdést részletesen vizsgálták és modellezték a szinkronizált populációs ciklusok kialakításában, az exogén faktorok szerepét mégsem tartják valószínűnek. Más modellek azt mutatják, hogy **belső** faktorok, vagyis populációs kölcsönhatások következtében is kialakulhat a szinkronizáció.

Ilyen szinkronizációs faktor a **diszperzió** (itt a foltok közötti mozgást jelenti), amely egyfajta kiegyenlítődest eredményezhet populációk között. Például szinkronizáció egy mezokozmosz kísérletben csak akkor jelentkezett, ha ragadozó is jelen volt. A Moran-hatás önmagában nem váltott ki szinkronizációt az egysejtű ciliatafaj (*Tetrahymena pyriformis*) kultúrában, amikor azonban a ragadozója, a szintén egysejtű ciliata *Euplodes patella* is jelen volt, akkor szinkronizált ciklusok mutatkoztak (Vasseur és Fox 2009). A Moran-hatás helyett ekkor ún. **fázis-szinkronizációt** tételeznek fel (Blasius és mtsai 1999). Ez azt jelenti, hogy bár az egyedszámok a szomszédos foltokban eltérőek, de a foltokon belüli egyedszámdinamika, éppen a diszperzió következtében, hasonló ritmusban mozog (Cazelles és Boudjema 2001). A fázisszinkronizáció nincs ellentmondásban a metapopulációs dinamikával (23.3.1) sem, mely éppen a populációdinamikák aszinkronitását tételezi fel a foltok között, mert a foltok között az egyedszámcsúcsok ellentétesen és időkéssel mozoghatnak. A fázisszinkronizáció esetében a teljes metaközösség kaotikus populációdinamikája megmarad, de a diszperzió következtében periodikus hullámok (ún. „utazó hullámok”) haladnak át

rajta, ami a populációfoltokon belüli dinamika szinkronizációját létrehozza. A fázisszinkronizációs modell utazó hullámjai a sarkinyúl–hiúz ciklusban (9.4.3) is megfigyelhetők. A fázisszinkronizáció és utazó hullámok részletes leírását lásd Liebhold és mtsai (2004) munkájában.

6.TA6 DISZPERZIÓS JELLEGZETESSÉGEK

Könnyen belátható, hogy a termések és magvak passzív diszperziója az 6.TA3/1. ábra „a” görbéjéhez hasonló távolságfüggést mutat. Számtalan függvényt (ezeket diszperziós kernelnek nevezik) alkalmaznak annak a valószínűségnek a leírására, hogy a vektorok terjesztette propagulumok az anyanövénytől milyen távolságra kerülnek. A szaporítóképletek nagyobb, több száz méteres távolságra szél vagy állatok segítségével juthatnak el. A hosszú távú diszperzióra nézve rendkívül kevés az adat. A 6.TA6/1. ábra egy olyan elméleti görbét mutat, amely a hosszú távú diszperzióra érvényes lehet. A hosszú távú diszperziót leíró eloszlásnak a sűrűségfüggvénye erősen torzult, az átlaghoz képest jobbra sok adatot tartalmaz, ami ebben az esetben azt jelenti, hogy sok propagulum kerül távolra.



6.TA6/1. ábra. Elméleti diszperziós függvény (ún. kernel) görbe, amely a magvak vektorok által segített nagy távolságra jutásának valószínűségét írja le. Látható a jelentős különbség a magszóródási függvényekhez (6.TA1/2. ábra) képest. A folytonos, majd szaggatott vonal mögötti szürke vonal a szétterjedés variációját jellemzi. A piros nyíl az 50 m-es átlagos szétterjedési távolságot jelzi. Mindkét tengely logaritmikus beosztású [Nathan (2006) nyomán módosítva].

Egyébként rendkívül alacsony annak a valószínűsége, hogy egy propagulum a 6.TA6/1. ábrán látható nagyobb távolságokra jusson el. Ugyanakkor a legtöbb esetben többféle vektor (szél, különböző állatfajok) is szerepet játszhat a diszperzióban, melyek együttes hatása már valószínűbbé teszi a nagy távolságra való eljutást. A passzív terjedéshez (pl. a szél általi szállításhoz) nemcsak a termés vagy mag aerodinamikai sajátosságainak kell megfelelőnek lenniük, hanem extrém időjárási jelenségek (erős lokális és globális légáramlások) előfordulása is szükséges.

A diszperziós és túlélési modellekkel általában az a probléma, hogy többségük csak a rövid távú diszperziót képes leírni, hosszabb távolságúakra már nem alkalmazhatók. Különösen nehéz meghatározni a magszóródás jellegét erdei körülmények között. A nagyobb (>150 m) távolságokra

vonatkozó diszperziós adatok száma is igen csekély, annak ellenére is, hogy a hosszú távú terjedés lehetőségét már igen korán elkezdtek vizsgálni, például a levegőplankton mintázásával (Hardy és Milne 1938). Elméleti számítások alapján egy növényi mag vagy termés 250 km távolságra vonatkozó diszperziós eseményére 10^6 évet kellene várni (Nathan 2006). A nagy távolságokra jutó növényi propagulumok a **véletlenszerű** és **ugrásszerű diszperzió** jelentőségét emelik ki. Hogy ebben milyen terjesztő vektorok (szél, víz, állatok) vesznek részt, fontos, de másodlagos kérdés.

Clark és mtsai (1999) ún. kevert modellekben a rövid és hosszú távú diszperziót egyszerre modellezték. Ehhez a magszóródást folytonos változónak tekintették és a denzitást valamint az enyhe és erős szélhatásokat is figyelembe vették. Kevert fenyegekben, lomberdőkben és trópusi erdőkben gyűjtött adatok alapján a legtöbb fafajnál a kevert modell jobban illeszkedett az

ismert adatokhoz, mint a klasszikus (pl. Hubbel vagy Janzen–Connell) modellek. A kevert modell szerint az anyanövénytől kiindulva a lombkorona alatti területre kevesebb mag (a csökkenés konvex alakú), a távolabbi területekre viszont több mag jut el (elnyúló eloszlás vastag farokkal). Változó környezetben a klasszikus modellekhez képest a kevert modell gyorsabb terjedést jósolt.

Megjegyzendő, hogy a „propagulum” kifejezés vonatkozhat állatok utódjaira is. A szóródás ebben az esetben is hasonló problémákat vet fel, mert bizonyos mértékű aktív helyváltoztatást is feltételezhetünk. Az ismertetett modellek azonban ezzel nem foglalkoznak.

Élőlények, betegségek, folyadékok stb. terjedésének leírására szolgálnak többek között az ún. **perkolációs** modellek is (Gardner és mtsai 1989, és 22.TA4). Ezek figyelembe veszik, hogy új területek elérése különböző módon történhet.

Egyensúlyi és nem-egyensúlyi populációk és közösségek

7.1 Bevezetés	125
7.2 A „természet egyensúlya”	125
7.2.1 A fogalom kialakulása	125
7.2.2 A „természet egyensúlya” a korai ökológiai gondolkodásban	125
7.2.3 Az önszabályozás	126
7.3 Az egyensúly fogalma és értelmezése korunk ökológiájában	127
7.3.1 „Egyensúly” az ökológiai modellekben	127
7.3.2 „Egyensúly” és hiánya az ökológiai közösségekben	127
7.4 Egyensúlyi és nem-egyensúlyi folyamatok	130
7.4.1 Populációk szintjén	130
7.4.2 Közösségek szintjén	131
Támogató anyagok	
7.TA1 Korai elképzelések a „harmonikus természetről”	133
7.TA2 Az egyensúlyi gondolkodás elméleti háttere	133
7.TA3 A káosz, mint determinisztikus jelenség a populációdinamikában	134
7.TA4 Katasztrófaelmélet	135
7.TA5 Allee-hatás	137

7.1 BEVEZETÉS

Ennek a fejezetnek fogalom-tisztázó, szemléletmód-közvetítő és eligazító szerepet szánunk. A fogalmi tisztázást az indokolja, hogy a könyv II. és III. részének fejezetei szemléletmódjukban sokszor eltérőek, ezért ennek okaira már ezen a helyen szeretnénk felhívni a figyelmet. A szemléletmódbeli különbséget a populációkra és közösségekre vonatkoztatva az „**egyensúlyi**” és „**nem-egyensúlyi**” kifejezésekkel írhatjuk le és ezek jelentését kíséreljük meg bemutatni. Tekintettel arra, hogy ez a fejezet tágabb összefüggéseket szeretne megvilágítani, sok utalást tartalmaz más fejezetekre, amit ebben az esetben nem lehetett elkerülni. Amennyiben a téma kifejtése közben további fogalmak merülnek fel, melyek későbbi fejezetekben kapnak részletes magyarázatot, akkor itt csak a kifejtés helyére hivatkozunk. Ez a fejezet szorosan összefügg a következővel (8. fejezet), mert az egyensúlyi és nem-egyensúlyi folyamatokat különböző léptékeken értelmezhetjük.

A fejezetben először a „természet egyensúlya” fogalommal foglalkozunk, mert ez a kifejezés rendkívül korán megjelent a természetrajzi leírásokban és a mai ökológiában használatos egyensúly értelmezésével is kapcsolata van. Ettől elválasztva tárgyaljuk azt az egyensúly-fogalmat, amely egzaktabb alapokon áll és fontos szerepe van ökológiai folyamatok értelmezésében.

7.2 A „TERMÉSZET EGYENSÚLYA”

7.2.1 A fogalom kialakulása

A „természet egyensúlya” kifejezés kialakulásának történelmi előzményei vannak (7.TA1). A modern ember súlyos természetkárosítást folytat és közben felborítja a „természet egyensúlyát”. Erre a világ lelkiismeretét Rachel Carson (1962) ébresztette fel híressé vált könyvével („A néma tavasz”), amelyben a DDT (egy igen hatékony rovarölőszert) használatából eredő káros környezeti hatásokra hívta fel a figyelmet. Sok tudományt népszerűsítő szakíró, környezettudatos laikus és a művelt átlagember egyaránt ezt a kifejezést használja. Ez az, amit a modern ember „elront”, „megsért”, „felborít” stb., és melynek „helyreállításáért” úgymond hathatós lépéseket szükséges tenni. A legtöbb szerző, aki a „természet egyensúlya” kifejezés makacs jelenlétével foglalkozik, megemlíti, hogy fennmaradásában jelentős szerepet játszanak a tömegtájékoztató különböző formái (nyomatott, auditív, audiovizuális, elektronikus stb.). Ezek, az esetek túlnyomó részében, nem egyesítik a közérthetőséget a kellő tudományossággal. Richard Dawkins (1982) folyamatosan és élesen bírálta ezt a tudománytalan megközelítést és jogosan jegyzi meg könyvében, hogy míg az ökoszisztémák működését egységként látjuk, a résztvevők (ti. az élőlények) „hozzájárulása” koránt sem a rendszer egyensúlyát szolgálja, mert önző elemek együtteséről van szó, tehát nincs értelme az ember által elképzelt valamiféle egyensúlyt rávetíteni. Még az evolúciós gondolkodásban is megjelenik, miszerint a természetes szelekció

olyan mechanizmusokat működtet, melyek által **optimálisan** strukturálódott közösségek jönnek létre. (optimalizációt lásd még 12. fejezetben) Az optimalitás elve maga is egyensúlyi szemléletet tükröz, ezért a nem-egyensúlyi rendszerekben (lásd alább), inkább azt látjuk, hogy az optimalizációs megközelítés csak ritkán érvényesül és helyette **opportunist**a viselkedés uralkodik. Egerton (1973) részletes tudománytörténeti leírást ad a „természet egyensúlya” fogalom kialakulásáról és túléléséről, majd megjegyzi, hogy a fogalom beszívargását az ökológiai irodalomba az segíthette elő, hogy operatív meghatározását a mai napig senki sem végezte el, így megfoghatatlan maradt.

Egy más irányú megközelítés szerint a mai ember szerepet vállal az „egyensúly fenntartásában”. Gondoljunk például egy természetvédelmi vagy vadgazdálkodási területre, ahol szakemberek csak egy korlátozott méretű gímszarvas populációt tarthatnak fenn. A túlszaporodó állományból rendszeresen eltávolítanak egyedeket. Ezzel, állításuk szerint, „egyensúlyt” tartanak fenn – de vajon mi között? A populáció mérete és egy általuk pontosan nem ismert, pusztán becsült, maximális egyedszám (eltartóképesség) között. A vadgazdálkodók az „egyensúly megbomlását” a vadállomány állapotának romlásán keresztül érzékelik.

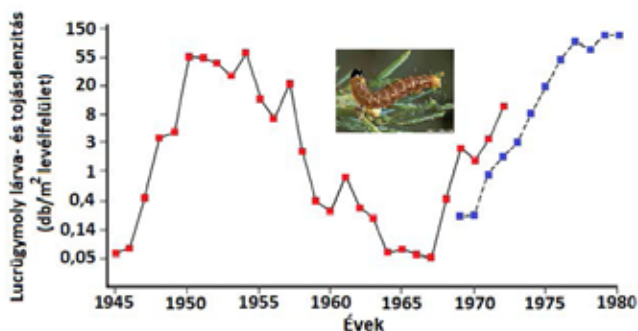
Ebben a fejezetben nem az előbbi, idézőjelbe tett kifejezések értelmét vagy jogosságát kívánjuk tárgyalni. Említésükkel pusztán azt a tágabb fogalmi kört szeretnénk leírni, ahonnan – tudatosan vagy a nélkül – az ökológia szakterületére is áthagyományozódott a tartalmuk. Az egyensúly (equilibrium, balance, steady state), stabilitás és önszabályozás (homeosztázis, ld. alább 7.2.3) és más szinonim kifejezésekre ma is szükségünk van egyes jelenségek értelmezésekor. Az a feladatunk, hogy a kifejezések változó tartalmára és érvényességi körükre rávilágítsunk és megfelelő elméleti háttérrel alakítsunk ki az egyes nagyobb ökológiai anyagegységek tanulmányozásához.

7.2.2 A „természet egyensúlya” a korai ökológiai gondolkodásban

Ha a 7/1. ábrára tekintünk, szembevetendő a kanadai fenyőfákon élő lepkefaj, a lucrügymoly (*Choristoneura fumiferana*) populációjának jelentős és jellegzetes változása az évek során. Az ábrán a lepke 3. és 4. fejlődési állapotú lárváinak és a lepkék által lerakott tojások számának változását láthatjuk az évek során, ami legalacsonyabb és legmagasabb számokat tekintve több nagyságrendnyi különbséget mutat. Az ehhez hasonló adatok gyakoriak és legalább két ellentétes feltevést engednek meg: (1) a populációk növekedése nem korlátozott, ezért bármikor, bármilyen értéket elérhet, vagy (2) a populációk méretei korlátozottak,



7/1. kép. Lucrügymoly (*Choristoneura fumiferana*, Tortricidae)
© Tom Murray



7/1. ábra. A kanadai fenyőerdőkben károsító lucrügymoly (*Choristoneura fumiferana*, Tortricidae) populációdinamikai görbéje. Lappangó, alig észlelhető egyedszámmal jellemezhető időszakok és akár öt nagyságrenddel nagyobb populációméretet váltakoznak. A piros négyzetekkel jelzett görbe a 3. és 4. lárvastádium, a kék négyzetekkel jelölt pedig a lerakott tojások denzitását mutatja. Az ábrával a fluktuáció tényét szeretnénk hangsúlyozni. A függőleges tengely logaritmikus beosztású [Royama (1984) nyomán módosítva].

sőt **szabályozottnak** látszanak, esetleg **egyensúlyban** is vannak a környezeti hatásokkal vagy más populációkkal. Az első feltevésről tapasztalati alapon tudhatjuk, hogy hamis. A második az, amely a mai napig nem nyugvó viták forrása és rejtetten tartalmazza a „természet egyensúlya” dogmát. Azok ugyanis, akik a szabályozás mellett érvelnek, egyben többnyire egyensúlyt is feltételeznek. Azaz, a „zavarás” után a populáció mérete általában visszatér az eredeti méretre. Ez a gondolat fogalmazódik meg az egyik legkorábbi, tudományos igényű és természeti megfigyelések alapján tett (egyébként hamis) állításban: minden területen a megfelelő fauna és flóra alakul ki, melyen belül a fajoknak és egyedeknek az adott tájra jellemző egyensúlya áll fenn, melyet, ha „megzavarunk”, akkor az egyensúly előbb-utóbb helyreáll (Bronn 1843). Több XIX. századi szerző szerint egy közösség (biocönózis) akkor van egyensúlyban, ha a következő feltételeknek valamelyike teljesül:

1. ha a fajok (populációk) egyedszáma állandó, illetve egy középérték körül ingadozik,
2. ha az együtt élő populációk (átlagos) egyedszámának egymáshoz viszonyított aránya állandó,
3. ha a biocönózis (közösség) önszabályozásra képes,
4. ha az organikus elemek teljes körforgása biztosítva van a producens (növényi), fogyasztó és lebontó szervezetek jelenléte által,
5. ha a biocönózis klimax állapotban van, további szukcesz-szió nincs.

Anakronisztikusnak tűnik a fenti, ma már részben túlhaladott feltevések ismertetése, azonban éppen ezek ivódtak be a tudományos és közgondolkodásba és tartják ma is makacsul állásaikat. Számítatlan, ma is ismert és a maga korában fontos szakkönyvben megjelennek. A fenti, megalapozatlan egyensúlyi „bizonyítékok” különböző szerveződési szintekhez tartozó egységekre (populáció, illetve közösség) vonatkoznak. Egyik feltételnek sincs valóságos alapja és ismereteink, valamint Jermy

(1957) és mások érvei alapján a következő módon cáfolhatjuk a fenti állításokat:

1. A tapasztalatok szerint a természetben, a populációk egyedszáma nem állandó, hanem szélsőséges értékek között változik, amit számos kvantitatív vizsgálat bizonyít. Nincs tudományos alapunk egy „normális” közepes szintű populációméret meghatározására, amelyetől való eltérés az „egyensúly megbomlását” jelenthetné. Jermy szerint szinte bizonyos, hogy a fajok (populációk) egyedszáma hosszú távon nem állandó, ezért nincs is értelme ilyen középértékről gondolkodni. Sajnálatos tény az is, hogy az „egyensúly megbomlása” a közhasználatban csak a túlszaporodásra és sohasem egy faj hiányára vonatkozik.
2. Az egyes fajok populációdinamikája legtöbb esetben egymástól függetlenül változik. Ezért még az egymással kapcsolatban lévő és hasonló populációdinamikát mutató fajok egyedszámának arányai sem tekinthetők állandónak. Például a *Jacobaea vulgaris* aggófűfaj és a rajta fejlődő Jakab-lepke populációmérete látszólagos együtt változik (9.TA8), valójában azonban a populációk dinamikája független egymástól abban az értelemben, hogy a növényét az időjárás határozza meg és nem a fogyasztója. Az utóbbi populációméretének változásai csak követik a növényi abundancia időbeli fluktuációit.
3. Ismereteink alapján az élőlények közösségei nem képesek önszabályozásra, azaz a fentiek alapján az egyedszámok viszonylagos állandóságát biztosítani. A közösségekben megállapítható kapcsolatok ugyan szabályozó hatást is jelenthetnek (ragadozó–zsákmány, fajok közötti verseny stb.), azonban semmi esetre sem képeznek olyan összefüggő rendszert, amely összehatásában meghatározná a közösség egészére vonatkozó önszabályozást.
4. A szerves anyag körforgásának biztosítása nem követeli meg a három alapvető szint jelenlétét egy közösségben. A táplálkozási hálózatok modern szemlélete (19.2.3) számtalan eltérést, különleges útvonalat ismer a szerves anyag hasznosítását tekintve.
5. A klimax társulás nem jelent olyan végső állapotot, ahol nincsenek változások. A közösségekben a különféle „zavarások” (22.1) folyamatosan jelen vannak és éppen ezek azok a hatások, amelyek alapján a „természetes egyensúly” létét szeretnénk megkérdőjelezni ebben a fejezetben.

7.2.3 Az önszabályozás

Az ökológiai önszabályozás és a kompenzáció fogalma is a „természet egyensúlya” kérdéskörbe tartozik, amivel új analógiákat szolgáltatott a vitákhoz (Egerton 1973). Ernest és Brown (2001a) szerint az önszabályozás (homeosztázis) az élőlényközösség azon képességét jelöli, ami bizonyos tulajdonságok (pl. produktivitás, energia- vagy tápanyagfluxus, biomassa) stabilitását fenntartja, annak ellenére, hogy abiotikus környezeti „zavarások” (diszturbanciák) vagy emberi zavarás (perturbáció) hatása alatt van, még

akkor is, ha a közösség összetételében változások keletkeznek. Az önszabályozás utalhat egy rendszer toleranciahatáira, melyek az ökoszisztéma méretével is összefügghetnek. Ismét mások (deAngelis és Waterhouse 1987) szerint a homeosztázis a negatív visszacsatolással (feedback) azonos, ami explicite feltételezi az ökológiai egyensúlyt, bár megjegyzik, hogy a stabilis egyensúly nem fundamentális tulajdonsága az ökológiai rendszereknek. A **kompenzáció** során pedig az egyik populáció egyedszám-csökkenését kiegyenlíti egy másik populáció egyedszám-növekedése. Az együtt élő fajok (populációk) összesített populáció-mérete vagy biomasszája állandó, vagy változása alig észlelhető. A kompenzáció tehát kisebb mértékű közösségszintű variációkat eredményez, annak ellenére, hogy az egyes komponens populációk egyedszámváltozása jelentős lehet. Ez a megfigyelés vezetett ahhoz, hogy a közösségeket a szervezetekkel azonos értékű „fiziológiai entitásoknak” tekintsék, és a közösség homeosztázisáról értekezzenek. Az egyedi élőlény homeosztázisáról (fiziológiai állapotáról, pl. ionegyensúly fenntartásáról) valóban beszélhetünk, de ennek kivetítése a közösségre jelenlegi ismereteink szerint nem indokolt. A fentiek ellenére a homeosztázis és kompenzáció fogalmakat közösségekre (ökoszisztémákra) is alkalmazzák.

Az önszabályozás tipikus példája egy többé-kevésbé zárt víztest (pl. a Balaton), amelybe annak ellenére, hogy időközönként eltérő mennyiségben különböző minőségű anyagok jutnak bele, egy ideig megőrzi, fenntartja állapotát. Az önszabályozás mindaddig fennáll, amíg egy ún. **alternatív stabilis állapot** nem következik be. Valamilyen anyag, például foszfor folytonos, nagy mennyiségű bevitelére ui. a leírt „egyensúlyi”, „homeosztátikus” állapotot megszüntetheti és a rendszert a perturbáció átlendítheti egy alternatív (eutrofizált) állapotba, amely lehet **időszakos** (metastabil) vagy **végleges** (lásd még alább és 21.5).

Walter (2008) szerint a „Természet Egyensúlya” fogalomnak ma már inkább a tartósan fennmaradás, a **perzisztencia** felel meg (20.TA2).

7.3 AZ EGYENSÚLY FOGALMA ÉS ÉRTELMEZÉSE KORUNK ÖKOLÓGIÁJÁBAN

Az egyensúly fogalma több szinten nyerhet értelmezést. Legegyszerűbb a **köznapi** értelmezése, vagyis az az állapot, amelyben az ellentétes mozzanatok, törekvések stb. kiegyenlítik egymást. Sokkal igényesebb a **tudományos** meghatározása, mely általánosságban a változásokra képes anyagi rendszerek időben tartósan változatlan, makroszkopikus állapotát jelenti, ami nem zárja ki a dinamikus egyensúlyt (ellentétes folyamatokat).

7.3.1 „Egyensúly” az ökológiai modellekben

A fentiek alapján nincs értelme egyensúlyt megfogalmazni természetes populációk és rendszerek számára (lásd még 7.3.2). Az **ökológia** mégis definiálja és használja a fogalmat, elsősorban

elméleti modellekben, ahogy azt már a 3. és 4. fejezetben is láthattuk. A modellek gyakran nagyfokú egyszerűsítéseket végeznek, és irreális feltételeket szabnak, például azt, hogy a környezet nem változik. Így populációdinamikai **egyensúly akkor áll fenn, ha egy populáció mérete kis varianciával fluktuál egy fix átlag körül** (Ehrlich és Birch 1967, Denno és mtsai 1981). Ez a legegyszerűbb populációsintű modell esetében például az eltartóképesség körüli mozgást (adott sávban maradást) jelenti. **Egy közösség pedig akkor van egyensúlyban, ha természetes „zavarások” vagy perturbációk után visszatér korábbi állapotába** (May 1973a). Ez a **lokális vagy szomszéd-sági egyensúly (20.2.1)**. A „zavarás” miatti változás tehát csak egy szűk tartományon belül történhet. Az elméleti modellek igénye az egyensúly különböző helyzetekben történő vizsgálatára teljes mértékben elfogadható, mert kiindulópontot jelenthet annak megállapítására, hogy a populációra vagy a közösségre ható adott faktornak milyen mértékben kell változnia, hogy ez a populációban vagy közösségben változást idézzon elő. A modellekben célszerű megkeresni az egyensúlyi állapotokat, mert ezek az értelmezést megkönnyítik, és egyben inspirációt adnak a jelenségek természetes körülmények közötti vizsgálatára.

A populációdinamikai modellek, valamint az ún. **denzitás-függő és -független** faktorok szerepe körül az 1940-es évektől kibontakozó viták szintén fenntartották az egyensúly fogalom használatát (4. fejezet).

7.3.2 „Egyensúly” és hiánya az ökológiai közösségekben

Meglepő, hogy az uralkodó egyensúlyi szemlélet ellenére, amelynek központi elemét, a versenyt, fontosnak tartotta, Hutchinson (1953) a következő megjegyzést teszi: „... ahol nyilvánvaló kivételek előfordulnak a niche-specificitás Volterra–Gause elvétől, ott joggal sejthetjük, hogy igazi egyensúly a fajok között nem jött létre. Az egyensúlyi és nem-egyensúlyi közösségek elkülönítésének alapja az, hogy az elv fennáll-e vagy sem.” Példaként említi, hogy a fitoplankton diverzitása turbulens vizekben valószínűleg kielégíti a nem-egyensúlyi feltételeket, amit ma modellek is megerősítenek (Scheuring és mtsai 2000). Lényegi szemléletbeli változás, amely a „nem-egyensúlyi” felfogás elterjedését eredményezte, azonban csak az 1980-as évek elején jelentkezett és az interspecifikus verseny jelentőségének átértékelésével függött össze, például Alley (1982), Strong (1984) és mások munkáiban. Nemcsak a verseny által megjósolt fajkizárások, hanem általában a verseny gyakoriságát is meglepően alacsonynak találták a természetes körülmények között végzett kísérletekben. Shorrocks és mtsai (1984) kiemelték, hogy a verseny dogmatikus uralma elsősorban a gerinceseken végzett megfigyelések és kísérletek eredménye, míg más csoportokon, különösen a rovarokon végzett munkák nemcsak azt bizonyították, hogy a verseny ritka közöttük, hanem azt is, hogy nem bizonyult lényeges közösségszervező erőnek sem. (Meg kell jegyeznünk ugyanakkor, hogy a verseny miatti

„fajkizárodást”, időléptéke okán, szinte lehetetlen természetes körülmények között megtapasztalni, így annak gyakoriságát is nehéz megbecsülni.)

Egy nevezetes vizsgálat szerint, amit Wiens (1984) a prérin élő madárközösségekkel végzett az USA-ban, a rendszeresen költő fajok száma 2-7, a megfigyelt egyedszám átlagosan kevesebb, mint 100 (ritkán 600) madáregyed/km² volt. Az „egyensúlyi” szemlélet a következőket jósolta: telített közösséget, a forrásmegosztásban résztvevő fajok csörméreteinek hutchinsoni arányok szerinti eloszlását (21.3.1.2), átfedést forrásdimenziókban, párhuzamos változást (koviariáciát) a populációméreteken és a forrásváltozások követését. Ezzel szemben Wiens egyiket sem találta. Azt a következtetést vont le, hogy a préri madárközösségei nem teljesítik az „egyensúlyi” feltételeket, a biotikus kapcsolatok gyengék lehetnek, a véletlenszerű hatások lokálisan gyakoriak, a versengés nem jelentős rendező erő, a fajok populációi egymástól független méretváltozásokat mutatnak, a közösségek pedig **nyitottak**. A legkézenfekvőbb magyarázat az ún. nem-egyensúlyi feltevések elfogadása volt. Rohde (2005) részletesen tárgyalva a nem-egyensúlyi folyamatokat a következő egyszerű definíciót adja: nem-egyensúlyi jellegűnek minősül minden helyzet, amelyben a populációdensitások időben nem maradnak állandóak.

Az 1980-as évek úttörő munkáit követően általánossá vált a nem-egyensúlyi folyamatokban (pl. „zavarás”) és rendszerekben (pl. közösség) való gondolkodás. Az ún. **plankton paradoxont**, melyet paradox módon éppen Hutchinson vetett fel, aki maga is az egyensúlyi szemlélet képviselője volt, ma tipikusan nem-egyensúlyi magyarázattal oldják fel és **nem-egyensúlyi együttélésnek** nevezik. Az utóbbinak két típusát különböztetik meg (Loreau 2010): állandó (permanens), ide tartozik a planktonfajok tartós együttélése és átmeneti (transziens), ahová a **„közepes gyakoriságú zavarás”** (22.5) és a Hubbell-féle (2001) közösségszerveződési elméleteket (21.3.2) sorolják. A jelentős kritikákat kapott fajok közötti verseny strukturáló és szervező erejét viszont több hullámban is megpróbálták visszaállítani az 1990-es években. Ma azt gondoljuk, hogy – mint a legtöbb hasonló esetben – túlzóan általánosított szerep nem tulajdonítható a versenynek, de nem is tagadható jelentősége, valamint a populációk sajátosságaitól is függ megléte vagy hiánya.

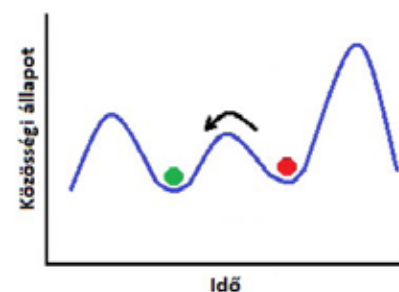
A közösségek összetételét egy adott térbeli léptéken gyakran befolyásolják olyan folyamatok, amelyek általában csak egy más léptéken vehetők észre. Ebből következik, hogy a legtöbb közösség **nyitott** rendszer (Giller és Gee 1987). Jól bizonyítja ezt az anyagok szállítása (transzport folyamatok), a közösségek szerkezeti kapcsolata (kompartmentek), az élőlények mozgása (migráció, invázió), valamint a közösségek határainak bizonytalansága (III.2.1). A nyitott rendszerek dinamikája már korábban is ismert volt, csak éppen nem találta meg az utat az ökológia felé. A nyitott rendszer gondolata von Bertalanffytól (1932) származik, aki egyben a **rendszerelmélet** (systems theory) megalapozója is, és aki az élő szervezeteket is annak tartotta, mert környezetükkel anyagot és energiát cserélnek

és ún. **„nem lineáris viselkedést”** mutatnak. A nyitott rendszer fogalmát Tansley (1935), valamint Lindeman (1942) vezette be az ökológiába.

A nem-egyensúlyi rendszerek tehát egyensúlytól távoli, nyitott, energiát szétszóró (disszipatív) rendszerek (Bartha 2000) és folyamatosan jelentkező kisebb-nagyobb **„zavarások”** alanyai. Tágan értelmezve, „zavarás” minden interakció és abiotikus hatás, amely az energia megszerzését és továbbadását befolyásolja, mert a közösség különböző működési szintjein változásokat okoz. „Zavarásnak” minősül egy fa kidőlése, egy zsákmány elfogyasztása, egy élőhely megszűnése vagy megváltozása stb., mert mindezek egyben a közösség szerkezeti, majd – ebből következően – működési megváltozását is maguk után vonják. A nyitottság következtében anyagok be- és kilépnek, folyamatos energia- és anyagáramlás zajlik. Emiatt egy ilyen rendszer nincs egyensúlyban (legfeljebb közelít az egyensúlyi pontok felé). Míg az egyensúly hiánya különösen érvényes a komponens fajok populációdinamikájában, addig egyensúlyhoz közeli pontokat nagyobb valószínűséggel találhatunk az anyag- és energiaforgalomban. Tartós egyensúlyi állapotokat hiába keresnénk egy közösségben, vagy ha előfordulnak is, ezek ún. **stacionárius** állapotok, melyek makroszkopikusan állandóságot mutatnak, de nem zárják ki a közben zajló dinamikus változásokat, például anyagok lebomlását és felépülését, azt azonban mondhatjuk, hogy a „megzavart” rendszer egyensúlyi pontok sorozatán halad át és egyáltalán nem bizonyos, hogy valahol véglegesen megállapodik, mert ezek az egyensúlyi pontok nem stabilak. A nem-egyensúlyi rendszer minél távolabb van egy egyensúlyi ponttól, annál inkább nem-lineáris módon viselkedik.

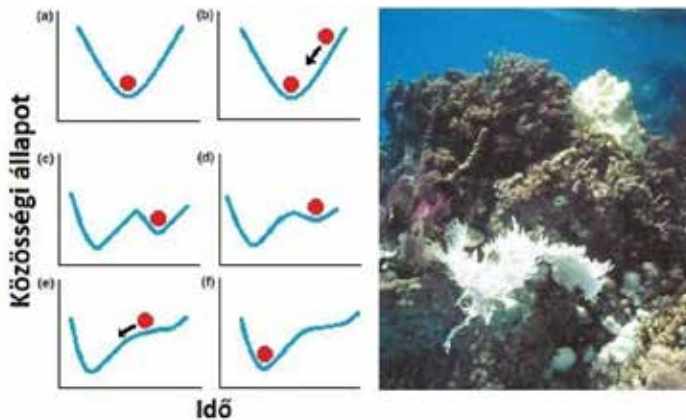
A változások az egyensúlyi állapottól bizonyos „távolságra” (ezt **termodinamikai küszöbnek** is nevezik) következnek be, amikor a „zavart” rendszer már nem képes az eredeti állapotba visszatérni és tartós állapotváltozáson megy keresztül. Ha a rendszer az említett küszöbön áthalad, **szétválási** (bifurkációs) ponthoz érkezik (7.TA2/1. ábra) és legalább két állapota lehetséges ezután.

Majd újabb küszöb és újabb szétválás következhet. A bifurkációk megjelenése azt jelenti, hogy a rendszerben véletlen elemek is „működnek”, mert egynél több lehetőség szerint „mozoghat”, és **véletlenszerű**, hogy melyik irányba halad tovább. Ezzel ismét



7/2. ábra. Alternatív stabilis állapotok keletkezésének elve. A piros pont egy közösséget reprezentál, amely adott energiával rendelkezik. A folyamatos vonal azt az útvonalat (trajektóriumot) mutatja, melyet a közösség bejár, ha olyan hatás éri, ami átrendíti a szomszédos állapottól (zöld ponttól) elválasztó gáton. Ekkor egy új, az előbitől eltérő összetételű közösség keletkezik. Egy közösség annál stabilisabb, minél több energiára van szüksége ahhoz, hogy az egyik alternatív állapotból a másikba kerüljön. Az energia szimbolizálja azt a hatást (pl. nitrogéntartalom növekedése), ami a változást kiváltja.

elérkeztünk egy fontos ponthoz: egy rendszer (közösség) **többszörös egyensúlyi** vagy **alternatív stabilis állapotokat** vehet fel, melyek bármelyikébe **katasztrófális** változásokkal juthat. A „katasztrófális” kifejezés a hirtelen történő változásra utal, egyben a jelenséget magát magyarázó elmélet elnevezésére is, melynek alapjait René Thom, francia matematikus rakta le. A többszörös egyensúlyi, vagy alternatív stabilis állapotokról részletes ismertetést 21.5 tartalmaz. Többszörös egyensúlyi állapotot mutat a 7/2. ábra. Az alternatív stabilis állapotokon „zavarás” hatására bekövetkező átjutás a **fázisváltás** (7/3. ábra).



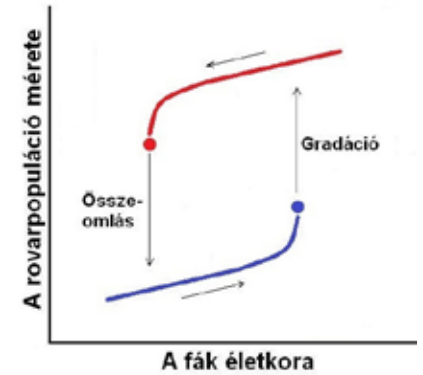
7/3. ábra. Egyszeres és többszörös egyensúlyi állapotok. Az (a) és (b) ábrák olyan lokális egyensúlyi pontot mutatnak, ahová a „zavarásnak” kitett közösség visszatérhet. A (c)-(f) ábrák viszont azt a folyamatot (fázisváltásokat) ábrázolják, amikor a korábbi egyensúlyi állapotból egy másikba kerül a közösség, mert a „zavarás” ereje csökkentette a két állapot közötti gátat. Ebben az esetben a rendszer egy alacsonyabb stabilitású, degradált állapotba kerülhet. Ilyen állapotot mutat a jobb oldali kép: a korallak „kifehéredése” a tengervíz melegedése következtében, amely egyes, a hőmérséklet emelkedést nem toleráló korallfajok kipusztulását okozza [Nyström és mtsai (2000) nyomán módosítva].

Ilyen folyamat például a korallpadokon észlelhető pusztulás, a korall „kifehéredése” (bleaching), amelyről sok közlemény olvasható napjainkban, hiszen a legfajgazdagabb ökoszisztémákat érinti. Kiváltója valamilyen stresszhatás, például a tengervíz hőmérsékletének emelkedése, melynek hatására a mutualista algák toxikussá válnak. A korallpolipok ezektől az algasejtektől megszabadulva színüket veszítik, „kifehérednek”. Ekkor a korall az egészséges fázisból, amely stabilis volt, erős „zavarás” (hőstressz) hatására egy másik stabil (beteg) állapotba jut (Nyström és mtsai 2000). De nagymértékben fluktuáló valós ökológiai rendszerek is ismeretesek, amelyek működése fázisváltásokkal magyarázható.

A fázisváltás katasztrófa folyamattal írható le, amely kedvező esetben reverzibilis (7.TA3). A 7.2.2-ben említett lucrügymoly gradációs dinamikája jól jellemezhető egy ilyen folyamattal (7/4. ábra). Az ábra vízszintes tengelyén a fenyőfák életkora látható. A fiatal fák ellenállóak a lepkehernyók rágásával szemben, az idősek viszont olyan mértékben érzékenyek, hogy a hernyók rágása miatti nagymértékű lombvesztés pusztulásukat okozza. Ahogyan növekedik az idősebb fák aránya az állományban, úgy

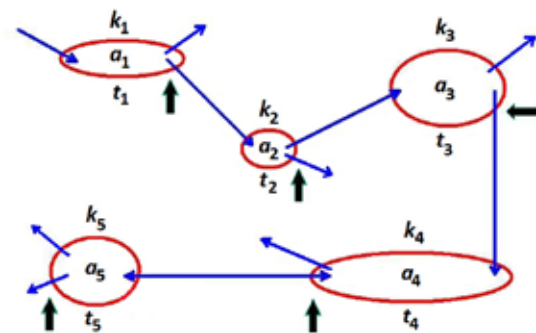
növekedik a lepkepopuláció mérete, de ez még az ún. **lappangó fázis**. A túlnyomóan idős faállományban a populáció gyorsan növekszik és gradációs populációméretet ér el (az ábra jobb oldalán látható felfelé mutató nyíl mentén a felső görbére kerül). A táplálékmenyiség csökkenése (ti. az ellenálló fiatal fák számának időbeni növekedése)

azonban fogékonnyá teszi a lepkepopulációt betegségekre és természetes ellenségeik (madarak és ragadozó ízeltlábúak, valamint parazitoidok) is jelentősen csökkentik a számukat, aminek eredménye a populáció csökkenése, majd összeomlása. Ez az ábrán a baloldali nyílhoz következik be, amikor az egyedyszám az alsó görbére tér vissza. A rovarpopuláció hosszabb ideig is lappangó állapotban maradhat, mert a lucállomány, az idős egyedek kipusztulása miatt, most elsősorban fiatal, ellenálló faegyedekből áll. A két stabilis állapot (főleg fiatal és főleg idős faállomány) között a populáció mindenütt instabil állapotban van. A két kritikus pontnál felfelé vagy lefelé a katasztrófális populációváltozás (átetés, ugrás, „beomlás”, folding) következik be.



7/4. ábra. A lucrügymoly (*Choristoneura fumiferana*) gradációjának ábrázolása a katasztrófa elmélettel. (Lásd a bővebb magyarázatot a szövegben.)

k_1, \dots, k_5 = közösségi állapotok
 a_1, \dots, a_5 = attraktor felületek
 t_1, \dots, t_5 = időtartamok, melyeket a közösségek az attraktor felületeken töltenek történetük során



7/5. ábra. Többszörös fázisváltás. Egy közösség véletlenszerű mozgása attraktor tartományok között. Az ábrán a vörös ellipszisek attraktor tartományok (a_1, \dots, a_5), ahová egy közösség „zavarások” (fekete nyilak) következtében kerül. A „zavarás” erősségétől és jellegétől függően, különböző méretben (k_1, \dots, k_5) és gyorsasággal kerül át a közösségegyik tartományból a másikba, valamint az ott eltöltött időtartamok (t_1, \dots, t_5) is különbözhetnek. A kék nyilak a bifurkációs pontoknál keletkezett irányokat jelölik. Véletlenszerű, hogy a bifurkációs pont után melyik irányba halad a közösség.

A nem-egyensúlyi feltételek szerint alternáló rendszerek igen sok konkrét esetét ismerjük. Tipikusan ilyen elv alapján váltakozik a kenyai Tsavo Nemzeti Park szavanna biomja két alternatív állapot, azaz a füves szavanna és „beerdősülési” állapot között (Gillson 2004). A füves jelleg fenntartásában a tűzciklusok és az elefántok által okozott fapusztulás komplex kölcsönhatása játszik fontos szerepet (22.TA2).

A „zavarások” erősségétől függően többszörös fázisváltás történhet közösségekben. Ekkor kettőnél több látszólagos „egyensúlyi állapot” keletkezik, amelyekben a rendszer hosszabb-rövidebb ideig tartózkodik. Keletkezésének folyamatát a 7/5. ábra mutatja be erősen sematikus formában. A „zavarások” következtében korábbi állapotát elhagyó rendszer ún. **attraktorok** mentén jut a következő állapot vonzási felületére (attraktor tartomány), a megtett útvonal pedig a **trajektórium**.

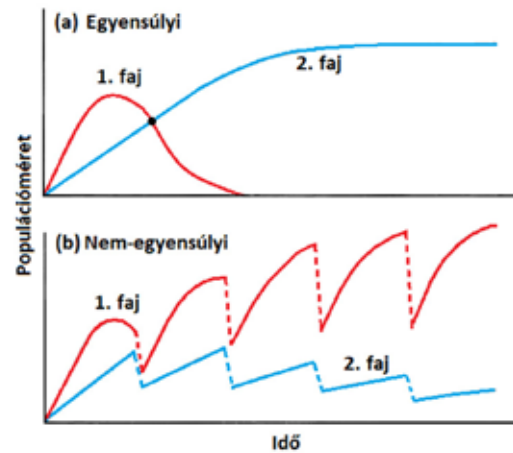
Az egyes állapotok tartóssága az érvényességi terület nagyságától és a „zavaró” hatás erejétől függ. Példaként vegyünk egy vizsgálatot (Vandermeer és mtsai 2004), amelyet egy hurrikán pusztítása után kezdtek el Nicaraguában és az adatok gyűjtése 12 éven keresztül tartott. A természeti katasztrófa kb. 70%-os mortalitást okozott a vizsgált faállományban. Figyelték a fafajok megjelenését, a visszanövekedést és a diverzitás alakulását. Nem-egyensúlyi dinamika alapján elméletileg elképzelhető volt, hogy bármely fafaj azonos eséllyel alakíthat monodomináns állományt, azonban a valóságban több 100 faj volt jelen. A természetes folyamatok (random „zavarások”) meggátolták, hogy egyetlen faj egyensúlyi pontot érjen el, mert a trajektóriumok, melyek mentén a közösség állapota mozgott, az egyik felületről a másikra helyeződtek át, vagyis mindig más faj egyed-száma növekedett egy adott ideig. Ugyanezek a „zavarások” akadályozták meg, hogy az éppen aktuális közösségi állapotban „leragadjon” a rendszer. Elméletileg az alternatív állapotokból végtelen számút várhatunk a közösség különféle fajösszetételének megfelelően.

7.4 EGYENSÚLYI ÉS NEM-EGYENSÚLYI FOLYAMATOK

7.4.1 Populációk szintjén

Az intraspecifikus versennyel összefüggő populációnövekedési modellek elméleti egyensúlyt jósolnak: például az eltartóképesség környékén kialakult populációméretnél a születések és a pusztulások száma azonos (4/10b. ábra). A populációk méretének időbeli változása a populációnövekedési ráta függvényében két változatban (monoton csillapodás és csillapodó oszcilláció) **egyensúlyi** állapotot közelít, míg további kettőben (stabil határciklus és kaotikus mozgás) **nem-egyensúlyi** feltételeknek tesz eleget.

A modellekben megállapított egyensúlyi állapotok elérését egy sor tényező befolyásolja vagy akadályozza. A verseny sokszor azért nem jön létre, mert a denzitásfüggetlen hatások



7/6. ábra. Interspecifikus verseny szimulációja egyensúlyi és nem-egyensúlyi modellben. Az 1. faj jellemzője a magas r és alacsony K , a 2. fajé az alacsony r és magas K paraméter érték. (a) A Lotka–Volterra egyensúlyi modell szerint kompetitív kizárás történik, a 2. faj győz, mert a K paramétere magasabb. A populációs görbék metszéspontjában kompetitív egyensúly áll fenn. (b) „Zavart” rendszerben, ahol a populációk méretét minden generációban 50%-kal csökkentik (szaggatott vonalak jelölik), kompetitív kizárás nem történik és egyensúly sem alakul ki. Ebben az esetben az 1-es faj győz, mert magasabb az r értéke és a 2. faj idővel kihal [Huston (1979) nyomán módosítva].

következtében a források mennyisége gyorsan változik és a populációk a maximális reprodukciós kapacitásuknak csak töredékét képesek elérni. Vagyis a populációk a valóságban nem képesek akkora méretet elérni az ökológiai környezetükben, mint amekkorára képesek lennének ideális körülmények között, mert a populációnövekedési rátájuk a lehetséges tartomány alsó sávjában van. A ragadozók általában fontos szabályozó hatást gyakorolnak a zsákmánypopulációkra, de ez a hatás több (sok) zsákmányfajra vonatkozik, ami eleve lehetetlenné teszi egyetlen egyensúlyi pont elérését. A kölcsönösségi (mutualisztikus) kapcsolatban is olyan szervezetek vesznek részt, amelyek saját rátermettségüket „akarják” maximalizálni, ezért a viszony valamilyen mértékben mindig aszimmetrikus, ami labilissá és változó kimenetelűvé teszi. Erősen stabilizáló hatást egyedül a detritivor–dekomponáló szervezetek tevékenységének tulajdoníthatunk.

A modellek jól érzékeltetik a fentieket (Huston 1979). Elméletileg egyensúlyi körülmények között (homogén környezet) két populáció versenye gyorsan az egyik populáció (a magasabb növekedési rátával rendelkező) kizáródásához vezethet (7/6a. ábra). A másik lehetőség a készletek felosztásával az együttélés, melyet itt most nem tárgyalunk. Ha a környezet fluktuál és denzitásfüggetlen hatások csökkentik a populációk méretét, akkor az előbbieken győztes populáció lehet a vesztes, és a „zavarások” közepette is gyorsan szaporodó nagyobb populációmérettel marad fenn (7/6b. ábra). A kizáródás elkerülésének feltétele a fluktuáló környezet, amelyben az ún. **kiegyenlítő hatás** (22.TA1) működik és amely a együttélés egyik mechanizmusának tekinthető. Kísérletesen is bizonyíthatók a modell jóslatai. Cermeño és mtsai (2011) két fitoplanktonfaj (egy kovamoszat és



7/2. kép. *Thalassiosira pseudonana* (Thalassiosiraceae) kovamoszat
© doi: 10.1002/cbic.200700764

egy kokkolitofóra) között vízgálták a versenyt. Folyamatos táplálékadagolás mellett (ez felel meg a homogén környezetnek) a kovamoszat (*Thalassiosira pseudonana*) kizárta kokkolitofórát (*Coccolithus braarudii*). Ha azonban a táplálék adagokban (pulzusszerűen) érkezett, ami megfelel a nem-egyensúlyi

feltételeknek, akkor az ellentétes helyzet állt elő és a kovamoszat pusztult ki.

A populációkra vonatkozó egyensúlyi és nem-egyensúlyi vonásokat a 7/1. táblázat foglalja össze (Wiens 1984, Gallé 1998). A felsorolt vonások szélsőségek, melyek között az átmenetet a különböző mértékű, például gyakoriságú vagy intenzitású (esetleg mindkettő egyidejűleg) „zavarások” eredményezik. A táblázat második sorában egyensúlyi körülmények között azért van forráslimitáltság, mert egy változatlan, alacsony „zavarású” környezetben az eltérő *K* értékekkel bíró populációk könnyen limitálhatják egymás forráshasználatát. Ezzel ellentétben, egy folytonosan változó környezetbe források lépnek be, a felhasználásuk mértéke is eltér és ez megakadályozza a populációk olyan mértékű növekedését, ami limitációhoz vezethetne. Erre a második esetre példa a már említett hutchinsoni plankton paradoxon.



7/3. kép. *Coccolithus braarudii* (Coccolithaceae) mészpikkelyes algafaj
© GM Durak et al. (2016), doi: 10.1038/ncomms10543

7.4.2 Közösségek szintjén

Hasonlóan a populációk ökológiai modellezésénél figyelembe vett feltételekhez, Chesson és Case (1986) szerint elméleti alapon az **egyensúlyi közösségekre** a következők jellemzők:

- változatlan marad a fajok (populációk) egyedszáma, mindaddig, amíg a környezeti feltételek állandóak; ebből következően

7/1. táblázat. Populációk sajátosságai egyensúlyi és nem-egyensúlyi körülmények között. Az oportunistá forráshasználat azt jelenti, hogy egy élőlény az elérhetőség függvényében használja a forrást, például a táplálékot.

Sajátosságok	Egyensúlyi	Nem-egyensúlyi
Forráslimitáltság	Van	Nincs
Denzitásfüggés	Van	Ritka
Források használata	Optimális	Oportunistá
Abiotikus és biotikus hatások	Determinisztikusak	Sztochasztikusak
A „zavarás” mértéke	Alacsony	Magas

- a fajösszetétel is megjósolható,
- a fajok kapcsolódásának módja, a táplálkozási láncok hossza és más ökológiai hálózati paraméterek (19.4.1) alapján a közösségi szerkezet megjósolható,
- a „zavarásnak” kis szerepe van,
- a fajgazdagság nem változik,
- a populációk közötti verseny jelentős és tartós mintázatokat generál,
- a környezet térben homogén és a diszperzió nem fontos,
- ha a környezet mégis megváltozik, az egyensúlyi közösség követi a változásokat és újabb egyensúlyi pontot érhet el.

Látható, hogy ezek merev, irreális feltételek. A fenti állítások zárt közösségekre vonatkoznak, de **valós közösségekre** nem, vagy csak részben lehetnek érvényesek, mert ezek többségükben nyitott, azaz nem-egyensúlyi rendszerek. A folyamatos változások ellenére is tapasztalunk állandóságot, például egy táplálkozási hálózat szerkezete hosszú időn át ugyanaz lehet a komponens fajok populációméretének állandó változása közepette. Mindezek ellenére, azt a kérdést, hogy a közösségek bonyolultsága és stabilitása (perzisztenciája) hogyan függ össze, először egyensúlyi modell formájában közelítjük meg a 20. fejezetben, majd ezt követően vizsgáljuk nem-egyensúlyi modellként. Hasonlóan, a táplálkozási hálózat új koncepciója (19.TA5) szakít a ragadozók szabályozó szerepének hagyományos felfogásával és azt bonyolultabb összefüggésekben látja. A szigetbiogeográfia klasszikus egyensúlyi fajszám elmélete (23.2.4.3), amint azt a neve is mutatja, viszont szigorúan determinisztikus és egyensúlyi alapon áll.

A fentiekkel szemben a **nem-egyensúlyi közösségekben** a következő faktorok kritikusak:

- Jelentős az időbeli fluktuáció és folyamatos a verseny a forrásokért. A leglényegesebb momentum, hogy az időbeli változások nem megjósolhatóan következnek be. (Természetesen ez nem vonatkozik a megjósolható, szezonális eseményekre.) A populációdensitások és forrásszintek változnak. A fluktuációk miatt a versenyben betöltött helyzet is változik, ami lehetővé teszi hasonló igényű fajok együttélését (pl. tengeri plankton).
- A környezeti (denzitásfüggetlen) hatások fluktuálnak. Igen

sok faj mutat óriási abundanciális változásokat és ezek sok esetben abiotikus környezeti paraméterekhez köthetők és csak gyengén a populációdinamikához, azaz demográfiai jelenségekhez, vagy más fajokkal létrejött interakciókhoz. Többen egyenesen **gyenge denzitásfüggést** javasolnak (Strong 1986), ami általában nem szabályoz, mert csak alacsony vagy magas populációméret mellett válik fontossá. A környezeti fluktuációk annyira lecsökkentik a populációdensitásokat, hogy a verseny intenzitása csökken, vagy elveszti jelentőségét. A véletlen események nagyobb jelentőséget kapnak.

- Az „átlagos” ökológiai környezet változik. A determinisztikus modell változatlan környezeti faktorok mellett jósolt következményeket. Mi történik akkor, ha az ökológiai környezet nem változatlan, például a klímatis faktorok átlaga időben fluktuál? A következmény függ a változások sebességétől és attól, hogy a szóban forgó faktorok milyen viszonyban vannak a közösségi dinamikával. Az ún. **lassú változások** azt eredményezhetik, hogy a közösségben egy sor faj átlagos abundanciája szorosan követi a változásokat. A rövid életciklusú fajok ennek megfelelnek, mert a populációdinamikájuk gyors az átlagos környezeti változások sebességéhez képest. Ezzel szemben a hosszú életciklusú szervezetek jelentős időkésséssel reagálhatnak. A **gyors változások** viszont a legtöbb résztvevő által követhetetlenek.
- A közösségszerveződés nem a versengésen alapul (Hubbell 2001 és 21.3.2). Lényege az, hogy minden populáció véletlen lépésekben (a populációdensitástól és környezeti feltételektől függetlenül) változik, emiatt semmiféle stabilitásról nem beszélhetünk. Bár a populációk igényei hasonlóak, a kompetitív folyamat nagyon lassú, mert a fajok egyenértékűek és a diverzitás fenntartásáért a **migráció és fajképződés** (speciáció) felelős. Az utóbbi folyamat gyorsabb, mint a kompetitív kizáródáshoz vezető folyamat. Hubbellék szerint ilyen szerveződési típust mutatnak a trópusi esőerdők.
- A topográfiai sajátosságok befolyásolják a populációs kapcsolatokat. Például a környezeti foltosság növeli a verseny elkerülésének lehetőségét.

A fentiekből észrevehető, hogy az egyensúlyi és a nem-egyensúlyi felfogás között vannak alapvető különbségek, de egyes pontokon azért nem teljes a szétválás. Az **idő- és térbeli lépték** (8.2 és 8.3) mindkét megközelítésben jelentős szereppel bír, sőt a mai közösségfelfogásban ez még tovább erősödik. Úgy tűnik, a lépték ismerete megmutatja, hogy a közösség éppen milyen ponton található az egyensúlyi és nem-egyensúlyi kontinuum mentén (Giller és Gee 1987). Nyilvánvaló, hogy részleteket kis léptékeken ragadhatunk meg, mert a nagy léptékek összemoszák ezeket, vagyis a nem-egyensúlyi jelenségek detektálhatósága kis léptékeken nagyobb. Wu és Loucks (1995) az idő- és térbeli lépték

7/2. táblázat. Közösségek sajátosságai egyensúlyi és nem-egyensúlyi körülmények között.

Sajátosságok	Egyensúlyi	Nem-egyensúlyi
Izoláltság	Zártak	Nyitottak
Interspecifikus verseny	Van	Nem jelentős
Élőhelyek	Telítettek	Nem telítettek
Mintázatok	Jellegzetesek	Változók
Biotikus kapcsolatok	Szorosak, erősek	Gyengék
A közösség fajösszetétele	Megjósolható	Nem jósolható meg
Szerkezeti stabilitás	Magas	Alacsony
Niche-differenciáció	Erős	Gyenge
A „zavarás” mértéke	Alacsony	Magas

egyesítését kísérli meg a **hierarchikus folt dinamika elméletében**, mely azt hangsúlyozza, hogy mivel a környezet foltos és a léptékek hierarchikusak, sem a nem-egyensúlyi, sem a többszörös stabilis állapotokat hangsúlyozó egyensúlyi elméletek nem elegendők a szerveződés megértéséhez. Az említett szerzők szerint **az ökológiai rendszerek (ökoszisztémák) egymásba ágyazott folt-mozaikok**. (A mozaikosság a foltok és a mátrix elkülönült és világos határokkal körvonalazható eloszlását jelenti.) Az ökológiai folyamatok változnak a léptékekkel, de például a növények fotoszintetikus aktivitása vagy biogeokémiai folyamatok lokális vagy regionális léptéken egyaránt jelentősek. A közösség diverzitása értelmezhető lokális, regionális vagy kontinentális léptéken is. Az alacsonyabbrendű folyamatok a magasabbrendűek részeivé válnak (ez az egymásbaágyazottság). A populációs szinten jelentkező random változások közösségi szinten a rendezettség felé haladnak, amit kvázi-egyensúlyi állapotnak (metastabilitásnak) nevezhetünk. Ilyen például a fakidülés utáni rés (lék, gap, benépesíthető folt), amely nem-egyensúlyi feltételeket valósít meg „rés-léptéken” és helyi közösség szintjén, de egy egész területre kiterjedő közösséget tekintve már „dinamikus egyensúlyban lévő foltmozaik”-ról beszélhetünk (shifting mosaic steady state, Borman és Likens 1979). Az ökológiai stabilitás mértéke is léptékfüggő, mert függ a szerveződési szintek (pl. guildék, 21.4.1) jelenlététől és kölcsönhatásától, melyek éppen a közbülső léptéken figyelhetők meg.

A közösségekre vonatkozó legjellemzőbb egyensúlyi és nem-egyensúlyi vonásokat a 7/2. táblázatban foglaltuk össze Wiens (1984), Giller és Gee (1987) és Gallé (1998) nyomán. Az átmeneti állapotokat ebben az esetben is a „zavarás” eltérő mértéke hozza létre.

7.TA1 KORAI ELKÉPZELÉSEK A „HARMONIKUS TERMÉSZETRŐL”

Az ember harmónia utáni vágya áthatja egész történelmét. A görög metafizikai eszmény a világ rendjéről, egyensúlyáról a természet-tudományok megszületéséig alapvetően meghatározta az európai gondolkodást, az ökológiai témájú, elsősorban népszerűsítő traktátusokban pedig napjainkig tartja magát a „természet egyensúlya” kifejezés formájában. Hérodotosz természet leírásában már megjelennek elemei a fizikai világ harmóniájának biológiai jelenségekre való rávetéseként. A prótagoraszi mitológiában minden élőlénynek helye van a természetben és olyan tulajdonságokkal bírnak, amelyek a kipusztulásukat megakadályozzák. Szókratész beszélgető társa, Timaiosz szerint is a világ a harmónia által tökéletes (Platón). Ugyanez hatja át az arisztotelészi természetrajzot, a jin és jang ellentétpárban



7/A. kép. A *Systema Naturae* (1735) címlapja

egyesülő kínai világszemléletet, vagy sok vallási filozófiát. A járványok és kártevők által okozott bajok nemcsak a bűnös emberiség bűnhődését, hanem az isteni harmónia megsértését is jelentették. A „természet egyensúlya” fogalom a reformáció korában a polgárosodó Angliában jelentkezik vallási alapon. A prótagoraszi gondolat John Roy munkájában

kerül elő 1690 körül, az „állatvilág egyensúlya” kifejezés pedig 1714-ben William Derham munkájában jelenik meg először. Carl Linné (1735) az „oeconomia naturae” névvel illette és Darwin munkáiban is előfordul, továbbá Clements (1916) szuperorganizmus felfogása is ennek késői terméke (Wu és Loucks 1995). A klasszikus fitocönológia is azt tartotta, hogy a természet globális egyensúlya lokális egyensúlyok mintázatából áll össze (Bartha 2000). Ezt legkorábban talán Alfred Wallace bírálta, mint nem definiált entitást, amely meghatározhatatlan (Simberloff 2014). Azonban Elton (1930), a korszak egyik legjelentősebb ökológusa, de mások is kétségbe vonták a „természet egyensúlya” fogalmát: „A 'természet egyensúlya' nem létezik és talán sohasem is létezett”, írta könyvében. Állítása kiinduló pontja lett a 4. fejezetben már ismertett két nagy, a populációk méretét szabályozó hatások kérdéseivel foglalkozó iskola vitájának. Pedig két, már akkor ismert tény alapján is elvethető lett volna a fogalom: (1) a populációk nem mutatnak konstans méreteket, és (2) a természetes szelekció nem képes fenntartani az egyensúlyt.

7.TA2 AZ EGYENSÚLYI GONDOLKODÁS ELMÉLETI HÁTTERE

A populációkkal és közösségekkel végezhető kísérletek jelentős akadályai következtében a modellek a valóságos körülményeknél jóval egyszerűbb és meghatározott feltételek mellett azt vizsgálják, hogy egy rendszer mikor kerül egyensúlyi állapotba

(Czárán 1998). Az egyik ilyen első modell a Lotka (1925) és Volterra (1926) által, a populációk méretváltozásának leírására alkalmazott egyszerű matematikai összefüggés volt. A populációk időbeli méretváltozását differenciálegyenletekkel írták le. Ezek általános alakja a

$$dX_i/dt = F_i(X_1, X_2, \dots, X_n; P, Q)$$

függvény, amelyben X_1, \dots, X_n változók, valamint P és Q kényszerfeltételek határozzák meg a rendszer dinamikáját. Ahol a változások sebessége nulla, vagyis $dX_i/dt = 0$, ott egyensúlyi állapot keletkezik, vagy ha populációméretre vonatkoztatjuk: $dN/dt = 0$ lesz. (Az egyenlet azonos a későbbi fejezetekben található forrásfüggvényekkel és bármelyik populációs kölcsönhatást leíró Lotka–Volterra egyenlettel.) A változás tehát az egyensúlytól való eltérést jelenti. Kísérleti támogatást például Gause (1934) laboratóriumában, **zárt rendszerben** végzett interspecifikus versenyre vonatkozó híres munkájából kaptak. Gause egyik kísérletében megvalósult két *Paramecium*-faj együttélése, bár a tiszta tenyészetekhez képest alacsonyabb egyedszámmal **egyensúlyi állapotot** értek el (12.3.1). Míg Gause populációk szintjén, Cornell (1999) közösségekre vetítve kereste az egyensúlyhoz vezető feltételeket, amelyek a lokális fajgazdagságot határok között tartják. A szabályozáshoz a közösségeknek egyensúlyközeli állapotban kellene lenniük, intenzív kölcsönhatásokkal, fizikai és forráslimitáltsággal stb. Az együttélés kialakulásában a közösségen belüli verseny szabályozó ereje lenne elsődleges. A modellek azonban azt mutatták, hogy a felsorolt limitáló hatások nem érvényesülnek.

Lotka könyvének címe, ti. „fizikai biológia” is jelzi egy másik irányból, a klasszikus **termodinamika** felől érkező hatást, mellyel nagyszerűen meg lehetett magyarázni komplex, szervezett, de zárt rendszerekben zajló eseményeket (Jermy 1959, Wu és Loucks 1995, Michaelian 2005, Huggett 2007). Lényege, hogy a zárt rendszerek nem cserélnek anyagot vagy energiát környezetükkel. A zárt rendszerben az elérhető energia zéróra csökken, eközben azonban az entrópia (a nem használható energia) mennyisége maximálisra növekedik. A Lotka–Volterra egyenletek ilyen irreverzibilis változásokat írnak le. Az entrópia a rendezetlenség mértéke, melynek kapcsolata van a Shannon-féle információs egyenlettel (18.TA3). Egy zárt rendszer rendezettségének fenntartásához tehát folyamatos energiautánpótlás szükséges. Ez magyarázza, hogy a Nobel-díjas fizikus, Erwin Schrödinger (1944) ebben a szellemben íródott „Mi az élet?” c. munkájának miért volt nagy hatása az ökológiai gondolkodásra.

Az 1940-es évektől jelentős intenzitású elméleti polémia alakult ki két ausztrál iskola között a populációméretet szabályozásában szerepet játszó erőket illetően (részletesebben 4.2.1). Nicholson (1933, 1954) a denzitásfüggő, Andrewartha és Birch (1954) pedig a denzitásfüggetlen, elsősorban abiotikus tényezőket tartotta fontosnak. A vita napjainkra sem szűnt meg, bár abban a legtöbb résztvevő egyetért, hogy mindkét tényezőcsoport fontos: a denzitásfüggő hatások bizonyos határok között tartják

a populációk méretét, a denzitásfüggetlen erők pedig a források mennyiségét, illetve a rendszerek viselkedését határozzák meg az említett határokon belül. A denzitásfüggés feltételezése az egyensúlyi, a denzitásfüggetlenségé pedig a nem-egyensúlyi szemléletnek felel meg (Krebs 1995). May (1973a) szerint a vita egyenesen ostobaság, és mások is (Berryman 1987, 1990) feleslegesnek tartják a kérdéskörrel való foglalkozást, mert a populációs adatok analízise nem kívánja meg az egyensúlyi gondolkodást.

Hutchinson és tanítványa, MacArthur, munkásságuk során nemcsak a niche-elmélet értelmezését dolgozták ki és mélyítették el, hanem a fajok közötti forrásverseny gondolatát is egyeduralkodóvá tették az 1950-es években. E mögött az interspecifikus verseny feltételezett jelentősége és a darwini „létért való küzdelem” gondolata állt. A verseny „mindenhatóságába” vetett hit minden más kezdeményezést elnyomott és az ökológia katekizmusává tette a Lotka–Volterra egyenletekre épülő populációs kölcsönhatások és közösségszerveződés értelmezését, elsősorban az előbbi két szerző munkássága alapján. Részben ennek köszönhetően áll elő az a furcsa helyzet, hogy ebben és más könyvekben is, az alapozó folyamatokat determinisztikus, egyszerűsített és mindig limitáló körülmények között érvényes Lotka–Volterra egyenletek formájában ismertetik és egyes közösségökológiai jelenségeket is ezzel magyaráznak. Ilyenek például a MacArthur–Wilson-féle szigetbiogeográfia fajegyensúlyi elmélete (23.2.4.3), vagy a May-féle stabilitás–komplexitás összefüggés is (20.2.1.1). Mára már nyilvánvalóvá vált, hogy **a természetes közösségek ezeknek a feltételeknek nem, vagy csak nagyon ritkán felelnek meg.** Sőt olyan feltételezéseknek sem, mint például az, hogy a közösségek a fajtelíttség (azaz egyensúly) állapotában vannak, a verseny a legfontosabb strukturáló erő és denzitásfüggő folyamatok szabályoznak. Ezekben a területeken a mintázatok magyarázatához főleg determinisztikus modelleket alkalmaznak, melyekben indokolt módon jelenik meg az egyensúlyi dinamika. Például a szigetbiogeográfia fajegyensúlyi elmélete feltételezi, hogy egy adott méretű sziget fajok általi benépesülése folyamatában előbb-utóbb egyensúly alakul ki, amely úgy áll fenn, hogy minden egyes újabb faj belépésekor egy már jelenlévő kipsztlul.

7.TA3 A KÁOSZ, MINT DETERMINISZTIKUS JELENSÉG A POPULÁCIÓDINAMIKÁBAN

Rendszerek kaotikus viselkedését egy időjárás modellel összefüggésben tapasztalta E. N. Lorenz amerikai meteorológus, azonban a káosz értelmezésére ökológusok tették meg az első lépéseket – matematikai úton is –, hogy populációk időbeli változását megérthessék. A káosz matematikai fogalom, a matematikai **rendezettség** furcsa típusa, amely a véletlenszerűség **illúzióját** kelti. Valójában **determinisztikus** jelenség és egyenletekkel leírható. Legfontosabb vonása a **kiindulási** feltételekre mutatott érzékenység, azaz ezek kis módosulása is radikális változást eredményezhet ➡ (ún. pillangó hatás) a kimenetben.

A közfelfogás szerint a kaotikus rendszerek nem-egyensúlyi rendszerek. A biológiai rendszerek olyan pozitív visszacsatolással rendelkeznek (szaporodás, kölcsönösség stb.), amelyek alapját képezhetik **kaotikus** magatartásnak (Berryman és Millstein 1989), bár az idézett szerzők és az 1990-es években uralkodott felfogás szerint a káosz nem gyakori természetes populációkban. A kaotikus rendszerek mozgása randomnak látszik, valójában nem az. Napjainkban, fontos változás mutatkozik a szemléletmódban: 172 populációdinamikai adatsor elemzése során ezek több, mint 30%-nál találtak kaotikus jelleget (Rogers és mtsai 2022), vagyis egyáltalán nem ritka jelenség a természetes populációkban.

Elsőként Robert May kapcsolta össze a káoszt és a populációbiológiát. Matematikai modellt készített egyszerű rendszert alkalmazva, amelyben egyetlen faj szerepelt diszkrét generációkkal (egyéves, szemelpár). Attól függően, hogy a populációnövekedési ráta miként változott, a populációdinamikai válasz más és más volt.

May (1974, 1976b) az alábbi nem-lineáris populációnövekedési differencia egyenletből indult ki, amelyben a populáció méret $t+1$ időpontban

$$N_{t+1} = N_t^{r\left(1 - \frac{N_t}{K}\right)},$$

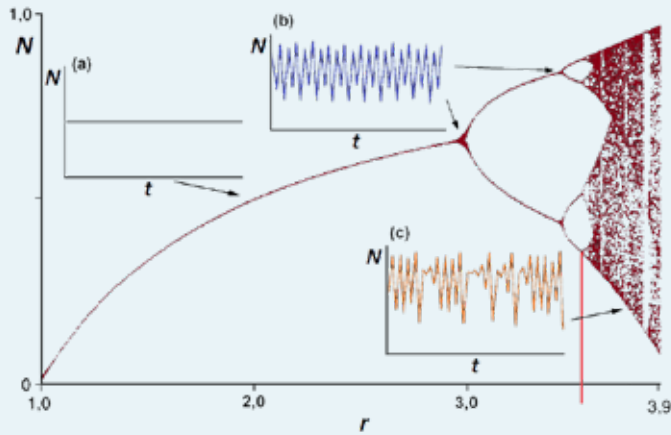
ahol r a populációnövekedési ráta, N_t a populációméret adott időpontban és K az eltartóképesség.

A fenti populációdinamikai modell meglepően komplex viselkedést mutat attól függően, hogy r értéke miként változik. Ha $0 < r < 1$, a populációméret csökken, ezért $N_t \rightarrow 0$ értékhez tart. Amint azt a 4.TA5.3.2 pontban is láthatjuk, ha $1 < r < 3$, akkor N_t valamilyen (természetesen r -től függő) fix érték felé halad, de **függetlenül az eredeti populációmérettől**. Ha például $r = 2$, akkor N_t 0,5 lesz (ez az ún. **stabilis attraktor**). Ha $3 < r < 3,4$, akkor N_t nem egyetlen érték felé közelít, hanem két érték között oszcillál (határciklus). Ha r kissé nagyobb 3,4-nél, akkor N_t négy fix érték között ugrál oda-vissza. Ha r még nagyobb, akkor először nyolc, majd tizenhat, harminckettő és így tovább, érték között oszcillál (ez az ún. **periódus kettőzés**). Ha $r > 3,57$ -nél, akkor nincs fix érték, N_t **kaotikus** mozgásba kezd. Ekkor, az előbbiekkal ellentétben, a **kiindulási populációméret** a meghatározó, és ha az csak 1%-ban is különbözik, a végeredmény teljesen más lehet (7.TA3/1. ábra).

Ahhoz, hogy egy rendszer képes-e kaotikus módon viselkedni, egy ún. Ljapunov-mutatót kell használni, amely azt méri, hogy két – kezdetben egymáshoz közeli – tényező (pl. a populációméret és a növekedési ráta) milyen gyorsan divergál egymástól. Leegyszerűsítve, ha Ljapunov-mutató pozitív, akkor a dinamika kaotikussá válik, ha negatív, akkor egyensúly felé halad (Fisher és Pruitt 2020).



7/5. kép. Robert M. May (1936-2020)
© The Royal Society



7.TA3/1. ábra. A populáció méretének változása r függvényében. A függőleges tengelyen a populációméret látható, amely 1-nél éri el maximumát (lényegében az eltartó képességet jelöli). Az egyes részabrák a növekedés különböző szakaszain tapasztalható populációdinamikákat mutatják: (a) Monoton csillapodás és csillapodó oszcilláció együtt. (b) Stabil határciklus, a nyílak a periódus-kettőződési (bifurkációs) pontokra mutatnak, ahol ezek létrejönnek. (c) Kaotikus egyedszámváltozás. A piros vonal azt a határértéket (3,57) jelöli, ahol a kaotikus mozgás bekövetkezik [Rohde 2005 nyomán módosítva].

Kaotikus jelenségek számtalan természetes folyamatban (Scheuring 1998, Károlyi és mtsai 2000, Temesvári és Tél 2006) kimutathatók. A ragadozó–zsákmány, illetve növényevő–növény viszony több esete is kaotikus populációdinamikával jellemezhető: például az *Opuntia* kaktuszok és a *Cactoblastis cactorum* kaktuszmoly kapcsolata (9.4.2) kaotikus jelenségek közepette valósul meg, melynek a populáció összeomlása a következménye a táplálékbázis lokális kimerítése miatt, bár a **teljes** rendszer működése stabilis. A két populáció interakciójából következő populációdinamikai változásokat, amelyek káoszhoz vezethetnek, meg kell különböztetni az egyéb olyan hatásoktól (pl. időjárás), amelyek hasonló kimenetet okozhatnak. Fontos a foltokon **belüli** populációdinamikai változások foltok **közötti** különbségeinek mértéke is az egész rendszer stabilitása szempontjából, amely kapcsolatban van a metapopulációs dinamikával (23.3.1). Hassell és mtsai (1991) arra a meglepő következtetésre jutottak, hogy a kaotikus változások nem csökkentik a perzisztenciát (a működő rendszer tartósságát, 20.TA2), ha **elegendően nagyszámú folt** áll rendelkezésre.

Minden populáció mutat valamiféle fluktuációt. Ezek a változások lehetnek determinisztikusak és bizonyos feltételek mellett kaotikusak. Kisméretű populációk egyedszámai egyszerűen méretük miatt fluktuálnak [ezt May (1973a) **demográfiai sztochaszticitásnak** nevezte]. Más perturbációk külső, például antropogén tényezők miatt következhetnek be. Ha bármely ilyen fluktuáció a populációt stabilitásának szélső határán túlra viszi, kihalás következhet be. A kulctényezők a kihalás veszélyének meghatározásában a populációnövekedési ráta nagyságrendje és annak varianciája, akár demográfiai, akár környezeti változók miatt. A természetes populáció-méretnek felső határértékekkel rendelkeznek, melyeket az

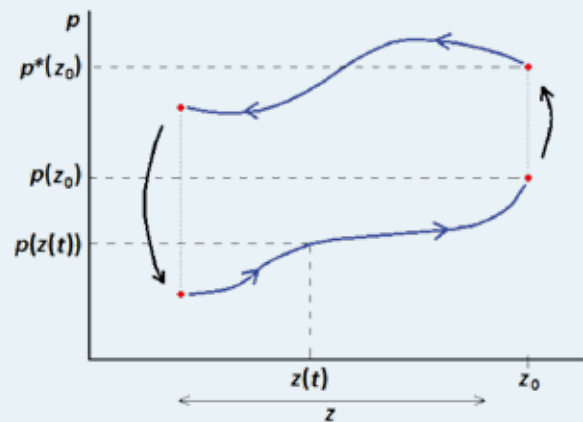
eltartóképesség (K) határoz meg. Demográfiai sztochaszticitás esetében minél nagyobb a K és minél nagyobb az r értéke, annál kevésbé valószínű a kipusztulás, vagy egy másik nézőpontból, annál nagyobb a populáció perzisztenciája. Az időbeli perzisztencia a növekedési sebesség varianciájának nagyságrendjétől függ, mely viszont az abiotikus környezeti események hatása alatt áll (Southwood 1995).

7.TA4 KATASZTRÓFAELMÉLET

Ismert populációdinamikai jelenség, hogy valamely populáció egyedszáma néha váratlan, ugrásszerű változáson megy át. Hasonló változások fizikai, kémiai rendszerekben is megfigyelhetők. Ezzel a kérdéskörrel foglalkozik a **katasztrófaelmélet**. Általánosságban a következőképpen körvonalazhatjuk, illetve modellezhetjük a jelenségekört.

Tegyük fel, hogy egy rendszernek a z paramétertől függ $p(z)$ állapota és $z = z(t)$ „idő” növekedésével eleinte maga is növekszik (ld. a 7.TA4/1. ábrán az alsó „pályát”). Azonban z -nek egy z_0 értékénél a $p(z_0)$ állapot itt nem részletezett módon mintegy „átugrik” az ábrán látható $p^*(z_0)$ állapotba. További jellegzetességként, t további növekedésekor, z csökkenése mellett a $p^*(z_0)$ állapot már az ábrán látható felső pályán „balra” halad. A t további növekedésével, egyben z további csökkenésével, a $p(z)$ állapot újabb ugrásszerű változáson esik át, adott esetben akár visszatérhet, visszaugorhat az alsó pályaszakasz valamely pontjába, mint ezt az ábrán láthatjuk.

A fentiekkel lényegében párhuzamba állítható populációdinamikai rendszernek tanulságos, didaktikus leírását adja Murray (2002, 4.2.1). A könyvbeli leírásban használt jelöléseket alkalmazva egy észak-amerikai lucfenyő kártevő, a lucrügymoly (*Choristoneura fumiferana*) (7/1. ábra) bizonyos paraméterektől függő egyedszámáról van szó. Fejezze ki a sodrómoly N egyedszámának változását a

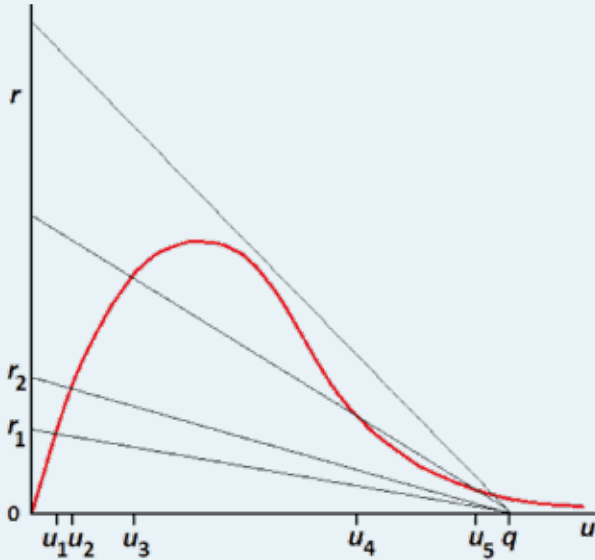


7.TA4/1. ábra. Ugrásszerű változások (fekete nyílak) egy dinamikus rendszer z paramétertől függő, valamely skálán (p -tengely) elhelyezkedő $p(z(t))$ állapotváltozása során. Az idő (t) előrehaladtát nyílak jelzik. További magyarázat a szövegben.

$$\frac{dN}{dt} = r_B N \left(1 - \frac{N}{K_B}\right)$$

logisztikus differenciálegyenlet (4.3.1.2). A differenciálegyenlet megoldásaként adódó $N(t)$ egyedszámfüggvény $t \rightarrow \infty$ mellett véges \bar{N} értékhez tart, a megoldásfüggvény grafikonja pedig $N_0 < \bar{N}$ esetén (N_0 a kezdeti egyedszám) monoton emelkedő szigmoid görbe. Vegyük tekintetbe, hogy a molypopulációban az egyedszámtól függő, $p(N)$ intenzitású, madarak általi predáció is történik. A $p(N)$ predációs függvény grafikonja a modell szerint szintén telítődési görbe legyen. Ez megfelel annak, hogy kis egyedszám mellett a madarak még nem szoknak rá a molyzsákmányra, magas molyegyszámmal szemben viszont a madárpopuláció véges volta miatt a predáció intenzitása egy magas értéken állandóvá válik (7.TA4/2. ábra).

Az új, predációs taggal kiegészített modell, mint a további tárgyalás alapja:



7.TA4/2. ábra. A 7.TA4. fejezetben ismertett populációdinamikai modell egyensúlyi pontjainak alakulása a modellbeli $r = Ar_B/B$ paraméter növekedésekor. A piros vonallal jelzett maximumgörbe a g függvény grafikonja, az egyenesek az r paramétertől (is) függő f függvények grafikonjai. Az u -k mint transzformált egyedszámok az egyensúlyi állapotot jelzik. További magyarázat a szövegben.

$$\frac{dN}{dt} = r_B N \left(1 - \frac{N}{K_B}\right) - p(N). \quad (1)$$

Predációs függvénynek például a

$$p(N) = \frac{BN^2}{A^2 + N^2} \quad (0 < A, B)$$

függvény választható alkalmas A és B paraméterrel. Megállapíthatjuk, hogy $p(0) = 0$, $\lim_{N \rightarrow \infty} p(N) = B$.

Foglalkozunk az N egyedszámra vonatkozó egyensúlyi állapot kérdésével. Hasonló modellek esetében célszerű új, már

dimenzió nélküli paraméterek és változók bevezetése, mely jelen esetben például a következőképpen történhet. Tekintsük az (1) differenciálegyenlet következő átalakítását:

$$\frac{dN}{dt} = \frac{Ar_B}{B} \frac{N}{A} B \left(1 - \frac{N/A}{K_B/A}\right) - \frac{B(N^2/A^2)}{1 + N^2/A^2}.$$

Jelöljük az új paramétereket rendre a következőképpen:

$$\frac{Ar_B}{B} = r, \quad \frac{K_B}{A} = q.$$

Jelöljük továbbá az N/A mennyiséget, mint transzformált egyedszámot u -val. Ekkor felírható:

$$\frac{dN}{dt} = ruB \left(1 - \frac{u}{q}\right) - \frac{Bu^2}{1 + u^2}$$

vagyis

$$\frac{1}{B} \frac{dN}{dt} = ru \left(1 - \frac{u}{q}\right) - \frac{u^2}{1 + u^2}. \quad (2)$$

A $\tau = Bt/A$ változó bevezetésével, az

$$\frac{1}{B} \frac{\Delta N}{\Delta t} = \frac{\Delta N}{\Delta(Bt)} = \frac{\Delta(N/A)}{\Delta(Bt/A)} = \frac{\Delta(N/A)}{\Delta \tau}$$

összefüggés alapján (ld. matematikai kalkulus)

$$\frac{du}{d\tau} = ru \left(1 - \frac{u}{q}\right) - \frac{u^2}{1 + u^2}. \quad (3)$$

Ezáltal az (1) egyenletet némileg egyszerűbb alakra hoztuk, emellett dimenzió nélküli változóhoz és paraméterekhez jutottunk.

Foglalkozunk most az egyensúlyi kérdéssel, amikor is $\frac{dN}{dt}$ és egyben $\frac{du}{d\tau}$ nulla. Ekkor a (3) formula jobboldala is nulla,

vagyis $u=0$, vagy pedig

$$r \left(1 - \frac{u}{q}\right) - \frac{u^2}{1 + u^2} = 0,$$

tehát

$$r \left(1 - \frac{u}{q}\right) = \frac{u^2}{1 + u^2}.$$

Keressük utóbbi egyenlet pozitív közelítő megoldásait adott q és r paraméterérték mellett grafikus módszerrel. Legyen az egyenlet baloldala a (lineáris) $f(r, u)$ függvény, a jobboldal pedig a $g(u)$ függvény. Utóbbi grafikonja jobbra elnyúló maximumgörbe és $g(0) = 0$, $g(\infty) = 0$. A két grafikon metszéspontjainak u abszcisszái elégítik ki az $f(u) = g(u)$ egyenlőséget, és egyben egyensúlyi állapotot képviselnek (7.TA4/2. ábra). (Tartsuk szem előtt, hogy u mint transzformált egyedszám N/A -val egyenlő.) Az ábrán megfigyelhetjük, hogy ha r értéke, annak kis értéke mellett

r_1 -ről r_2 -re növekszik, akkor a (most itt egyetlen) transzformált érték u_1 -ről u_2 -re nő. Az r paraméter további növekedésével egy bizonyos r értéknél már kettő (u_3, u_4), ..., újra egyetlen (q közeli) és végül 0 metszéspont adódik (u tehát transzformált molyegyszám).

7.TA5 ALLEE-HATÁS

A 4. fejezetben tárgyalt egyedszám-növekedési modellek esetében az egyedszám növekedési sebessége az egyedszám növekedésével maga is növekszik. Számos populációdinamikai megfigyelés viszont amellet szolt, hogy kis egyedszámok mellett az egyedszám csökkenhet is. Ezt a jelenséget, az ún. **Allee-hatást**, W. C. Allee és mtsai (1949) írták le. Hátterébe állítható például a

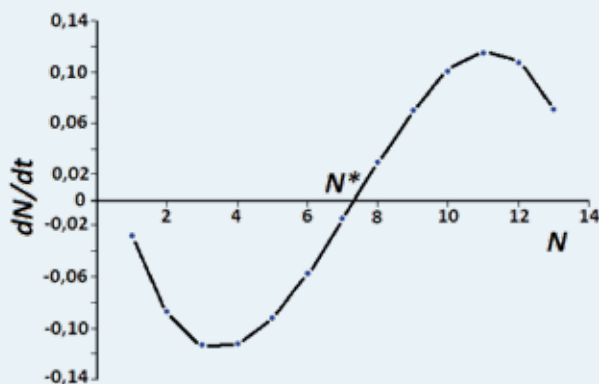
$$\frac{dN}{dt} = rN \frac{(1-N)}{K}$$

differenciálegyenletnek (4.TA5), mint logisztikus egyedszám-növekedési modellnek (K az eltartóképesség) egy változata a

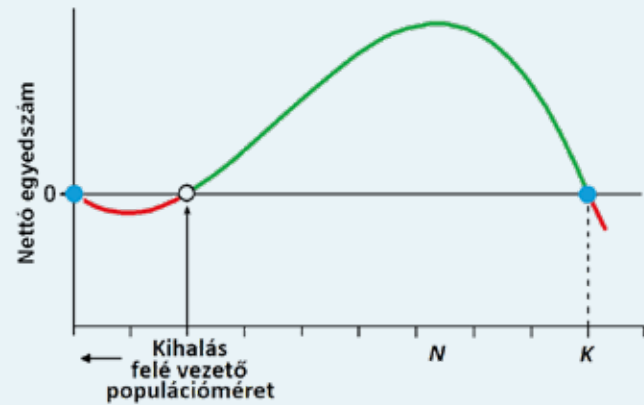
$$\frac{dN}{dt} = rN \left(\frac{N}{A} - 1 \right) \left(1 - \frac{N}{K} \right) \quad (1)$$

modell, ahol K mint fentebb, az A pedig további modellparaméter. Ekkor a dN/dt populációnövekedési sebesség láthatóan egy N -ben harmadfokú polinomfüggvény, melynek negatív értéke is lehet. Ha pedig valamely N -re a dN/dt függvény értéke negatív, akkor az az Allee-hatás érvényességét jelzi (7.TA5/1. ábra).

Mínél kisebb egy populáció mérete, annál jelentősebbek lehetnek azok a hatások, amelyek a populáció fennmaradását befolyásolják (4.TA5/2. ábra). Ennek Courchamp és mtsai (1999) szerint legalább háromféle oka lehet:

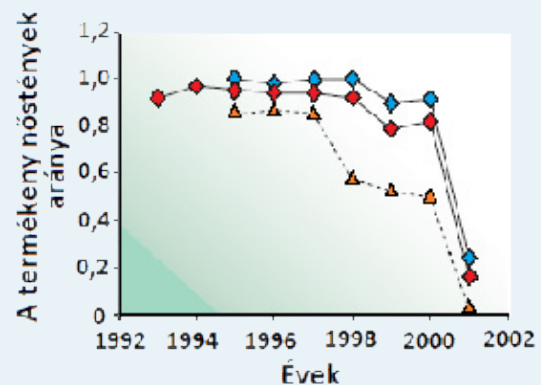


7.TA5/1. ábra. Az Allee-hatásmodelljét képező egyedszám deriváltfüggvény grafikonja. Az egyensúlyi egyedszám (N^*) alatt a derivált negatív, vagyis az egyedszám időben csökken. További magyarázat a szövegben. [Az (1) számú egyenletben $A = 2$ és $K = 4$, az $N^* = 7,5$. Itt az egyedszám-növekedés sebessége 0.]



7.TA5/2. ábra. Az Allee-hatás sematikus ábrázolása. A kék pontok az egyensúlyi pontokat jelölik, ahol $N = 0$, vagy maximumot mutat. Az üres kör azt a pontot jelenti, amelynél az egyedszám negatív tartományba kerül (a bal oldali piros szakasz) és lehetségessé válik a populáció kihalása [Lehman (2001) nyomán módosítva].

- ún. **demográfiai sztochaszticitás** (7.TA3), amely egyrészt a legfontosabb demográfiai jelenségek (születés és mortalitás) véletlenszerű változásával függ össze, például azzal, hogy nem minden egyed szaporodik minden évben táplálékhány miatt, másrészt a pusztulási faktorok (betegség, ragadozás) hatása felerősödik. De ide tartozik az ivarány fluktuációja is. Egy kisméretű populációra fokozottan súlyos hatást gyakorolnak ilyen hatások és a kipusztulás felé sodorják,
- hasonló hatása lehet a populációméret csökkenéséből következő **magatartási változásoknak** is. A csoportos (valódi euszociális és kooperatív) életmódot folytató fajokban a csoportok (családok) védő, élelemszerző, utódgondozást stb. segítő munkamegosztása sérül, ha a csoportméret egy kritikus egyedszám alá esik,



7.TA5/3. ábra. A saiga antilopok fekunditásának változása a Kalmük Köztársaságban. A kék jelek a kifejlett, a sárga jelek a juvenilis nőstények arányát, a piros jelek pedig a két korcsoport átlagát jelölik, melyek 1993 és 2001 között minden évben termékenyek voltak. Átlagosan 93 nőstényt vizsgáltak évenként [Milner-Gulland és mtsai (2003) nyomán módosítva].



7/6. kép. Kakapo
(*Strigops habroptilus*, Strigopidae)
© Don Merton, nzbirdsonline.org.nz

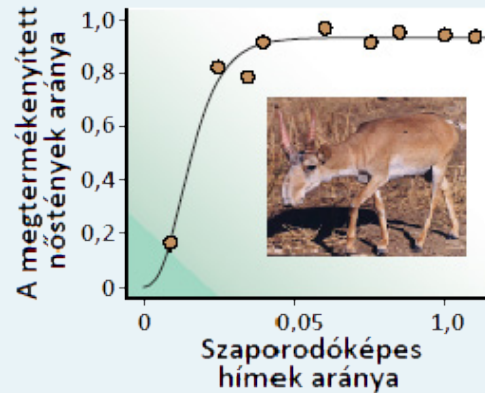
- végezetül ide tartozik a **beltenyészítés és a csökkent genetikai heterozigócia** miatt veszélyeztetett populációk esete.

Az elsőre példa a kakapo (*Strigops habroptilus*), mely Új-Zéland körüli néhány kisebb szigeten élő röpképtelen óriás papagájfaj. Jelenleg meglehetősen eltorzult ivararány és

alacsony, kb. 50 egyedre csökkent, populációméret jellemző rá. A második esettel kapcsolatban említhető, hogy a kisméretű, különösen az alacsony mozgásképességű életmódjuk következtében veszélyeztetett állapotban lévő populációkban az ivarok hatékony egymásra találása gátolt, ami alacsony szaporodási rátához és ezért kihaláshoz vezethet. Ilyen a helyzete a belső-ázsiai szaiga antilopnak (*Saiga tatarica tatarica*) – amely ugyan nem csökkent mozgásképességű –, azonban a túlvdászás következtében veszélyeztetett (Milner-Gulland és mtsai 2003). 1998-tól kezdve az éves populációcsökkenés 46% volt. 2002-re a teljes populációméret kb. 50 ezer egyedre, a 10 év előtti érték 5%-ára csökkent (7.TA5/3. ábra). A hímek háremtartásos poligíniában élnek, ahol 1 hímre korábban átlagosan 36, jelenleg



7/7. kép. Hiénakutya
(*Lycan pictus*, Canidae)
© Charles J. Sharp



7.TA5/4. ábra. Az ivarérett szaiga antilop hímek aránya decemberben, (amikor a hímek közötti vetélkedés zajlik) 1992 és 2000 között, és a megtermékenyített nőstények aránya a következő év februárjában [Milner-Gulland és mtsai (2003) nyomán módosítva].

azonban 106 nőstény jut. A nőstények fekunditása ezért az ivarérett hímek arányához kötött, ami normális körülmények között 0,20-0,25 lenne, jelenleg azonban 0,009 és 0,025 között van (7.TA5/4. ábra). Az ivarérett hímek megritkulásának oka az intenzív vadászat (a tülök tradicionális kínai orvosság).

A második hatás, a hatékony csoportméret probléma elsősorban olyan fajoknál jelentkezik, ahol az utódnevelés sikere a csoport igen sokrétű feladatmegosztásának függvénye, mint például a hiénakutya (*Lycan pictus*) és a szurikáta (*Suricata suricatta*) esetében.

Léptékek, szintek, mintázatok és folyamatok

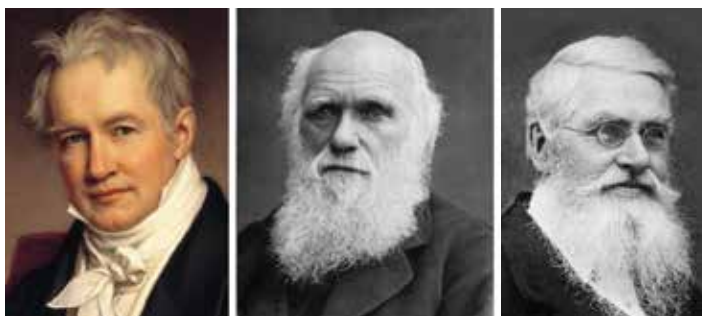
8.1 Bevezetés	140
8.1.1 A lépték fogalma	141
8.1.2 A szerveződési szint fogalma	142
8.1.3 A mintázat fogalma	142
8.1.4 A térfolyamat fogalma	142
8.2 Térleptékek	143
8.2.1 Globális térlepték	144
8.2.2 Biom térlepték	145
8.2.3 Regionális térlepték	145
8.2.4 Táj térlepték	145
8.2.5 Lokális vagy folt térlepték	145
8.3 Időleptékek	145
8.3.1 Aktuális időlepték	146
8.3.2 Evolúciós időlepték	146
8.4 Szerveződési szintek	146
8.5 Léptékek és szerveződési szintek hierarchiája	146
8.5.1 Léptékek hierarchiája	147
8.5.2 Szerveződési szintek hierarchiája	147
8.6 A Lépték, szint, mintázat és folyamat kapcsolata	147
Támogató anyagok	
8.TA1 Környezeti szemcsézettség	148
8.TA2 Fraktálok az ökológiában	149
8.TA3 Makroökológia	149
8.TA4 Léptékfüggőség, lépték invariancia és térbeli önszerveződés	151
8.TA4.1 Megmarad-e az „ökológiai szabályok” érvényessége változó léptékek mellett?	152
8.TA4.2 Mintázatgeneráló folyamatok: önszerveződő tér-időbeli mintázatok	153

8.1 BEVEZETÉS

Mindennapi élményünk, hogy környezetünkben alakzatokat, jelenségeket, tér- és időfolyamatokat különböző léptéktartományokban észlelünk. Például repülőgépről figyeljük, amint a felszállás után a táj „összszugorodik” alattunk – ezzel az élménnyel már sokan találkozhattak életükben. Először az utak és házak válnak kis pontokká, míg végül már csak nagyobb geográfiai egységek, folyók és hegységek különíthetők el. A térösszszugorodása mellett időbeli változásokat is észlelhetünk: időzónákat és évszakokat léphetünk át. Mindeközben mintázatok sokaságát láthatjuk folyamatosan átmenni egymásba. A kezdetben egyedileg is megkülönböztethető rétek, kaszálók erdőfoltokkal olvadnak össze, melyeket agrár-, és művelés nélküli területek, nagyobb víztestek szakítanak meg és pusztán a színbeli különbségek alapján is szembeűnik a táj mozaikossága. Időről-időre hasonlóságokat is felfedezhetünk a vegetáció színében, elrendeződésében, vagyis ismétlődő **mintázatokat** láthatunk. A mintázatokban rejlő **szabályosságok** nagy jelentőségű kérdéseket vetnek fel az ökológus, geológus, geográfus és más szakemberek számára:

- Milyen lépték mellett észlelhetünk ismétlődő szabályosságokat (a mintázatokat)?
- Milyen hatások és miért éppen azon a léptéken hoznak létre és tartanak fenn mintázatokat?
- A különböző léptékek mellett működnek-e eltérő szervező erők, melyek más-más közösségeket hoznak létre?

A kérdések egy része, például a mintázatok – elsősorban a vegetáció – geográfiai léptékű ismétlődései, már a XIX. század nagy természetutazóinak, Alexander von Humboldt, Charles Darwin és Alfred Wallace, figyelmét is megragadták (8/1. ábra), hogy csak a legkiemelkedőbbeket említsük. Nagyléptékű, kontinens méretű vegetációtípusok és ➡ biomok (8/2. és 8/7. ábrák) elkülönítése az ő megfigyeléseikkel kezdődött. Ugyanakkor a lépték (méretarány, „skalázás”) csak az 1970-es évek óta vált az ökológia egyik központi kérdésévé. Legalább két fő okból kerül ekkor előtérbe a vizsgálata: egyfelől felismerik, hogy a mintázatok és folyamatok meghatározott tér-időbeli léptékeken keletkeznek/zajlanak és ezek leírásához fogalmi



8/1. ábra. A XIX. század nagy utazó természettudósai: Alexander von Humboldt, Charles Darwin és Alfred Wallace.
© simple.wikipedia.org, © Herbert Rose Barraud, © Tagishsimon, en.wikipedia



8/2. ábra. Nemcsak nagyléptékű, általánosított biomok léteznek, mint például a tajga vagy trópusi esőerdő, hanem specifikus vonásokkal jellemezhetők is, mint Dél-Amerika fontosabb síkvidéki biómjai. Ezek között a hőmérséklet és a csapadék mennyisége tekintetében lényeges eltérések vannak [Santana és mtsai (2012) nyomán módosítva].

tisztázásra és modellekre van szükség. Másrészt a fajgazdagság ijesztő mértékű csökkenése követeli meg a populációbiológiai és közösségökológiai vizsgálatokat különböző tér-idő léptéken (Juhász-Nagy 1993).

A legfontosabb azoknak a mechanizmusoknak a felderítése, melyek a mintázatokat létrehozzák. Miért fontos ez? Azért, mert a mintázatok **tér-folyamatokat** generálnak, melyek ismét újabb **mintázatokat** hoznak létre. **A mintázat és folyamat (pattern és process) összekapcsoltsága és megújuló kölcsönhatása alapvető sajátossága a természetes rendszereknek** (Levin 1992). Fontos tudnunk, hogy a mintázatok nem feltétlenül azon a léptéken keletkeznek, mint amelyeken megfigyeljük azokat. Például a nagyléptékű éghajlatváltozások nyilvánvalóan befolyásolnak egy mikroléptékben megjelenő mintázatot is.

A lépték használata áthatja mindennapi életünket. Szándékos és önkéntelen összehasonlításokat teszünk tárgyak, élőlények és jelenségek mérete, sebessége stb. és környezetük viszonyáról. Tudjuk, hogy a **jelenségek és folyamatok** térben és időben **bármilyen (tetszőlegesen választott) léptékben értelmezhetők**, mert a természet folytonos átmeneteket képez. Emiatt vizsgálati módszereinket adott (választott) léptékhez kell igazítanunk.

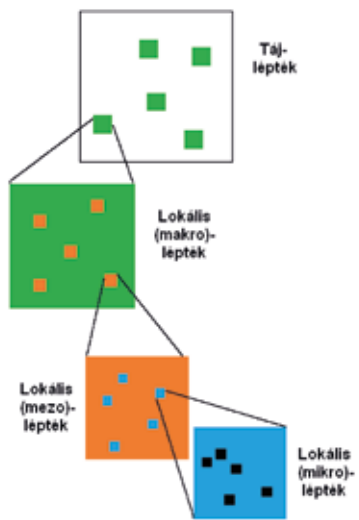
A hétköznapi tudományos nyelvzetben a „léptéket” gyakran helyettesítik egy rokon értelmű szóval, a **skalával**. Az viszont **helytelen**, hogy az utóbbit vagy mindkettőt azonosítják a **szinttel**. A lépték (skála) és szint teljesen eltérő jelentést hordoz, amint azt alább látni fogjuk. Nagyon fontos a két kifejezés jelentésének egyértelmű meghatározása és annak megfelelő, következetes használata. A továbbiakban a **lépték** szót **kizárólag jelenségek fizikai dimenzionalitásának**

érzékeltetésére, a szintet pedig a szerveződési hierarchia leírására használjuk.

8.1.1 A lépték fogalma

A lépték (skála) egy entitás, jelenség vagy folyamat mérhető, tér-időbeli fizikai dimenzióira (egy test méretére, egy esemény gyakoriságára, egy folyamat sebességére) vonatkozik. A fizikai kiterjedtség valamilyen eszközzel, például mérőszalaggal vagy más módon megmérhető. Bizonyos esetekben több összetevője is lehet a léptéknek. A megfigyelési lépték esetében legalább két összetevőt kell elkülöníteni. Ezek: a **felbontási méret/mérték** (szemcseméret = grain), és a **kiterjedési méret/mérték** (extent), melyek keretében a vizsgálatokat végezzük (O'Neill és King 1998, Thomas és Kunin 1999, Scheiner és mtsai 2000).

- A felbontási méret a megfigyelés legkisebb tér-időbeli egysége, például az alkalmazott mintavételi eszköz (kvadrát, csapda, halászhaló lyukbőrsége) mérete és elrendezése, amelyet meghatározhat a populációban található egyedek mérete és eloszlása.
- A kiterjedési méret a megfigyelés területi és időbeli kiterjedtségét fejezi ki, azaz hogy a vizsgálatok mekkora területen és milyen hosszú időtartamban történnek (8/3. és 8/4. ábrák).



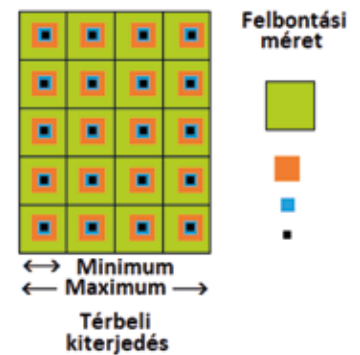
8/3. ábra. Síkban ábrázolt (valójában térben hierarchikus) léptékek értelmezése. Felülről lefelé, a legnagyobb léptéktől a legkisebb felé haladva változtatjuk a felbontás mértékét (a szemcseméretet) és egyben a kiterjedést is. Természetesen mindeközben a szerveződési szintek hierarchiája is jelen van. Míg a tájleptéken esetleg több közösség, a lokális mikroléptéken inkább populációrészek szerepelhetnek [Noda (2004) nyomán módosítva].

Például egy halászhaló lyukmérete a felbontási méret (grain), a teljes háló mérete, a lehalászott terület és a halászási idő pedig a kiterjedési méret. A felbontási méret azt fogja meghatározni, hogy **mekkora** halakat fogunk, a kiterjedési méret pedig azt, hogy **mennyi** halat fogunk. Egy másik esetben egy lepkefaj életmódját vizsgáljuk. Ha 1×1 méteres négyzeteket (kvadrátokat) alkalmazunk a vegetáció vizsgálatára (ez a felbontási méret), választ kaphatunk arra, hogy a faj nőtényei milyen növényfajokat kedvelnek (preferálnak) tojásrakás céljára. Amennyiben az előbbi kvadrátokat egy 100×100 méteres területen helyeztük ki (ez a kiterjedési méret) és természetesen véletlenszerűen, hogy a mintavételezési hibát csökkentjük, akkor eléggé megbízható képet nyerhetünk a faj tápnövény-használatáról,

mert ekkora területen valószínűleg valamennyi növényfaj előfordul, amit fogyaszt. Egészen más értelmezéssel élhetünk, ha a felbontási méretet 200×200 méteres egységekre növeljük és a kiterjedési méretet 10×10 km-re emeljük. Ekkor már nagy a valószínűsége annak, hogy szomszédos, többkevesebb térbeli akadállyal elválasztott populációkat fogunk vizsgálni, melyek összeköttetésben lehetnek és metapopulációt képeznek (23.3.1). Végezetül, kereshető olyan kiterjedési méret, például 1000×1000 km-es,

ahol a felbontás mértékét 100×100 km-es hálóegységekben adjuk meg. Feltételezhetően izolált populációkat találunk, melyekben a populáció méretét befolyásoló domináns folyamatok a demográfiai jelenségek (születés és mortalitás) és a be- vagy elvándorlás csak csekély mértékben juthat szerephez. Az utóbbiakat illetően például lepkerasszokat fedezhetünk fel. Természetesen, nincs akadálya annak, hogy az időléptéket is mindkét értelmezésben használjuk az előbbi példában. Az idő egy további dimenziót ad mindezekhez: a leolvasások gyakorisága jelenti a felbontás mértékét, és a teljes vizsgálati időtartam, mondjuk a faj aktivitási időszaka egy szezomban, pedig a kiterjedési méretet. Más-más lépték mellett eltérő jelenségeket és mintázatokat fogunk észlelni. Az MME (Magyar Madártani és Természetvédelmi Egyesület) 2021-ben jelentette meg Magyarország madáratlaszát (Szép és mtsai 2021). A hazai madárfauna elterjedési és sűrűségi viszonyait több, mint ezer madarakat jól ismerő szakember mérte fel. Ebben a munkában a kiterjedési méret 93 ezer km² és négy év volt. A felbontási mérték maximum 10×10 km-es és minimum 2,5×2,5 km-es UTM négyzet volt. Óriási munkával a kisebb négyzetek 82%-ából, a nagyobb négyzetek esetében több, mint 90%-ból sikerült megfelelő adatokat gyűjteni.

Joggal vethető fel a kérdés, hogy miért előnyös megkülönböztetni a lépték két tulajdonságát? Mindenekelőtt azért, mert **valamennyi vizsgálódási léptékünk mesterséges, ui. a természetben lejátszódó jelenségek ideális léptékét nem ismerjük**. A felbontási és kiterjedési méret/mérték azért fontosak, mert azt a célt szolgálják, hogy az ökológiai vizsgálatokat a természeteshez közeli léptékben végezhessük. Mivel ezek kijelölése szubjektív, sőt bármely közbülső léptéket jelenthet, nagy a tévedés lehetősége. A fenti példákat folytatva, értelmetlen 1 m²-es kvadrátokon alapuló felbontást használni nagy kiterjedési mérték mellett, például, ha populációk közötti különbségeket szeretnénk kimutatni. A felbontási mérték (szemcseméret) és a kiterjedés mértéke együtt, egymással összhangban, de egymástól függetlenül is változtatható.



8/4. ábra. A lépték két elemének, a felbontási méret (szemcse) és a kiterjedési méret viszonya, valamint változása egy hierarchikus rendszerben. Adott esetben a felbontási méret egyben a mintaegységet is jelentheti [Noda (2004) nyomán módosítva].

Egy másik, nem kevésbé fontos ok szétválasztásukra az, hogy a felbontási méret/mérték közeledni kíván ahhoz a léptékhez és megkísérli kifejezni azt, amit egy adott állatfaj is érzékelhet (percepció). Éppen ennek leírására szolgál a „szemcseméret” (grain). Az élőlények percepciók képességével kapcsolatban Levins és MacArthur (1966) javasolta a szemcsézettség bevezetését (8.TA1), azóta azonban további jelentései keletkeztek, amelyek szerencsére összefüggésben állnak egymással. E szerint a szemcsézettség jelentheti:

- azt a léptéket, amelyen egy közösséget vagy tájat vizsgálunk,
- a tájon belül a foltok méretét, és
- azt a léptéket, amelyet az állatok érzékelnek és megkülönböztetnek, ami ebben az értelemben nem a környezet, hanem az élőlény tulajdonsága.

A tájban különböző méretű foltok sokasága található (8.2.5). Az állategyedek a testméretüktől függő lépték mellett érzékelik a teret. Tehát, amikor a fenti lepkefaj tojásrakását vizsgáljuk, akkor



8/1. kép. Európai bölény
(*Bison bonasus*, Bovidae)
© Wikipedia

abban a dimenzióban próbáljuk leírni a folyamatot, amelyben a lepke is mozog, érzékeli a környezetét. Vagyis a szemcseméret éppen ennek a percepciók léptéknek az értelmezésére szolgál. Valentine (1976) szerint egy kisméretű állat, mint a fenti lepke, „durvaszemcséjűnek” érzékeli a környezetét, mert a kb. 1-10 m²-es talajszinten élő,

lágyszárú növényfajok által képzett foltokban keresi tápnövényét, melyekhez képest minden más folt (cserjék, fák) nem tápnövényt jelent. Ha nem egy lepkefajt, hanem egy nagytestű növényevő emlőst (pl. egy afrikai elefántot) vizsgálunk, akkor azt látjuk, hogy ez a faj „finomszemcséjű” környezetben él, mert tápnövényei (a fák lombzata és gramineák a talajszinten) számára szinte homogénnek tekinthető térben található és elérhető. Ez a leírás csak a **testméret viszonyában** értelmezi a szemcseméretet. A szemcsézettség időben is értelmezhető: gondoljunk a néhány óráig élő ivarérett tiszavirágra (*Palingenia longicauda*) (3/20. kép), amely a rendelkezésre álló időtartamot finom, és egy hosszú életűre (európai síksági bölény, *Bison bonasus bonasus*), mely durva léptéken érzékeli. Az utóbbi esetében például a jelentős szezonális hőmérsékleti vagy forrásváltozások jelentkeznek.

8.1.2 A szerveződési szint fogalma

A szint általános biológiai jelentése az ökológiában módosul. A szünbiológia a szupraindividuális, azaz egyed feletti szerveződési szinteket tekinti vizsgálati tárgyának. A **szint** (level) nem a fizikai dimenzióra, hanem a **szupraindividuális szerveződés hierarchiájára utal**. A valóságban is elkülöníthető szerveződési szintek a **populáció**, a **közösség**, a **biom** és a **bioszféra**. A felsoroltak **hierarchikus** viszonyban állnak egymással, mert bonyolultságukban, szerveződési

folyamataikban, „zavarásokra” adott válaszaikban stb. jelentősen eltérnek. Ugyanakkor a léptékek is elrendezhető hierarchikus módon, de ebben az összefüggésben is csak a fizikai méretük számít (pl. kis, közepes és nagy méretű foltok). (A definíciókat figyelembe véve, továbbra is használjuk a „szint” kifejezést olyan összefüggésekben, amelyek nem utalnak közvetlenül sem léptékre, sem szerveződésre, pl. magas vagy alacsony szint, talajszint, vízszint, ragadozó szint, táplálkozási szint stb.)

8.1.3 A mintázat fogalma

A természetben különböző tér- és időmintázatokat észlelünk. Mintázatokat élőlények és az élettelen környezet egyaránt létrehozhat. A **biotikus „mintázat” az élőlények eloszlásából, egymással és a környezettel való kölcsönhatásaikból keletkező ismétlődő jelleg**. Az élettelen környezeti (geológiai, geográfiai, hidrológiai, klimatikus stb.) események és folyamatok által keltett mintázatokat **környezeti heteromorfianak** is nevezzük. Általános a vélemény, hogy az észlelhető mintázatok jelentős része azonban biotikus eredetű, és főleg a **populációs** kölcsönhatások eredményezik. Ilyen, mintázatot létrehozó biológiai eredetű hatás például a vegetációs **textúra** (fajokhoz rendelt egyedszámok), a **kotextúra** (fajkombinációkhoz rendelt egyedszámok), a **fajkészlet**, a **populációk eloszlása**, a **táplálkozási lánc és hálózat**, az **energia-** és **anyageloszlás** és a fajok közötti **kölcsönhatások**. Például a nagytestű növényevők (herbivorok) legelésekor a forrásfelosztás meghatározott populációs eloszlást (mintázatot), a populációk elkülönülését vagy éppen keveredését eredményezi, melyet a környezeti heteromorfia is befolyásol. A herbivorok eloszlása hatással van a ragadozók eloszlására (és viszont), a ragadozók térbeli mintázata pedig a dögevők előfordulására stb. Tehát, minden, ami térben és időben történik, valamilyen mintázatot eredményez. Hutchinson (1953) két fontos mintázatot tárgyal: az egyik kölcsönhatás (elsősorban verseny) eredménye, a másik véletlenszerűen keletkezik, ami azonban nem jelenti a szerkezet hiányát. Ugyanakkor tudatában kell lennünk annak, hogy a mintázat létrehozásáért felelős faktorokat nehéz azonosítani, ezért a mintázatok kialakulását általában több **alternatív hipotézissel** is magyarázhatjuk. Gyakran alkalmazott alternatíva például a **neutrális közösséghez** való hasonlítás (Bell 2001).

A lépték és a mintázat szétválaszthatatlan. Minden mintázatot valamilyen lépték mellett észlelünk, amely lehet néhány négyzetcentiméteres vagy akár a teljes bolygót magában foglaló (globális) kiterjedésű is. A mintázatelemzés egyik módja a **fraktálok** alkalmazása (8.TA2).

8.1.4 A térfolyamat fogalma

A mintázat és térfolyamat (továbbiakban folyamat) kapcsolata az ökológia egyik korán felismert (Watt 1947) és centrális tézise. A folyamatok a mintázatok által létrehozott események, amelyek

visszahatnak az előbbiekre, mert a folyamatok újabb mintázatokat generálnak és azok ismét újabb folyamatokat indítanak el. Vagyis, egy szétválaszthatatlan láncolatról van szó: mintázat – folyamat – mintázat stb. lépésekben. Az előbbi pontban tárgyalt példában a ragadozók zsákmányolását, mint folyamatot a ragadozók és növényevők jelenléte és eloszlása hozza létre, amely visszahatásként demográfiai események előidézője lesz mindkét résztvevőnél. A dögevők eloszlási mintázatát a ragadozók zsákmányolási aktivitása és annak térbeli előfordulása fogja meghatározni. De fontos mintázat- és folyamatgeneráló és módosító faktor a környezeti heteromorfia, a források tér–időbeli eloszlása és az élőlények viselkedése is.

A mintázat és folyamat kapcsolata ok–okozati relációkat és kényszerfeltételi összefüggéseket egyaránt felvet. Az a tér–időbeli mintázat (denzitási viszonyok, táplálkozási gyakoriság és időtartam stb.), amely például növényevő szervezetek és tápnövényeik között kialakul, fenotípusos válaszokat (nagyobb mértékű másodlagos anyagcseretermék-előállítás, tövises, szőrözöttség, emészthetetlen anyagok megjelenése stb.) vált ki a növényekben (folyamat). Amennyiben ezek adaptív értékűek, a növényi populációk tartósan rendelkezni fognak ezekkel a tulajdonságokkal (mintázat). Nem zárható ki a viszontválasz sem a növényevők részéről (folyamat), ami újabb mintázatok megjelenését (pl. egyes növényevő populációk helyi eltűnését) jelentheti.

8.2 TÉRLÉPTÉKEK

A térléptékek használata nagy jelentőségű a tudomány minden területén, így az ökológiában is. A vegetáció térképezése, ezen belül a természetes, agrár- és erdészeti területek aránya, az emberi települések méretváltozásának ismerete történelmi időléptékben ma már nélkülözhetetlen információk a természetvédelmi, területhasználati, településfejlesztési munkában, valamint az ökoszisztémákat érintő változások kimutatásához és a globális változások észleléséhez. Jelentős technikai és módszertani problémák is jelentkeznek, mint például az adatok felvételezése és feldolgozása, vagy a „transzmutáció”, mely a **léptékváltoztatásra** bekövetkező szerveződési **szintváltozást** jelent (pl. a populációs szintről a közösségi szintre lépés). Hasonlóan bonyolult a „le-” és „felskálázás”, melyek egy adott léptékű megfigyelés mellett szerzett információk más léptéken való alkalmazásánál jelentkeznek, például szukcesszionális és „zavarási” jelenségeknél (22.1). A mesterséges holdakról végzett információgyűjtés (távérzékelés) hatalmas adathalmazt áll rendelkezésre, többek között, a globális biomasszabecslések vagy az élőhely-térképezés céljaira. Hazánkban az MTA Ökológiai Kutatóintézetében kifejlesztett MÉTA-program (Magyarország Élőhely-Térképezésének Adatbázisa, <https://novenyzetiterkep.hu/>) célja „a hazai növényzet mai állapotának felmérése, természetes növényzeti örökségünk tudományos értékelése.” Más programok nemzetközi jellegűek, mint a 2001-2005. között, az ENSZ által meghirdetett Millennium Ecosystem Assessment

program, melyben 95 ország vett részt azzal a céllal, hogy az ember szempontjából fontos ökoszisztémák változásairól információkat gyűjtsenek.

A kutatások során a vizsgálatban szereplő élőlények mérete, elterjedtsége, kölcsönhatásaik kiterjedtsége stb. alapján határozzunk meg léptékeket. Ezért különböző, általában hierarchikus viszonyban lévő, például méret szerint elrendezett (de a szerveződési szintre nem utaló) térbeli léptékek sorozatát vizsgálhatjuk, melyek **mesterségesek és szubjektív**ak, de segítenek a jelenségek értelmezésében. A fentiek alól kivétel a globális és a biom lépték, mert ezek dimenzióikban **természetes** módon jelennek meg. Ugyanakkor szemmel látható törekvés mutatkozik arra nézve, hogy a térbeli léptékek valamilyen mértékben megfeleljenek a szerveződési szinteknek is. Egy biom vizsgálata szükségszerűen kijelöli a megfelelő térbeli léptéket is, amit nevezhetünk regionálisnak, például a mérsékelt égövi régió biomja. Tájökológiai lépték mellett metapopulációkat/meta-közösségeket vizsgálhatunk, míg lokális léptéken populációt, populációfragmenseket, élőlénycsoportokat. A lépték és szint összetartozása azonban nem egyértelmű, mert nem rendelkezünk pontos információkkal az egyes léptékekhez tartozó szerveződési szintekről, valamint mert az élőlények testmérete a szerveződésük térbeli léptékét is meghatározza.

Például Wiens és mtsai (1986) öt **térbeli** léptéket különböztettek meg:

- Az a méret, melyet egyetlen egyed foglal el. Ennek inkább az egyedi életmenetek és viselkedések vizsgálatában lehet jelentősége.
- Helyi folt, amin több egyed található. A folt mérete ismét szubjektíven meghatározott és a mikro-, mezo- és makroléptékbe egyaránt tartozhat.
- Régió, ami több helyi foltot vagy populációt jelent, melyeket diszperzió köt össze.
- Egy zárt rendszer, ahová nincs immigráció (pl. egy barlangi ökoszisztéma).
- Biogeográfiai lépték.

Willis és Whittaker (2002) a fajgazdagság tér- és időléptékek szerinti változására összpontosítva a következő térbeli léptékeket különíti el: lokális, táj, regionális, kontinentális és globális.

Wiens (1986), az észak-amerikai préri madárközösségeit vizsgálva arra a következtetésre jutott, hogy a reális léptékek meghatározása igen nehéz feladat. Ugyanazon közösségek vizsgálatakor az összefüggések léptékről-léptékre változhatnak. Általában a mintázatok (pl. fajgazdagság) egyértelműek kontinentális vagy biogeográfiai skálán, de eltűnhetnek regionális léptéken és teljesen más mintázatok jelentkeznek lokálisan. Minden lépték azért is szubjektív valamilyen mértékben, mert az ökológus által feltett kérdésre vonatkozik. Ennek ellenére az összehasonlításokhoz a vizsgálatban használt léptéket minden esetben pontosan definiálni kell. Bár gyakran alkalmazzák, de szubjektív kategóriák például a makro-, mezo- és mikro-lépték, melyekkel az a probléma, hogy minden ökológusnak mást jelenthetnek. **Makroléptéknek** nevezhetnénk egy olyan

területméretet, amely például a Bükk-hegységben található összes borz egyed előfordulását felöleli. Természetesen ez több száz km^2 -t is jelenthet. **Mezoléptékben** vizsgálhatjuk azokat a borzcsaládokat, amelyek egy összefüggő nagyobb erdőrézletben élnek a Bükk-hegységben. Végezetül **mikrolépték** lehet az egyetlen család által használt terület. Azonban más célkitűzéssel akár 10 cm^2 -nyi területet is vizsgálhatunk a talajfelszínen (ez lehet pl. mikrolépték), ahol ennek ellenére is egy tucatnyi faj (atkák, ugróvillások stb.) több száz egyedét találhatjuk. Ugyanígy mikroléptékű felvételezésnek minősül egy növényfaj egyedeinek **pont-térképezése** is, vagy akár $50 \times 50 \text{ cm}$ -es kvadrátok használata, melyeken tekintélyes számú faj egyedeit találhatjuk. Nincs egyetértés a szakirodalomban a léptékek elnevezésének használatában, ezért például a **falt** (patch), mely gyakran használatos kifejezés, olyan lokális téregységnek tekinthető, mely magában foglalhat egyedet, populációt és közösséget egyaránt. Általában diszkontinuitást jelent valamilyen ökológiai környezeti változóban, például a táplálékforrás abundanciájában. Azonban a falt, foltosság jelentősége sokkal nagyobb annál, mint egy, a térbeli heterogenitás megjelölésére használt kifejezés. A térbeli foltosság (mozaikosság) alapvető vonása az ökológiai rendszereknek (Levin és mtsai 1993).

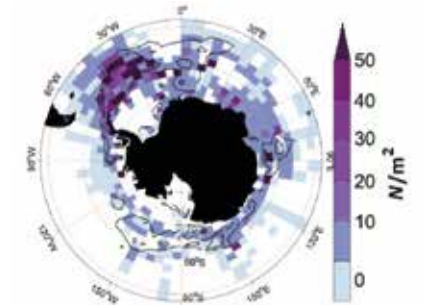
Az eddig leírtak szárazföldi tér-idő léptékekről szóltak. Azonban a vízi rendszerekre is érvényesek a fenti definíciók és megállapítások. Jelentős különbség a két élőhely között az, hogy összefüggő és homogénnek látszó nagy víztestek (tengerek, óceánok) esetében a természetes szerveződési egységek (pl. biomok) határainak elkülönítése nehéz feladat. Sokkal egyszerűbb

élesen elkülönülő határvonalak (vízpart, árapály zóna stb.) mentén vizsgálódásokat folytatni. Ennek ellenére foltosság a tengerekben is bármely léptéken felfedezhető (8/5. ábra).

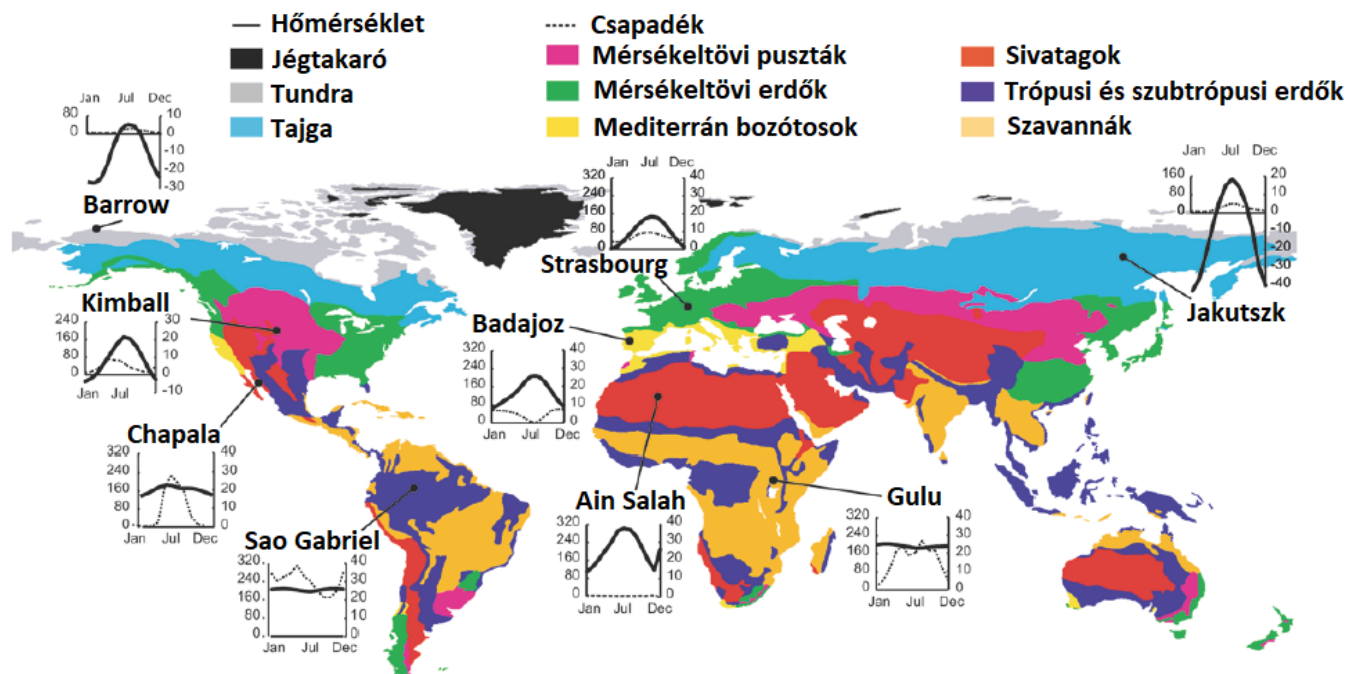
Willis és Whittaker (2002) beosztásával részben megegyezően, ebben a könyvben az alábbi **térléptékeket** különböztetjük meg. A területi adatok Mittelbach és mtsai (2001) munkájából származnak, melyeket csak viszonyításként használunk.

8.2.1 Globális térlépték

A globális lépték a bolygó egészét tekintve kimutatható mintázatok és folyamatok leírására szolgál. Ilyenek lehetnek például a források globális



8/5. ábra. A cirkumpoláris elterjedésű dél-sarki krill (*Euphausia superba*) denzitása [kék és lila foltok jelölik az egyedszám (N) változását] az antarktikus tengerben. A markáns foltosság összefügg a jég feldarabolódásával és a jégdarabokon megtelepedő, a krill táplálékaul szolgáló alga mennyiségével [Murphy és mtsai (2017) nyomán módosítva]. © Krill666.jpg-Uwe Kils

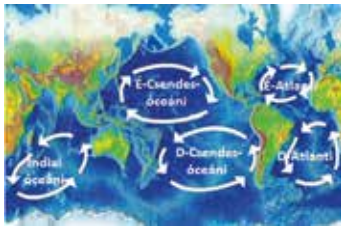


8/6. ábra. A földi biomok globális eloszlása. A klimatikus adatok (hőmérséklet és csapadék 2000-ben mért havi átlaga) a biomokon belüli egy-egy reprezentatív lokalitásra vonatkoznak [Chapin FS, III mtsai 2011 után módosítva].

eloszlása, globális fajgazdagság kérdések, a légszennyező anyagok bolygóléptékű eloszlása, a klímaváltozás globális következményei. Egyaránt érinti a Föld terasztrisz, akvatikus és atmoszférikus kompartmentjeit. Sok kutató számára ez a **makroskála**.

8.2.2 Biom térlepték

A **biomok** a bioszféra fiziognómiailag jól elkülöníthető egységei. Alapvetően az éghajlati sajátosságok (csapadék és hőmérséklet) által meghatározott ökológiai közösségek nagyléptékű halmazai. Történeti és gyakorlati szempontok miatt tipizálásuk a közösségeket alkotó növényzet (formációk) alapján történik. Ilyenek a szárazföldön a trópusi, szubtrópusi, mérsékelt égövi, tundra és tajga biomok, a vízi rendszerekben pedig például a jól körülhatárolható és valamennyi óceáni területen kimutatható köráramlatok (24/7.



8/2. kép. Óceáni köráramlatok
© Wikiwand, NOAA

ábra). Néhány, hatalmas méretű táplálkozási hálózat biomokat kapcsolhat össze. A becslések szerint van olyan vízi hálózat (pl. a Dél-Afrika nyugati partjainál található Benguela-hálózat), mely több tízezer fajtól áll, de erről ma még keveset tudunk. A biom tehát a **makroökológia** (8.TA3) egyik vizsgálódási szintje. Egyes biomok kiterjedése akár több

száz millió km² is lehet (8/6. ábra). Különböző földrészek (vagy egymástól távoli területek) azonos biómjainak fajösszetétele jelentősen eltérhet.

8.2.3 Regionális térlepték

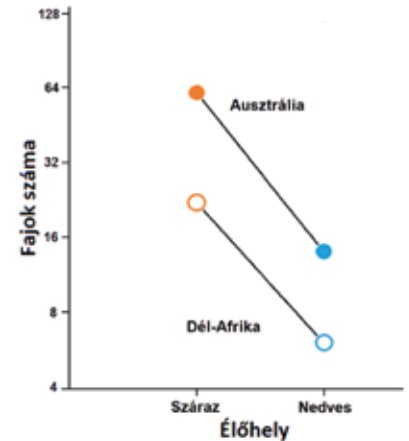
Regionális léptékeket (kontinentális léptéknek is nevezik) a biomokon belül határozhatunk meg és méretüket gyakran azonosíthatjuk földrajzi egységekkel. Mérete több millió km² is lehet. Regionális léptékű jelenség például a fajgazdagság, mely adott biomon belül is eltérhet a régiók között, annak ellenére, hogy lokális vonások (élőhelyek) megegyezhetnek. Például Ausztráliában a sivatagi és a nedves élőhelyeken is sokkal több gyíkfaj él, mint Dél-Afrikában, de mindkét földrészen a sivatagok gyíkfajokban gazdagabbak, mint a nedves élőhelyek (8/7. ábra) (Schluter és Ricklefs 1993). Egyes kutatók (pl. Holt 1993) ezt a léptéket **mezoskálaként** írják le.

8.2.4 Táj térlepték

A **táj** foltok **mozaikrendszere**, amelyben együtt találjuk az erdészeti, agrár, természet-közeli vegetációfoltokat és az emberi jelenlétet tükröző mesterséges létesítményeket (pl. utakat, épületeket) is. A tájökológia vizsgálati léptéke általában 200 és 1000 km² közé esik, azonban ezen belül is bármely lépték vizsgálható,

amely a táj említett heterogenitását tükrözi. A tájleptéken a geológiai tényezők (topográfia, geokémia és tájtörténet), de ipari létesítmények (pl. szennyező hatásaik miatt) is fontosá válnak. A táj fontos elemei a **folyosók** (korridorok, 22.6), amelyek lehetővé teszik populációk élőhelyek közötti mozgását.

A tájökológiai mozaikrendszerben, például utak és erdőrészek, mezőgazdasági területek és fás vegetációsávok, víztestek és partvonalaik stb. találkozásánál, gyakran keletkeznek átmeneti zónák, ahol a vegetációban, ökológiai paraméterekben, populációk eloszlásában jelentős, gyakran éles változások mutatkoznak. Ezeket a természetes vagy mesterséges hatásokra létrejött speciális élőhelyeket **ökotonnak** nevezik (22/22. ábra). Jelentőségük az ember tájtalakító tevékenysége következtében megnövekedett. Keletkezésükkel kapcsolatos jelenség például az élőhelyek feldarabolódása (fragmentáció, lásd még 27.2.1).



8/7. ábra. Gyíkfajok száma regionális (Ausztrália és Dél-Afrika) és lokális (száraz és nedves élőhelyek) léptéken. A függőleges tengely logaritmusos beosztású [Schluter és Ricklefs (1993) nyomán módosítva].

8.2.5 Lokális vagy folt térlepték

A gyakorlatban néhány négyzetméternyi (esetleg néhány hektárnyi) területet, vagy néhány köbméter víztestet jelöl, ahol egy aktuális vizsgálatot elvégeznek. Szubjektív, mesterséges jellege nyilvánvaló, de legkisebb méretének összhangban kell lennie a kiválasztott növény- és állatfajok testméretével, illetve mozgáskörzetével. Leginkább annak az objektumnak a mérete, vagy folyamatnak a dimenziója határozhatja meg a kiterjedését, amelyre nézve felmérést, kísérletet stb. szeretnénk végezni. Nem húzhatók határok abban a tekintetben sem, hogy vajon közösségökölógiai vagy populációbiológiai vizsgálatot végzünk-e. Ezt a vizsgálati léptéket sokan **mikroskálának** nevezik. Mittelbach és mtsai (2001) szerint néhány cm² és 200 km² közötti kiterjedés jellemzi. Magyarországon, például a Kiskunsági Nemzeti Park területén, a korábbi mezőgazdasági tevékenységből visszamaradt parlagterületek hatását a szomszédos homokpusztai gyepekre és viszont, a még meglévő művelt területeket is figyelembe véve, néhány hektáros léptékben vizsgálták (Csecerits és mtsai 2011).

8.3 IDŐLEPTÉKEK

Az **időlépték** szintén fizikai kiterjedés. A mintázatok keletkezése és folyamatok lezajlása a milliszekundum és évmilliók

között bármely időtartamában történhet. Az időlépték meghatározása csak részben szubjektív, mert az események konkrét nagyságrendű abszolút időtartamot igényelnek, valamint múltbeli történések is meghatározható időtartamhoz köthetők. Mindezek ellenére az időléptékek függnek a populációktól és a vizsgálni kívánt jelenségtől is. Az időléptékek természetesen szintén hierarchikus és egymásba ágyazott viszonyban állnak. Willis és Whittaker (2002) a következő időléptékeket rendeli a térléptékekhez: 10-100 millió év (globális), 1-10 millió év (biom), 10 ezer év (regionális), 100-1000 év (táj) és 1-100 év (lokális). Ezek olyan intervallumok, amelyek alatt a térléptékre jellemző változások zajlanak. Éppen az egymásbaágyazottságuk teszi lehetővé, hogy rövid és hosszú időtartamú folyamatok egyaránt értelmezhetőek legyenek adott térléptékben.

Alább két csoportjukat különböztetjük meg azzal a megjegyzéssel, hogy éles különbséget nem tehetünk közöttük, különösen a „jelenleg zajló evolúciót” tekintve (Hendry 2013, Turley és mtsai 2013, Kopp és Matuszewski 2014).

8.3.1 Aktuális időlépték

Aktuális időléptékben vizsgálhatjuk a populációk demográfiai folyamatait, illetve az egyedi magatartási válaszokat akár óra, nap vagy szezonális időtartamban. Például egy egyéves szemelpár rovar teljes életciklusa lezajlik néhány hónap alatt. Ennek vizsgálatára tehát elegendő a hónap hosszúságú időlépték. Más, nagytű és hosszabb életű fajok esetében ugyanilyen vizsgálatok éveket vagy évtizedeket igényelnek.

8.3.2 Evolúciós időlépték



8/3. kép. Almalégy
(*Rhagoletis pomonella*, Tephritidae)
© Pestinfo-wiki

Az evolúciós időlépték egyrészt a múltban, adott esetben évmilliók alatt, bekövetkezett változásokat mérheti, másrészt azokat a jelenben zajló folyamatokat, amelyek az allélgyakoriság megváltozásával és esetenként új fajok kialakulásával (speciáció) járnak. Az utóbbi meglepően gyorsan történhet. Erre utalnak vizsgálatok például az almalégy (*Rhagoletis pomonella*), az afrikai bölcsőszájúhal-félék (Cichlidae) (23.TA13/2. ábra), vagy

a háromtűskés pikó (*Gasterosteus aculeatus*) esetében.

8.4 SZERVEZŐDÉSI SZINTEK

A 8.1.2 pontban felsorolt szerveződési szinteket röviden sorra vesszük, annak érdekében, hogy egyértelműsítsük az általunk használt tartalmakat. Kiemelendő, hogy a szintek **diszkrét**

entitások, melyek hierarchikusan egymásba ágyazottak.

A **populáció** a szünbiológiai vizsgálódás egysége; olyan egyedek halmaza, melyekről feltételezzük, hogy szaporodási közösséget alkotnak, de az egyedek ki- és bevándorlása is előfordulhat.

A **közösség** eltérő faji minősítésű populációk halmaza, melyek közös idő- és térléptéken fordulnak elő és közöttük kölcsönhatások vannak. A **populációs kölcsönhatások, mint folyamatok eredményezik főként a közösségre jellemző mintázatokat**, azonban ezek kialakításában az abiotikus környezet is szerepet játszik. A mintázatok elsősorban biotikus kapcsolatok során jönnek létre. Leggyakrabban vizsgált biotikus kapcsolat a táplálkozási (trofikus) kölcsönhatás, mely hálózatos formában jelenik meg és **táplálkozási hálózatnak** (food web) nevezik. Azonban a mintázat nemcsak magát a kapcsolatot jelenti, hanem az általuk kialakított térbeli elrendeződést is magában foglalja. Például a verseny eredménye a populációméret megváltozásán kívül, a populáció egyedei térbeli eloszlásának megváltozása. Ilyen a szesszilis kacslábú rákok (a tengeri makk, *Semibalanus balanoides* és a kacsakagyló *Chthamalus stellatus*, 12/3. ábra) elhelyezkedése a tengerparti árapály zónában (12.3.2).

A **biomok** (szárazföldi és tengeri) biogeográfiai értelemben is elkülöníthető nagyléptékű szerveződési szintek, amelyek eltérő éghajlati hatások alatt állnak (8.2.2 és 8/6. ábra). Meghatározhatjuk őket tágabb és szűkebb értelemben egyaránt. Ha tágabb értelemben használjuk, például trópusi biomok, akkor egymástól különböző talaj (edafikus) és éghajlati hatás alatt álló egységeket vonunk össze, holott a más-más kontinensen előforduló trópusi biomok nagymértékben különböznek egymástól. Például az afrikai és az dél-kelet-ázsiai trópusi biomok fajgazdagsága és fajösszetétele jelentősen eltér a fiziológiai hasonlóság ellenére.

A **bioszféra** a Föld kőzetburkának, vízburkának és levegőburkának azon szférája, ahol az élet különböző formái és folyamatai léteznek. Kialakulásában és fennmaradásában geológiai, hidrológiai, biotikus és kozmikus hatások egyaránt közreműködtek. Vitatott kérdés, hogy működnek-e olyan léptékű folyamatok, amelyek a teljes bioszféra működését összehangolják, annak homeosztatisztikus képességet kölcsönöznek.

8.5 LÉPTÉKEK ÉS SZERVEZŐDÉSI SZINTEK HIERARCHIÁJA

A hierarchia kérdésével külön is foglalkoznunk kell. A hierarchikus szerveződés a mintázatgeneráló folyamatok sebességeinek különbözőségéből keletkezik (O'Neill 1989). Komplex rendszerek folyamatai széles sebességspektrum mentén léteznek. Hasonló sebességek (pl. magatartások) alapján csoportok képezhetőek,



8/4. kép. Háromtűskés pikó
(*Gasterosteus aculeatus*, Gasterosteidae)
© Lisják D et al. (2015), doi: 10.14798/73.2.824

vagyis szintek keletkeznek, ami már önmagában hierarchiát jelent. Az alacsonyabb hierarchiájú szintek gyorsak, a magasabbak lassúak. A magasabb szint mindig kényszereket szab az alacsonyabbra. Az ökológiai kísérletek kézenfekvően bizonyítják ezt. A magasabb szintű kényszereket, mint például a hőmérséklet és fény, egy kísérletben állandó szinten tartjuk, az alacsonyabb szintűeket pedig az ismételt válaszok statisztikai elemzésével szűrjük ki.

Lényeges, hogy a hierarchikus szerveződés a léptékeket és szinteket tekintve egyaránt „egymásbaágyazottságot” (nestedness) is jelent. Azaz, a nagyobb közösségek guildeket (pl. rovarévó madárfajok), az utóbbiak pedig szub-guildeket (pl. a légtérben található rovarokkal táplálkozó madárfajok) foglalnak magukban.

8.5.1 Léptékek hierarchiája

A térléptékek hierarchikus egymásbaágyazottságából következően az ökológiai folyamatok egyszerre több térléptéken is előfordulnak, illetve egyes léptékeken zajló folyamatok befolyásolnak más léptékeken zajlókat. A léptékek között egy kölcsönhatás jellege is megváltozhat, például a verseny lokális léptéken erőteljes lehet, esetleg csökkent a fajgazdagságot, regionális léptéken viszont nem befolyásolja a fajszámot.



8/5. kép. Nyáras-borókás homoki erdőssztyepp
© Lengyel Attila hozzájárulásával

Chesson (1996) szerint a populációdinamikák nem különböznek lényegesen az eltérő léptékeken (a szerző ezt skála átmenetnek nevezi), azonban a regionális léptéken kisebbek a fluktuációk, mint a lokális léptéken, mert

egyéb jelenségek „kisimítják” azokat. További kérdések is felvetődhetnek, mint például változnak-e a folyamatok és mintázatok a lépték növekedése vagy csökkenése közben (8.TA4). A kiskunsági homoki erdőssztyepp mozaikos jellegű és iskolapéldája a hierarchikus földdinamikának, ahol a mintázat–folyamat–skála egyidejű kölcsönhatása megjelenik (Kovács-Láng és mtsai 1998).

Az időléptékek hierarchiájában a populációk „élettartama” a fajok evolúciós idejű élettartamával kapcsolódik össze. Mindkettő lehet kiterjedésében rövid vagy hosszú.

8.5.2 Szerveződési szintek hierarchiája

A hierarchia megjelenése szintek szerveződésére utalhat. Például a biotikus kapcsolatok száma és kiterjedtsége is jelentősen

gazdagabb a magasabb szervezeti szinten az alacsonyabb szintekkel összehasonlítva.

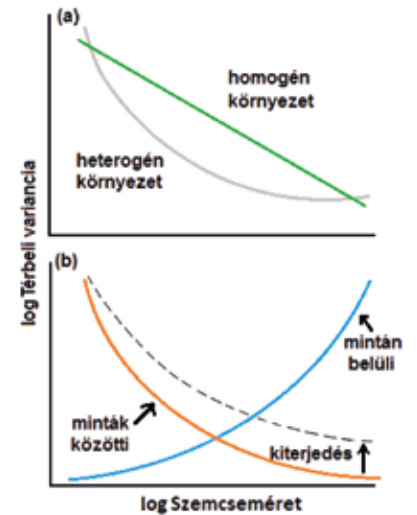
A hierarchikusan felépülő rendszer előnyökkel jár, például egy közösség számára, különösen, ha „modulokból” szerveződik. Ilyen modulok az említett guildek. Hierarchia nélkül bonyolult biológiai rendszerek nem létezhetnének és az ugyanannyi elemből álló rendszerek közül a hierarchikus elrendezésük gyorsabban evolváltnak és nagyobb a stabilitásuk is. Például a beporzási (pollinációs) rendszerek tipikusan egymásba ágyazottak és így hierarchikusak. Ez az elrendezés elősegíti generalista és specialista beporzó szervezetek (guildek) együttélését (13.TA14/1. ábra). A trópusi pollinációs hálózatokban kimutatható a modularitás (Vizentin-

Bugoni és mtsai 2018) és az is bizonyítottnak látszik, hogy ezeken a területeken az evolúció sebessége nagyobb, mint másutt (Rohde 1992, Brown 2014).

A modulokból építkezés „előnyeinek” illusztrálására szívesen idézik Simon (1962) példáját két órasmesterről, akik közül az egyik az órát elejétől a végső fázisig egyedi alkatrészekből építi, a másik pedig modulokból, melyek al-modulokban eltérő mennyiségű alkatrészt foglalnak magukban. Matematikailag bizonyítható, hogy ha a két órasmestert ugyanannyi alkalommal megzavarják az építésben, és a zavarás alkalmával az aktuálisan szerelt óra szétesik, hosszú távon az első mester csak alig néhányat képes elkészíteni, míg a modulokat használó szinte valamennyit összerakja.

8.6 A LÉPTÉK, SZINT, MINTÁZAT ÉS FOLYAMAT KAPCSOLATA

A mintázatok, mint azt már említettük, különféle tér–idő léptékeken zajló folyamatok eredményei (Levin 2000). Ilyen folyamatok például a diverzitás és produktivitás kapcsolata, a közösségek szerveződési mintázatait (guildek, funkcionális csoportok keletkezését) meghatározó folyamatok, vagy a „zavarási” események következtében megváltozó közösségi



8/8. ábra. A térbeli variancia változása a szemcsézetttség, például a mintavételi egység méretének változásával. (a) A környezet minőségétől függően másként csökken a variancia homogén és heterogén környezetben, ha a szemcsézetttség (itt a mintavételi egység) mérete növekedik. (b) A szemcsézetttség növelésével az összes variancia egyre kisebb része származik a minták közötti, mint a mintákon belüli varianciából. Ha a kiterjedést növeljük, akkor a minták közötti variancia csökkenése (szaggatott vonal) kevésbé meredek, mert a szemcsézetttség növekedés újabb folt típusokat von be a mintákba [Wiens (1989) nyomán módosítva].

mintázatok. A választott térbeli lépték meghatározza, hogy milyen mintázat–folyamat összefüggést látunk. A tapasztalat szerint a fajkicsérlődés jelentős részben és a vegetációs folyamatok nagyrészt **véletlen** irányultságúak kis térbeli léptékeken, míg nagy léptékek mellett éppen az ellenkezőjét láthatjuk: a közösség szerkezete állandónak látszik és a folyamatok **trend-szerűek**. Ennek hátterében az áll, hogy a léptékváltoztatás egy adott változó esetében egyben varianciaváltoztatást is jelent, vagyis más lesz a változó szóródása egy várható érték körül (8/8. ábra). A változás jellege függ attól, hogy a kiterjedést vagy a szemcseméretet változtatjuk-e. Ha a kiterjedést állandó értéken tartjuk és a szemcseméretet csökkentjük, akkor növekedik a variancia és erősödik a sztochasztikus jelleg (Wiens 1989).

Amint arra a figyelmet felhívtuk, nagyon fontos, hogy a két fogalmat (a léptéket és szintet) ne keverjük, ne cseréljük fel.

8.TA1 KÖRNYEZETI SZEMCSÉZETTSÉG

A 8.1-ben utaltunk az élőlény testmérete és a környezeti objektumok méretének viszonyára. A **szemcsézettség** („grain”) fogalma (Levins és MacArthur 1966) többféle módon használható. Az említett szerzők csak az élőlény „nézőpontjából” a környezet **használati módjára** értették. Azonban a **környezetet** is minősítheti, és a **vizsgálati léptéket** is meghatározhatja.

Az egyik értelmezése szerint a környezet foltos jellege miatt az élőlények arra kényszerülnek, hogy bizonyos foltokat használjanak. Amint a foltok közötti különbségek csök-



8/6. kép. Mezei pocok (*Microtus arvalis*, Cricetidae)
© TD Dieter

kennek, lehetőség adódik arra, hogy generalista módon mind-egyiket egyformán látogassák. Ez akkor következhet be, ha azt az élőlény maga homogénnek „fogja fel” környezetét. Amikor a szokásos aktivitása közepette a forrásokat olyan módon használja, ahogy azok előfordulnak a környezetében (azaz nem válogat), akkor **finom szemcsézettségű** módon hasznosítja azokat.

Ellenben azok, amelyek aránytalanul eltérő időt töltenek különböző foltokban, **durva szemcsézettségű** módon használják azt. (Természetesen ebben az esetben nem a foltok profitabilitása miatti tartózkodásra kell gondolni.) Ha az élőlény a finom szemcsézettségű környezetben válogat, akkor durva szemcsézettségű módon használja a környezetet. Az egyes folt típusokban való tartózkodás lehetőséget teremt specializációra (vagy akár a speciációra is). A finom szemcsézettségű használat olyan esetben is bekövetkezhet, amikor a környezeti mozaik (szemcseméret) az élőlény testméretéhez képest kicsi. Így nagytestű állatok finom szemcsézettségűnek, kisebbek pedig durva szemcsézettségűnek foghatják fel

Ugyanakkor tudni kell, hogy a szerveződések kapcsán is beszélhetünk léptékről. **Egy adott szerveződés maga nem határoz meg léptéket, de egy szerveződési szintnek lehet léptéke**, mert alkotó elemeinek vannak fizikai vonásai, melyek adott léptékekkel hozhatók kapcsolatba. Valamilyen szerveződési szintbe tartozó egyed fizikai sajátosságai (pl. tömege) adott léptékhez kötődnek. Az a szerveződési szint, amely az egyedek interakciójából létrejön (pl. populáció), ismét jellemezhető léptékekkel, például a terület kiterjedtsége, melyet elfoglal, vagy annak az időnek a hossza, mely egy bizonyos korosztály egyedei lecsérlődéséhez szükséges. A lépték és a szint tehát meghatározható viszonyban is lehet egymással. Minden léptéken legalább két szerveződési szintet vizsgálhatunk (pl. populációkat és közösségeket). Amikor léptéket váltunk, a felbontási és kiterjedési méretek változása miatt a szerveződési szint is megváltozhat (O’Neill és King 1998).

ugyanazt a környezetet. Például ugyanaz a gímszarvas egyed a nagyobb tisztásokon és a fás területeken egyaránt előfordul, vagyis finom szemcsés a két élőhely együttes használata, míg kistermetű mezei pocokra (*Microtus arvalis*) és sárganyakú erdeiegerre (*Apodemus flavicollis*) a durva szemcsés használat a jellemző. Az előző rágcsáló a nyílt területeken, az utóbbi az erdőben él.



8/7. kép. Sárganyakú erdeieger (*Apodemus flavicollis*, Muridae)
© Saxifraga, Rudmer Zwerver
CreativeNature.nl

Helyhez kötött élőlények a terület durva szemcsézettségű módon hasznosítják, pusztán mert nincs lehetőségük a választásra (Pianka 1988). Például egy helyhez kötött tengeri kacslábú rák a vízáramlással szállított táplálékokra van utalva.

Mások (pl. Valentine 1976) a szemcsézettséget összefüggésbe hozzák az élőhely időlegességével és a genetikai variabilitással is. Ha egy élőhely a trofikus forrásokra nézve **időszakosan durva szemcsés** (pl. a tajga régió, ahol a készletek elérhetősége szezonálisan változik), akkor a fajok ott inkább **finom szemcsézettségű térbeli stratégiát** követnek, azaz flexibilisen tolerálják az élőhelybeli különbségeket és minden forrást elfogadnak (**generalisták**). Ezzel ellentétesen, abban a környezetben, amely **időszakosan finom szemcsés** (pl. a trópusi területek és a mély tengerek), a **durva szemcsézettségű térbeli stratégia** a sikeres (**specialisták**). Az előbbieket **alacsonyabb**, az utóbbiakat **nagyobb genetikai variabilitást** mutatnak, mert a finomszemcsés stratégia csak néhány, szélesen elterjedt állal jelenlétét igényli, a durvaszemcsés pedig specializációra ad lehetőséget, ami foltonként eltérő lehet és nagyobb genetikai variációt eredményezhet.

Lehetséges, hogy ugyanaz a szervezet, amely egyik léptéken finomszemcsés módon használja környezetét, egy másik léptéken durvaszemcsés (foltspecialista) legyen (Wiens 1990,

Kotliar és Wiens 1990). Bizonyos élőlények így **több léptéket** is használhatnak egyidejűleg a környezeti foltosság hierarchiája következtében.

8.TA2 FRAKTÁLOK AZ ÖKOLÓGIÁBAN

A Mandelbrot (1980) által a figyelem központjába hozott **fraktálok** fényes „karriert futottak be”, külön tudományterület alakult köréjük. A szünbiológia számára azért lehetnek fontosak, mert a mintázat- és struktúraelemzés, valamint a léptékekkel kapcsolatos problémák egy egészen új fejezetét jelentik, új módszertani lehetőségeket kínálhatnak.

A fraktálok „önmagukhoz hasonló” alakzatok és struktúrák, amelyeket az ún. **fraktáldimenzió** jellemez. Az „önmagához hasonlóságot”, mint **mintázatot**, változó **léptékekkel** demonstrálhatjuk, például a műholdról készült tengerparti fotók, amelyeken a kis részletek már nem láthatók, ugyanolyan kontúrokat (és elemi struktúrákat) mutatnak közelebbi felvételeken vagy akár egy tengerparti séta léptékében is. Fontos tehát, hogy a nagyítással (a lépték változtatásával) az alak (a geometria) **nem** változik. Ily módon a fraktálok eredeti értelmezés szerint matematikailag végtelen számú hasonló részletre bonthatók tetszőleges számú lépték lépés alkalmazásával. Mind mesterséges, mind pedig természetes folyamatok létrehozhatnak ilyen alakzatokat (8.TA2/1-3. ábrák).

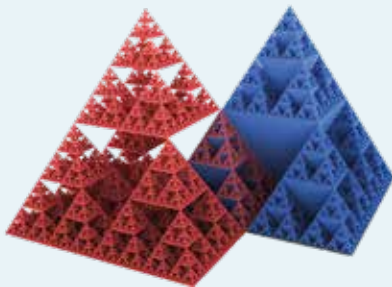
A fraktálkoncepció hasznossága abban áll, hogy látszólag randomizált struktúrákat igen pontos geometriával ír le. A fraktáldimenziók nem közelíthetők meg a szokásos három dimenzióval vagy éppen n dimenzióval. A dimenziót gyakran a

$$D = \lim_{\varepsilon \rightarrow 0} \frac{\log N(\varepsilon)}{\log \left(\frac{1}{\varepsilon}\right)}$$

képlettel számítják, ahol D a rendszer dimenziója, $N(\varepsilon)$ az adott alakzatnak az ε hosszúságú szakaszokkal való megfelelő lefedéséhez szükséges szakaszok száma (részletek mellőzésével).

Például az említett tengerpart fraktáldimenziója valahol a vonal egy dimenziója és a sík két dimenziója között (számítások alapján 1,15 és 1,25 között) van. Fraktáldimenzióval rendelkeznek

a növények, a vegetáció egésze, az ízeltlábúak teste, de még az éhezett *Drosophila* táplálkózási szekvenciája is (May 1988, Shimada és mtsai 1993, Lorimer és mtsai 1994). A pénzfeldobás nyereségösszegének változása a dobások számának függvényében egy görbét ír ki, amelyről bizonyítható, hogy 1,5 dimenziójú véletlen fraktál.



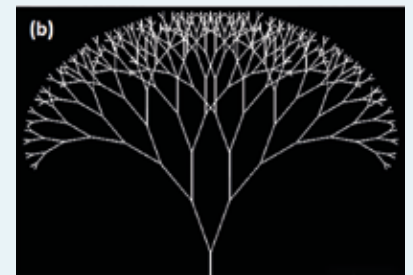
8.TA2/1. ábra. A térben megjelenített fraktál, ún. Sierpinski-háromszög, a különböző léptékeken önmagát ismétlő, végtelen számú alapelem összessége [https://en.wikipedia.org/wiki/Sierpiński_triangle].

Egy gyakorlati példa: a Morse és mtsai (1985) által kidolgozott, a növényi fraktáldimenzió meghatározására végzett eljárást **grid**-módszernek nevezik. Különböző

nagyítások mellett (általában háromszoros léptékek) lefényképezik a növény egy részét, majd négyzethálót helyezve a képre leszámolják a növény kontúrja mentén található négyzetek számát (8.TA2/4. ábra).

Durva felbontásból kiindulva haladnak a finomabb felé (a finom felbontás csak az ábra bal alsó sarkában került feltüntetésre). A grafikonon a növény kontúrját érintő összes négyzet

számának 10-es alapú log értékeit ábrázolják a grid csak egy oldalán található négyzetek hasonlóan transzformált számának függvényében. A D , amely az egyenesek meredekségét adja meg, egyben a fraktál dimenzióértéke is. A példában vizsgált növényi rész a fraktálkoncepció szerint megközelítőleg „önmagához hasonló”. Fás növényfajok ágainak átlagos fraktáldimenzióját tipikusan 1,28 és 1,80 közöttinek találták. Az értékek változtak attól függően, hogy az ágakat levéllel vagy anélkül mérték.



8.TA2/2. ábra. A növényi testépítkezés elve fraktál alapú. (a) Egy fa sziluettje, amelyen a (b) fraktál alapú építkezési elv könnyen felismerhető [www.pherald.hu és klimes.mysteria.cz].

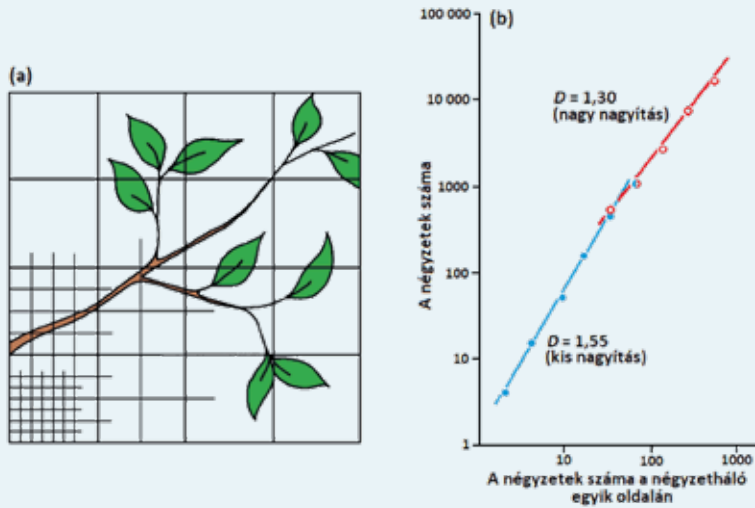


8.TA2/3. ábra. Természetes fraktál alakzat. Hegygerincek és kanyonok (Sabino kanyon, Új-Mexikó, USA) [Fractalman].

8.TA3 MAKROÖKOLÓGIA

A **makroökológia** kifejezést Brown és Maurer (1989) vezette be a tudományos irodalomba. Meghatározásuk szerint az a diszciplína, mely a populációk forrásfelosztását nagy tér- (geográfiai) és időbeli (evolúciós) léptékeken vizsgálja. Másként fogalmazva: az ökológiai mintázatok és folyamatok nagyléptékű vizsgálata.

Ezt a tudományterületet a globális és regionális léptékű problémák és azok vizsgálatának igénye hívta életre (Brown 1995, Gaston és Blackburn 1999). Nem csak szemléletmódot jelent. Megjelenésében a legfontosabb tényező az a felismerés volt, hogy a lokális, kisléptékű események vizsgálata és az



8.TA2/4. ábra. Növényi felület fraktáldimenziójának becslése grid-módszerrel. (a) Különböző lyukméretű rácsok alkalmazása. (b) A kapott négyzetszám ábrázolása. D az egyenes szakaszok meredeksége. Mindkét tengely logaritmusos beosztású [Morse és mtsai (1985) nyomán módosítva].

ezekből levonható következtetések legtöbbször nem alkalmazhatók nagyléptékű eseményekre.

Milyen problémák megoldásában segíthet a makroökológiai megközelítés?

- Az alulról-felfelé irányuló, deduktív szemlélet önmagában nem kielégítő, a „részletek összerakásából” nem képezhető egy minőségileg más egész.
- A lokális folyamatok megértéséhez regionális, vagy globális események ismerete is szükséges.
- Egy adott tér-idő léptékben megállapított összefüggés extrapolálása más léptékekre (skála-transzmutáció) nem, vagy csak korlátozottan lehetséges.

A léptékből következően bizonyos jelenségek, például populáción belüli verseny, kölcsönösség érdektelenek maradnak, ellenben előtérbe kerül az abundanciával, elterjedéssel, testmérettel összefüggő mintázatok vizsgálata (8.TA3/1. ábra).

A következő főbb területek jelennek meg a vizsgálatokban (Storch és Gaston 2004):

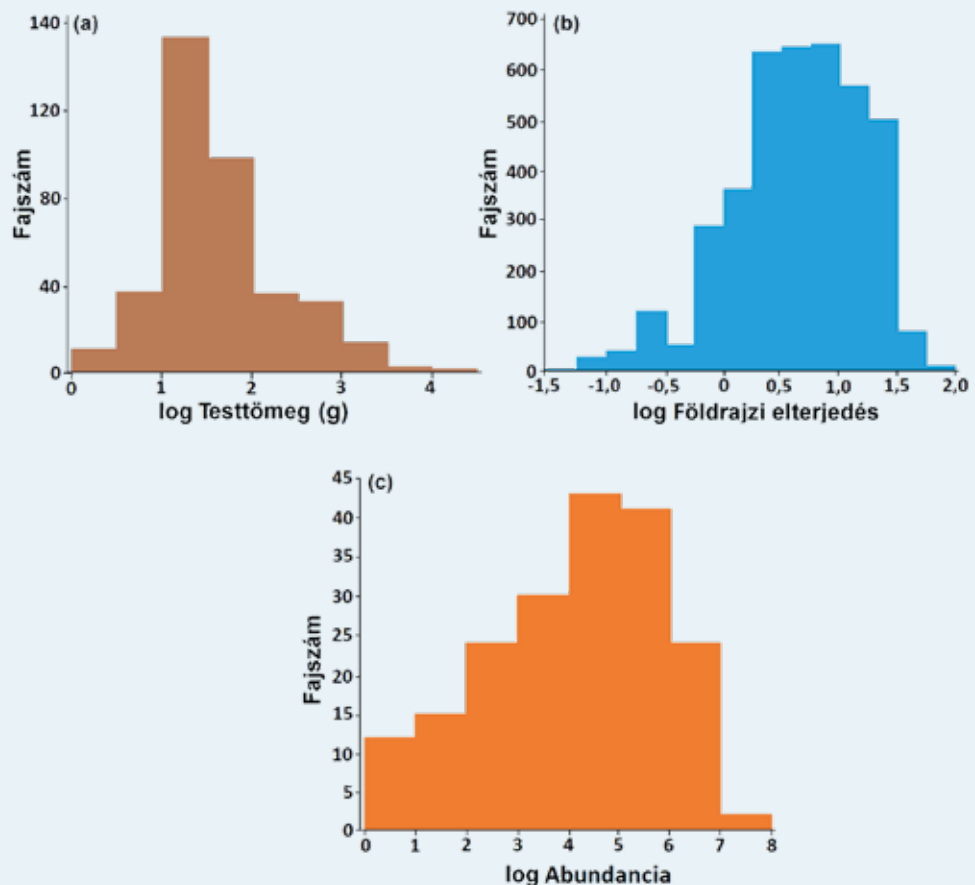
- Abundancia, testméret, diszperzió esetében mutatózó jellegzetességek:
 1. legtöbb faj populációmérete kicsi és csak kevés fajé nagy, ugyanakkor a kis egyedszámú fajok száma magas és a közepesen nagy vagy nagy egyedszámú fajok száma alacsony. Ezt a bimodalitást, amely akkor keletkezik,

ha az abundanciákat 20%-os intervallumokban veszik fel, Raunkiaer-szabálynak nevezik. Papp és Izsák (1997) szerint ennek háttérében „csontkított” lognormál vagy logaritmusos eloszlás van (18.5.1 és 18/16. ábra);

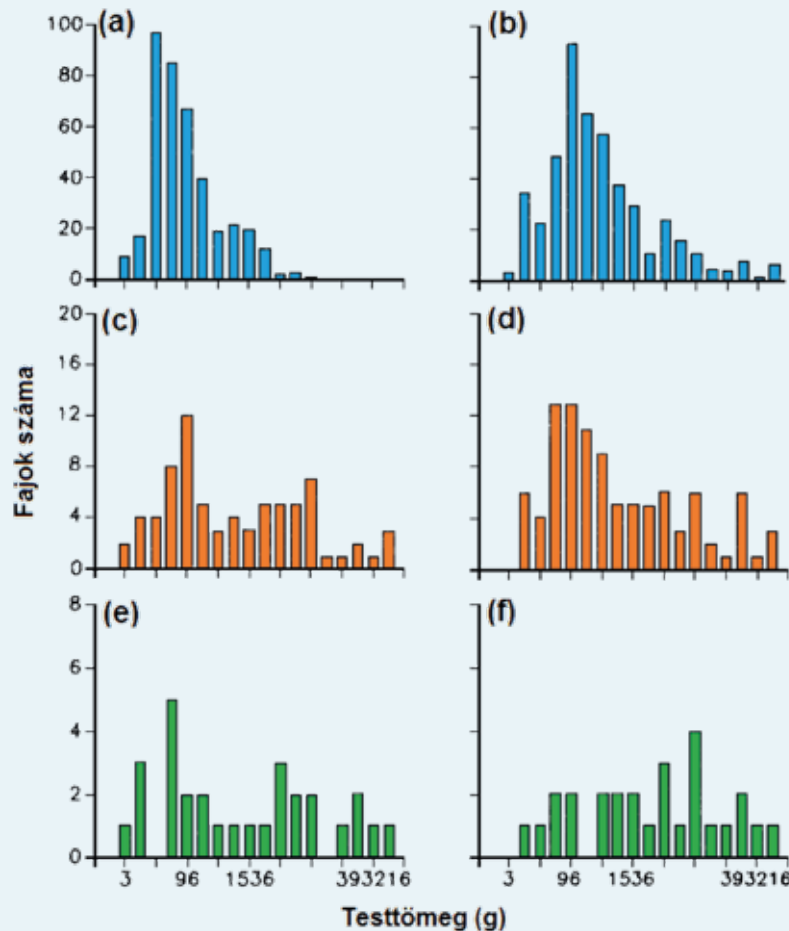
2. az abundancia térben nagyon egyenetlen, a gyakori fajok is alacsony egyedszámban fordulnak elő sok élőhelyen, ugyanakkor néhány élőhelyen nagy az abundanciájuk;
3. azok a fajok, melyek lokálisan gyakoriak egyben szélesen elterjedtek;
4. a fajok testtömegeloszlása különösen egyenetlen, a legtöbb faj kistömegű, csak kevés a nagytömegű;
5. a különböző testtömegű fajok eloszlása változik a léptékekkel (8.TA3/2. ábra).

- Faji jellegzetességek:

6. az area mérete növekedik a magasabb szélességi körök felé haladva (az ún. **Raport-szabály**);



8.TA3/1. ábra. A fajszám eloszlása (a) testtömeg, (b) földrajzi elterjedés (611 000 km²-es kvadrátok száma, amelyben előfordultak) és (c) abundancia az Újvilágban (a és b részábra) és Angliában (c részábra) szerint. A felvételezéseket nagy léptéken és nagyszámú faj figyelembe vételével végezték [Gaston és Blackburn (1999) nyomán módosítva].



8.TA3/2. ábra. Különböző testtömegű fajok eloszlása három térléptéken. Észak-Amerikában. Kontinentális léptéken (a) madár- és (b) emlősfajok, biom léptéken (c) emlősfajok lombhullató erőkben és (d) sivatagokban, valamint folt léptéken (e) emlősfajok erdőfoltokban, illetve (f) sivatagfoltokban. A vízszintes tengely logaritmusos beosztású [Brown és Maurer (1989) nyomán módosítva].

7. a testméret növekszik a magasabb szélességi fokok felé (az ún. **Bergmann-szabály**).
- A fajgazdagság szabályszerűségei:
 1. a terület növekedésével hatványfüggvény szerint növekedik a jelen lévő fajok száma (23. fejezet);
 2. a lokális fajgazdagság pozitívan korrelál a regionális fajkészlet méretével;
 3. a nagyobb produktivitású területek általában több fajt tartanak el, de az összefüggés léptékfüggő is, ezért nem egyértelmű;
 4. a fajgazdagság általában csökken a trópusoktól a pólusok felé (26. fejezet).

A mintázatokat magyarázó tényezők között szerepel energetikai limitáció, kihálási valószínűség, klimatikus variabilitás, pozitív visszacsatolási folyamatok és az élőhely heteromorfája. Ezeknek az összefüggéseknek a tisztázására további kiterjedt vizsgálatokra lenne szükség.

A makroökológia módszertana és statisztikai, valamint modellezési területei még jelentős fejlesztéseket igényelnek és a kísérleti megközelítéseknek jelenleg és valószínűleg a jövőben is komoly korlátai lesznek.

8.TA4 LÉPTÉKFÜGGŐSÉG, LÉPTÉK INVARIANCIA ÉS TÉRBELI ÖNSZERVEZŐDÉS

A lépték és szerveződési szint sajátos kapcsolata jelentkezik a **komplex mintázatok analízisében**. Hosszú évtizedeken keresztül az ökológusok kisléptékű kísérleteket végeztek. Egy elemzés szerint az 1980 és 1987 között végzett ökológiai kísérletek 50%-ában kisebb, mint 1 m²-es területet használtak. A mintázatokról és folyamatokról ilyen kis lépték mellett szerzett tapasztalatok természetesen nem vihetők át nagyobb léptékre (táj, regionális stb.). A léptékek között az információátvitel egyik módja a **skála-transzformáció**. (A skála-transzformáció nem tévesztendő össze a skála transzmutációval, mert az előbbi tudatos analitikai módszer, míg az utóbbi inkompatibilis skálaszintek esetén alkalmazható.) Skála-transzformációs problémákat jelentenek napjainkban a globális hőmérsékleti változásokkal összefüggő kérdések, melyekkel az emberiség szembesül. Sajnos a kutatóknak még nincs elég tapasztalatuk a lokális és globális léptékek összehasonlítására. A skálázás komplex feladat több okból is.

(1) Különböző szerveződési szinteken eltérő mintázatok jelenhetnek meg, ha egyidejűleg többféle léptéket veszünk figyelembe.

(2) Ma egyre gyakrabban előtérbe kerülnek a sztochasztikus folyamatok tárgyalásában szereplő lineáris folyamatok mellett a **nemlineáris folyamatok**, melyek nagyléptékű komplex rendszerekben instabilitáshoz és megijósolhatatlansághoz vezetnek.

(3) A térbeli **heteromorfia** mértéke léptékenként változik, ami nehezíti a skálázást.

Egy ökológiai rendszer komplexitása – a skálázás perspektívájából – a térbeli mintázatok és ökológiai folyamatok sokaságát, az elemek nemlineáris kölcsönhatásait és tér-időbeli heterogenitását jelenti. A foltdinamikai modellek és az ún. **hierarchia-elmélet** együttes alkalmazása szükséges a komplex probléma kezeléséhez (Wu 1999).

A mintázatelemzés elsődleges területe a növényökológia. A közösség jellemzésének tradicionális módszere a Braun-Blanquet-féle fitoszociológia **minimál area** koncepcióján alapul, mely egy olyan méretű kvadrátra utal, melyben a közösség tagjainak (fajoknak) 90%-a előfordul. Ma ezt a megközelítést túlhaladottnak tekintik „inoperatív” (a gyakorlatban kevésbé

használható) jellege miatt (Podani és mtsai 1993). Juhász-Nagy (1976, 1984) hangsúlyozta elsőként annak szükségességét, hogy csak konceptuálisan megalapozott, megfelelő módszerekkel lehetséges a közösségi mintázat léptékfüggőségét megragadni, mely célra modellesaládot is kidolgozott. Randomizáltan kihelelyezett, megfelelő méretű, egymásba ágyazott kvadrátokkal és **térsor elemzéssel** (Podani 1992) meghatározhatjuk, hogy milyen léptéken jelenik meg a közösségmintázat (18.6.1). Egy ilyen megközelítés természetesen nemcsak vegetációelemzésekre alkalmas, hanem állati együttesekre/közösségekre is, bár az állatfajok mozgékonyaságából eredő problémákat figyelembe kell venni.

8.TA4.1 Megmarad-e az „ökológiai szabályok” érvényessége változó léptékek mellett?

Először célszerű meghatározni, mi is értendő „ökológiai szabályokon”. A mindennapi életben a szabályok (ismétlődő jelenségek) írt vagy íratlan megegyezések, melyeket nagyszámú tapasztalat alapján érvényesnek tartunk sokféle helyzetben. Vannak-e ilyenek az ökológiában? Lawton (1999) szkeptikusan jegyzi meg, hogy univerzálisan érvényes ökológiai szabályokat nem találunk. Az ilyenek megalkotásánál a legnagyobb nehézséget az élőlények sokfélesége és az események sajátosságai jelentik. Alacsonyabb szerveződési szinteken (populációk) még található szabályszerűségek, de például a közösségek szintjén, azok sokfélesége és komplexitása következtében, bizonytalanná válik a szabályok megállapítása. Univerzális ökológiai szabályok megállapítására leginkább a 8.TA3-ban ismertetett makroökológia szemléletmódja látszik reménykeltőnek. Ebben az egyik legfontosabb elem, hogy ezen a vizsgálati szinten jól definiálható regionális vagy kontinentális léptéket veszünk figyelembe.

A megfigyelések és kísérletek során számtalan adatot nyerünk, mintázatot észlelünk, melyek – megfelelő érvényességi kör esetén – általános összefüggések levonására adnak lehetőséget. Például, ha reprezentatív mennyiségű adatunk van, akkor meggyőzően leírhatjuk a testtömeg és testfelület arányának és a faj elterjedésének kapcsolatát (Bergmann-szabály). Általánosan elterjedtnek tekintik még (lásd további fejezetekben) az optimális hasonlóság (niche-felosztás) kapcsolatalakító szerepét, valamint a fajok guildékbe és közösségekbe szerveződését meghatározó tényezőket.

A kérdés tehát az, hogy a kisebbtől a nagyobb léptékek felé haladva megváltoznak-e a szabályok háttérben álló összefüggések és így elveszthetik-e érvényességüket? Kis léptékeket használva általában növekedik a **sztochasztikusság**, különösen akkor, ha a szemcseméret csökken, mert ekkor a mérőszámok variabilitása nagyobb lesz, míg a nagy léptéket kísérő általános vonás a **trend-jelleg**. Például az, hogy egy adott területen kis méretű kvadrátban jelen van-e egy adott faj, véletlenszerű lehet, míg nagy lépték mellett majdnem bizonyosra vehetjük, hogy meg fogjuk találni. Joggal tételezhetjük fel, hogy az ökológiai szabályok is változnak, ha léptéket változtatunk, mert a források eloszlása, ennek megfelelően a kölcsönhatások eloszlása, vagyis a mintázatok jellege más lesz.

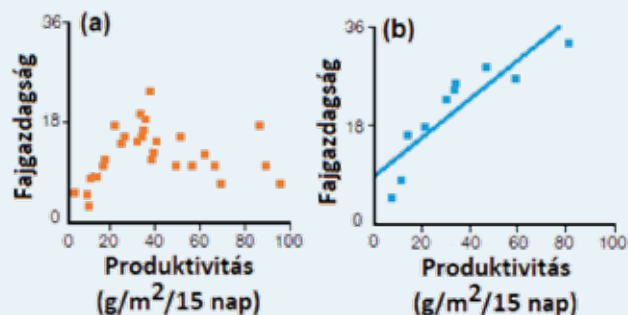
A táplálkozási hálózatok topológiai sajátosságai (19.TA1) is változhatnak a lépték növelésével. Thompson és Townsend (2005) patakokban mérték a térbeli heteromorfiával változó ökológiai feltételeket (élőhelyszerkezet, források jellege és eloszlása) és a



8/8. kép. Surber-féle mintavevő
© Veldshop.nl

táplálkozási hálózat szerkezetét. Két lépték mentén vettek mintákat: az egyik a „folt-lépték”, ami a Surber-féle mintavételi eszköz méretének (0,06 m²) felelt meg, a másik egy 30 m-es patak-hossz volt. Azt tapasztalták, hogy a foltokban a konnektancia, vagyis a valós és lehetséges kapcsolatok aránya, rendszeresen magas, a ragadozó–zsákmány és a trofikus kapcsolatok száma pedig alacsony volt. Ezzel ellentétben, a 30 méteres patak-hosszon az előbbieket éppen fordítva jelentkeztek. Tehát a kétféle léptékben mért táplálkozáshálózati sajátosságok különböztek. A leírtak azt mutatják, hogy a vizsgálati lépték megválasztásánál óvatosan kell eljárni.

A léptékhatás archetípusa a terület–fajszám összefüggés (23. fejezet), amikor azt kérdezzük, hogyan változik a fajok száma a terület (= lépték) növelésével. Ehhez kapcsolódva mára igen jelentőssé vált kérdés a produkció–biodiverzitás kapcsolat léptékfüggősége. Gyakran vizsgálják, hogy a produktivitás



8.TA4/1. ábra. Természetes állóvizekben élő rovarok, rákok és kétéltűek primer produkció (g/cm²/15nap) szerinti fajgazdagsága (a) lokális és (b) regionális léptéken. A „lokális” a tavakon belüli, a „regionális” a vízgyűjtő területeken belüli fajszámot jelenti [Chase és Leibold (2002) nyomán módosítva].

és a fajszám között milyen kapcsolat van lokális és regionális léptéken. Lokális léptéken a fajszám maximum görbe szerint változik, regionális léptéken viszont folyamatosan növekvő fajszámot kapunk (8.TA4/1. ábra, Chase és Leibold 2002). Az összefüggés háttere összetett (19.3), azonban ezen a helyen elegendő az, hogy lokális léptékben a görbe lehajló, végső szakasza a fajok közötti verseny eredménye. A regionális léptéken mért fajszámnövekedésnek viszont legalább három oka lehet: (a) A nagyobb átlagos produktivitású területek egyben **térben heterogénebbek** is lehetnek, ami növelheti a különböző igényű fajok jelenlétét és így a diverzitást. (b) A produktívabb területek **időbeli** változása is nagyobb mértékű lehet, ami ugyancsak

eltérő igényű fajok jelenlétét segíti elő. (c) A közösség összetétele erősen függ a fajok kezdeti belépési sorrendjétől, ami **alternatív közösségi** (vagy **stabilis**) **állapotokat** (21.5) hoz létre. Mivel a produktívabb területeken több alternatív állapot lehetséges, ezért ez megnövekedett fajgazdagságot eredményez.

A tapasztalat szerint a felbontás és kiterjedés mértéke szignifikánsan befolyásolja az észlelt mintázatot, nincs egyetlen „helyes” vagy „optimális” lépték a térbeli heteromorfia leírására, és összehasonlítások alkalmával csak olyan mintázatelemző indexek alkalmazhatók, melyek ugyanazzal a térbeli feloldással és kiterjedéssel számolnak (Wu 2004). Az adatokat gyakran nagy tér-időbeli felbontás és alacsony kiterjedés mellett gyűjtik még nagy földrajzi területekre kiterjedő felvételezések esetében is. Ennek a problémának a megoldására gyakran használnak ún. **lépték-transzmutációt**. Példaként a lucrügymolyt (*Choristoneura fumiferana*) (7/1. kép) említhetjük, mely Kanadában több millió köbméter fenyőt (*Abies balsamea* és *Picea*-fajokat) pusztít el egy-egy túlszaporodási időszakban (gradáció). Fleming és mtsai (2002) az 1 km²-en gyűjtött adatokat tájléptéken (1600 km²) elemezték és így bizonyították, hogy a térbeli skála-transzmutáció, a megfelelő statisztikai módszertan hiányában, jelentős eltéréseket okoz az előrejelzéshez és döntéshez használt modellekben. Az 1 km²-es területeken végzett mintavételezés külön-külön mindegyik foltra gradációt jelzett, ellenben amikor az összes foltot átlagolták, annak érdekében, hogy egy nagyobb területre (térleptékre) vonatkozó összefüggést kapjanak, ugyanaz a modell már csökkenő populációméretet mutatott. Az is bebizonyosodott, hogy minél nagyobb az alkalmazott lépték és populációméret, annál bizonytalanabb a kis léptékben gyűjtött adatok alapján történő populációdinamikai becslés.

8.TA4.2 Mintázatgeneráló folyamatok: önszerveződő tér-időbeli mintázatok

A már említett alternatív közösségi állapotokat azért szükséges tárgyalnunk, mert elősegítik a **mintázatgeneráló** mechanizmusok megértését. Az alternatív közösségi állapotok gyors ökoszisztéma-átalakulást jelentenek ugyanazon élőhelyen, így a kialakuló közösség fajösszetétele és szerkezete „hirtelen” más lesz. Például egy sekély tó természetes körülmények között oligotrof, az esetenként jelentkező tápanyaglókéseket a szubmerz vízi növényzet táplálékfelvétele csillapítja, a zooplankton abundanciája magas, az ezt fogyasztó halfajok pedig nem fejtenek ki erős populációdinamikai szabályzást a zooplanktonra. Amennyiben a tápanyag beáramlása nagyon jelentős, a víz zavarossá válik, algafajok (főleg cianobaktériumok) szaporodnak el, a vízi növényzet lassan eltűnik, a zooplankton fajszáma és abundanciája lecsökken. A víztest eutrofizált állapotba kerül. A tó mindkét állapota stabilis (ún. kettős stabilitás) és alternatívái egymásnak. Megfelelő beavatkozással (tápanyagbeáramlás megszüntetése) az előző állapot visszaállítható. Vagyis a tó a leírt két stabilis állapot között mozoghat. A tó elméletileg homogén rendszernek tekinthető, ezért felvetődik, hogy az alternatív közösségi állapotok miként keletkeznek heterogén (pl. szárazföldi) rendszerekben. Ennek megértéséhez a **forrás koncentrációval**

összefüggő **pozitív visszacsatolást** és a **térbeli léptéket** egyaránt figyelembe kell venni.

A lokális ökológiai kölcsönhatások meglepően nagy léptékű mintázatot képesek létrehozni. Több lehetséges mechanizmus közül a **léptékfüggő visszacsatolás** működését tartják fontosnak ebben a folyamatban.

A léptékfüggő visszacsatolás alapja az **aktíváló** (A) és **inhibitor** (I) elv (Rietkerk és mtsai 2004). Ha A anyag nagyobb mennyiséget generál önmagából, akkor a rendszer A-ként viselkedik, azaz minél több A van jelen, annál több keletkezik. Azonban ha A egy másik anyagot (I-t) is létrehoz, ami gátló funkciót tölt be, akkor A termelését ez kiegyensúlyozhatja. Mind A, mind pedig I különböző sebességekkel terjedhet a rendszerben. A mintázatok kialakulását rendkívül kicsiny térbeli heteromorfia vagy „zavarás” indítja el, ami felerősödik, ahogy A és I anyagok különböző léptékeken kölcsönhatásban vannak: a kisebb léptékeken pozitív, a nagyobbakon negatív visszacsatolás dominál. A környezeti heteromorfia gyakran eltorzítja a szabályos mintázatok kialakulását. Ilyen torzulások például a vegetációs csíkok és foltok száraz (arid) élőhelyeken (6/4. és 8.TA4/2. ábrák).

Az így keletkező rendszereket **önszerveződőknek** nevezük, mert a kialakult mintázat a belső dinamika és lokális hatások kölcsönhatásának eredménye. A mai vizsgálatok egyre több esetben fedeznek fel ilyeneket és fontosnak tartják ezeket a stabilitás és diverzitás fenntartásában. Az önszerveződő folyamatokban a pozitív visszacsatolás kis léptéken (a foltokban), a negatív pedig, nagyobb léptéken (foltok között) jelentkezik úgy, hogy a források (pl. a víz, táplálék) a foltokban felhasználódnak, a foltok között pedig kimerülnek (ami a foltok közötti csupasz felületek kialakulásával jár).

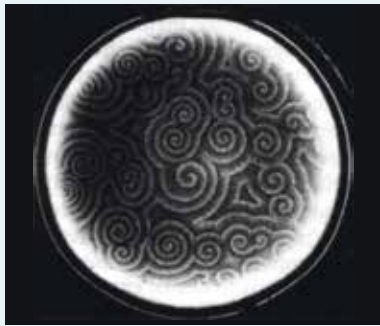
A pozitív visszacsatolás és a lépték összefüggése **sejtautomata** **modellel** is leírható (Rietkerk és mtsai 2004) (8.TA4/2.

ábra). Ahogy az várható, a gyenge pozitív visszacsatolás foltos vegetációt eredményez. De ugyanezeket a folyamatokat tartják felelősnek az alpesi erdőkben, szavannákon, tocsogósokban, kagylópadokon, korallzátonyokon és árapályzónákban kialakult mintázatokért is. Feltételezik azt is, hogy azok a rendszerek, amelyekben mintázatok alakulnak ki, reziliensebbek és rezisztensebbek (19.1) „zavarások” tekintetében a homogén környezetűekkel ellentétben.



8.TA4/2. ábra. Térben explicit sejtautomata modell szimulációja, melynek során foltos mintázat keletkezik. A fekete felületek növényzetet, a fehérek csupasz talajfelszint jelölnek. Különböző léptékeknél visszacsatolási erősségnél a mintázat foltokból labirintussá alakul át [Thiéry és mtsai (1995), Rietkerk és mtsai (2004) nyomán módosítva].

Az önszerveződő rendszerek vizsgálatára az ún. **reakció-diffúziós modellek** alkalmasak. A modellek kezdetben rendezetlen struktúrákból indulnak ki, amelyek azonban önszervező jelleget mutatnak és nagy léptékű, koherens térbeli struktúrákat képeznek. Például tápanyagszegény környezetben növekedő amőbatelepek aggregációt és önszerveződést mutatnak (8.TA4/3. ábra). A természetben észlelt komplex mintázatok eredete egyszerű elemekre vezethető vissza, melyek determinisztikus módon keletkeznek.



8.TA4/3. ábra. A *Dictyostelium discoideum* talajlakó amőboid protozoa aggregált növekedése agarlemezen. A mintázat önszerveződést és spirális hullámokat mutat [Rohani és mtsai (1997) nyomán módosítva].

Tájléptékű mintázatok lokális kölcsönhatásokból is létrejöhetnek, mint például az afrikai szavannákon az *Odontotermes*-fajok várai, melyek **egyenletes** eloszlásban találhatók (6/3. ábra). A fent leírt önszerveződési folyamatnak megfelelően a természetek táplálékkeresése a pozitív visszacsatolás, ami diszperziót eredményezne, ez azonban gátlódik a szomszédos várok jelenléte

miatt. Ez hozza létre az egyenletes eloszlást. Fontos mellékterméke a vizsgálatoknak, hogy ez a mintázat kedvezőbb a növényi produktivitás és állati abundancia szempontjából is, mint a véletlenszerű eloszlás. A természetvárok környéke produktív és abundanciális „forró-pontoknak” tekinthetők (Pringle és mtsai 2010).

Vannak olyan mintázatok és folyamatok, melyek nem változnak a léptékkel, ekkor beszélünk **lépték-invarianciáról**. Példaként éppen a fraktálokra hivatkozhatunk (8.TA2/1-3. ábrák), amelyek közelítőleg sok ökológiai mintázatra jellemzőek. Ilyenkor bármilyen léptéket használhatunk, a mintázat nem változik. Minél kisebb léptéket alkalmazunk, annál több hasonló részlet jelenik meg. Ilyen felépítésűek például a tengeri szivacsok. Szorosan összefügg ezzel a **léptékfüggetlen** jelleg (pl. a komplex táplálkozási hálózatoké), amelyekben egyes elemek sok, mások kevés kapcsolattal rendelkeznek, de ez léptékfüggetlen tulajdonság. Ilyen hálózat a World Wide Web is, amelynek léptékfüggetlen jellegét Barabási és Albert (1999) mutatták ki, de több, azóta vizsgált táplálkozási hálózat is ilyen tulajdonsággal rendelkezik (Song és mtsai 2005).



8/9. kép. Egy gombanevelő termeszfaj (*Odontotermes* sp., Isoptera) egyedei © JMK

II. RÉSZ

POPULÁCIÓS KÖLCSÖNHATÁSOK

BEVEZETÉS A POPULÁCIÓS KÖLCSÖNHATÁSOKBA

A sorra következő fejezetekben populációk közötti kölcsönhatásokat vizsgálunk. Ezek a természetben megfigyelhető leggyakoribbakat foglalják magukban és sajátosságaik alapján sokszor élesen elkülönülnek egymástól. Leegyszerűsítéseket alkalmazunk, például gyakran csak két populáció kapcsolatát vizsgáljuk (ezt nevezzük elemi kapcsolatnak), ami szintén az elkülönítő vonások kiemelését szolgálja. Ugyanakkor nyilvánvaló kell legyen, hogy minden kölcsönhatás közösségben és nem elszigetelten zajlik, más populációk is részt vesznek ugyanabban a kölcsönhatásban, és egy kölcsönhatás is befolyásol más kölcsönhatásokat. A bonyolultabb kölcsönhatásformákra az jellemző, hogy egyrészt ugyanazon táplálkozási hálózati szintről származóan nem egy, hanem több, esetenként sok populáció vehet egyidejűleg részt [pl. több résztvevős (diffúz) interspecifikus verseny], másrészt a résztvevő populációk eltérő hálózati szintről származhatnak. A több résztvevős kölcsönhatásokat **magasabbrendű** (higher-order) interakcióknak nevezik, melyek elméleti leírása is jelentős matematikai apparátust igényel, természetbeni megfigyelésük és kísérletes vizsgálatuk pedig komoly anyagi és időbeli ráfordítást kíván.

Célszerűnek látszik valamilyen csoportosítást végezni az interakciók körében és röviden áttekinteni sajátosságaikat, annak ellenére, hogy – mint az közhelyszerűen ismert – a csoportosítások korántsem tökéletesek.

Az első csoportosítási változatunk (Bevezetés II/1. táblázat) egy mátrix, amelyben a kölcsönhatások lehetséges kombinációi kereshetők meg a sorok és oszlopok párosításával. A rátermettségre nézve a pozitív megjelölés kedvező, a negatív kedvezőtlen hatást jelent a résztvevő szervezetek számára, egy további variáció pedig a hatás hiánya.

Amint a táblázatból kitűnik, a rátermettségre gyakorolt hatás tekintetében hat fő kategóriával számolhatunk és legalább 10 típust különíthetünk el. A kapcsolattípusok leolvasása bármelyik résztvevő szervezet szempontjából történhet, azaz kedvező vagy kedvezőtlen az egyik, és hasonlóan kedvező vagy kedvezőtlen a másik számára. Az így kapott kategóriákat tárgyaljuk a további fejezetekben a **semlegesség** (neutralizmus) kivételével, mert erre

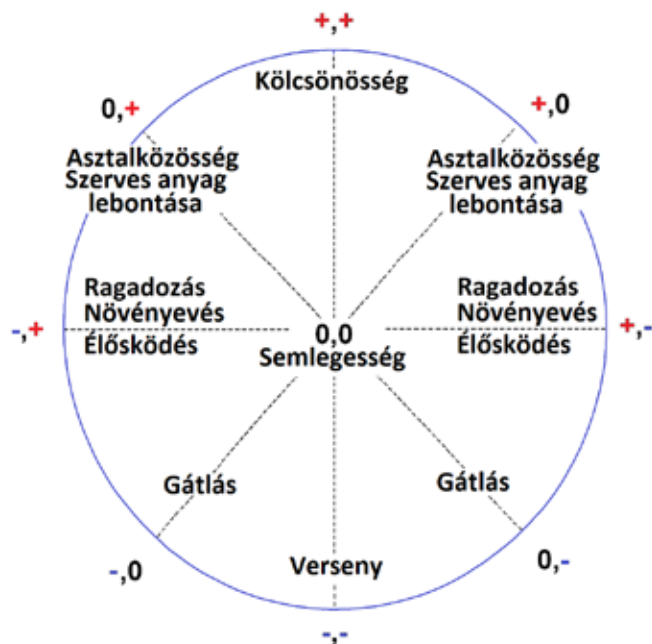
az interakcióra nem ismerünk példát. Figyelembe véve, hogy a kölcsönhatásokat nem kiragadva, hanem közösségökológiai összefüggésekben kell értelmeznünk, valamint az egyre növekvő számú **közvetett** (indirekt) kapcsolattípus ismeretében nem állíthatjuk, hogy semlegességi viszony egyáltalán létezhet. A „pozitív–pozitív hatás” a **kölcsönösséget** (mutualizmus) jelöli, amelyben két résztvevőnek előnye származik a kooperációból. A „negatív–nincs hatás” kategóriába sorolt **gátlás** (amenzalizmus) esetében az egyik élőlény részéről megnyilvánuló olyan hatásról van szó, amely az élőlény környezetében megjelenik (pl. valamilyen toxikus anyagot bocsájt ki) tekintet nélkül arra, hogy egy másik élőlény jelen van-e vagy sem. A „negatív–negatív hatás” a **versenyt** (kompetíciót) jelenti, amelynek során különböző fajok egyedei vetélkednek limitáltan elérhető készletekért. A „pozitív–negatív kapcsolat” kategóriába nemcsak a **ragadozás** (predáció), hanem az **élősködés** (parazitizmus) és a **növényevés** (herbivoria) is beletartozik. Ebben az esetben az egyik résztvevő előnyhöz jut (pl. energiát nyer azzal, hogy elfogyasztja a másik szervezetet vagy csökkenti annak rátermettségét), a másik hátrányt szenved el. A növényevés a legtöbb esetben a parazitizmussal azonosítható, mert a herbivor általában nem pusztítja el a növényt. A táblázatban nem tüntettük fel a parazitoidokat, amelyek a ragadozók speciális változatát jelentik, mert áldozatukat nem azonnal ölik meg. A „pozitív–nincs hatás” kapcsolatba az elhalt szerves anyagot daraboló (detritivor) és bontó (dekomponáló) szervezetek tartoznak, amelyek energiát nyernek az elhalt anyagokból, de érthető módon nincs viszonyítás. Ide tartozik az **asztalközösség** (kommenzalizmus) is, amely azt a kapcsolatot jelöli, amikor az egyik résztvevő előnyt nyer egy kapcsolatból, míg a másikat ez a hatás feltehetően nem érinti. Például valamely nagyobb ragadozó zsákmányának maradékait elfogyasztó szervezet előnyhöz jut, de ez a ragadozó állapotára nézve közömbös.

Tekintettel arra, hogy az előbbi kölcsönhatási mátrix éles határokat jelöl ki (megjelenítési módja – a kategóriákba sorolás – is erre utal), jogos kritikai megjegyzéseket vált ki. A természetben zajló kölcsönhatások ismerete alapján mondható, hogy „tisztá” formájukban gyakran nem valósulnak meg, valamint az előbb említett közvetett kapcsolatok is nehezítik a tipizálást. A leírt probléma orvoslására irányuló törekvés részleges sikereként foghatjuk fel a Bevezetés II/1. ábrán bemutatott módszert, mely a kapcsolatok jellegében megbúvó folytonosságot, átmenetiséget

kívánja hangsúlyozni. Ha a kör középpontjából a sugár mentén a kerület irányába haladunk, a hatás intenzitása növekedik, de a jellege nem változik. Amennyiben a kör ívén haladunk végig, akkor az adott kapcsolat színeződik egy másikkal, míg el nem érünk a következőhöz. A kapcsolatok általában elrendezhetők az **antagonizmus–mutualizmus** spektrumon (13.1 és 13.2.1),

Bevezetés II/1. táblázat. Kölcsönhatási mátrix két résztvevős populációs kapcsolatokra. A mátrix szimmetrikus, ezért cellák üresen maradnak.

Az egyik résztvevő hatása	A másik résztvevő hatása		
	pozitív	negatív	nincs hatás
pozitív	Kölcsönösség	Ragadozás Növényevés Élősködés	Elhalt szerves anyag darabolása és bontása Asztalközösség
negatív	–	Verseny	Gátlás
nincs hatás	–	–	Semlegesség



Bevezetés II/1. ábra. A kölcsönhatási mátrix merev kategóriáit részben feloldja Bronstein ábrája, amely nemcsak a hatás intenzitását (a kör sugara mentén), hanem az átmeneteket (a kör kerületén) is feltünteti. Logikus, hogy minden jelentős kölcsönhatás, egyik vagy másik fél felől a semlegességen keresztül a másikba mehet át. A kör bal és jobb oldala ismétli a kapcsolatokat a másik résztvevő irányából [Bronstein (2001b) nyomán módosítva].

mégis konkrét esetek besorolása –, ha erre egyáltalán szükség van – gyakran nehéz vagy ellentmondásos.

A kapcsolatokat egyszerű forrásfüggvényekkel is leírhatjuk. Valamennyi differenciál egyenlet jobb oldala az általános $f(x)$ függvénynek megfelelő. A kiindulási egyenletünk a forrás időbeli változását leíró összefüggés:

$$\frac{dR}{dt} = f(R),$$

ahol R a forrás (resource) jele. Ez az egyenlet nem tartalmaz fogyasztót, amely a már ismert visszacsatolás (feedback) útján a forrás megújulási sebességét befolyásolná. Így ebben az alakjában az egyenlet a szerves anyag lebontásában résztvevő (detritivor, dekomponáló) szervezeteknek felel meg. Ezek a nagyon fontos közösségalkotó elemek **nincsenek közvetlen visszacsatolásban** a forrásaikkal, mert csak azt az elhalt szerves anyagot, amely keletkezett és rendelkezésükre áll, irányítják a mineralizáció felé, de maguk ezek újra képződési sebességére nincsenek hatással. Ezért nevezzük ezeket donor által szabályozott (**donor-kontrollált**, a donor az, aki ad) rendszereknek.

Az alábbi forrásfüggvény magában foglalja az összes „pozitív–negatív” és „negatív–negatív” viszonyt (ragadozás, növényevés, élősködés, és interspecifikus verseny):

$$\frac{dR}{dt} = f(R) - aF,$$

ahol a a használati (és ezáltal a megújulási) hatékonyságot és F pedig a fogyasztó populáció méretét jelöli. A fogyasztó az

a hatékonysággal az F -nek szükséges mennyiséget távolítja el a forráspopulációból, például a ragadozó által elfogyasztott zsákmány (mint forrás) mennyisége.

A kölcsönösségi (mutualista) viszonyt az alábbi forrásegyenlet fejezi ki:

$$\frac{dR}{dt} = f(R) + aM,$$

ahol a a forrás **megszerzésére** vonatkozó hatékonyság növelését fejezi ki, erre vonatkozik a pozitív előjel. Az M a kölcsönösségekben szereplő populációkat jelöli.

A kölcsönhatás speciális formája a **szimbiózis**, melynek értelmezése jelentősen változott napjainkra. Míg korábban kizárólag mutualista viszonyban lévő szervezetek kapcsolatának leírására használták, a mai jelentése tágabb. **Két (esetleg több) szervezet szoros együttélését jelenti függetlenül a kapcsolat jellegétől**, amely fizikai jelenlét (pl. szoros térbeli közelség, vagy a másik szervezetében való tartózkodás) és/vagy biokémiai összehangoltság (pl. közös vagy megosztott anyagcsere) formájában valósul meg. Ebben az értelmezésben a szimbiotikus kapcsolat lehet pozitív vagy negatív. Szimbiózisban élnek paraziták és gazdák (pl. egyes laposféregfajok és gazdáik), vagy kölcsönösségi viszonyt folytató partnerek (pl. korallak és algák, mikorrhiza kapcsolat növény és gomba között). Mivel a szimbiózis elsősorban fizikai kapcsolatot jelent, ezért nem feltételez specializáltságot, bár a kettő együtt járhat. Az **endoszimbióták** egy élőlény testében, annak teljes élettartama alatt állandóan jelen vannak [pl. bélsejtekben élő baktériumok (*Wolbachia* genus faja)], az **ektoszimbióták** a testfelületen találhatók (pl. a fagyöngy). A két szélsőség között itt is lehetségesek átmenetek. Állandó (obligát) egy kapcsolat, ha annak hiányában az partnerek nem életképesek (pl. gombatermesztő hangyafajok) és **alkalmi** (fakultatív), amennyiben a kapcsolat csak időnként valósul meg (pl. nem specializált beporzó rovarok és növények). Jelentős evolúciós lépésnek gondolják az eukariota sejtorganellumok (pl. mitokondrium) szimbiotikus eredetét, melynek lehetőségét már a XX. század elején felvetették (Mereschkowsky 1905).

Annak illusztrálására, hogy mennyire nem egyértelmű egy kapcsolat besorolása, a gombatermesztő hangyák (*Attini*, *Formicidae*) köréből veszünk példát (13.TA4). A korábban két résztvevőnek gondolt (hangya és a tápláléknak termelt gomba) modell helyett, ma már sok résztvevős viszonyról beszélhetünk (Caldera és mtsai 2009). A hangyák által termesztett gombán gombafogyasztó (mikotrofikus) parazita gomba genus, az *Escovopsis* (*Ascomycota*, anamorfikus *Hypocreales*) fajaik jelen. A hangyák testén viszont a *Pseudonocardia* genus fajaik növekednek, amelyek antifungális anyagokat termelve gátolják az *Escovopsis* parazita fejlődését. A rendszerben tehát parazita és mutualista szimbiózisok vannak jelen. A parazita gomba növekedésének gátlása úgy történik, hogy a hangyák ezek spóráit a szájüregben található, ún. infrabukkális zsebbe gyűjtik, amelyben a mutualista gomba antibiotikumai inaktíválják azokat, majd a hangyafészek „szemétdombján” köpetként kiürítik (Little és mtsai 2006). A kapcsolat eddig ismert negyedik szereplője az

ún. fekete élesztő (Ascomycota, Phialophora), amely szintén a hangyák testén növekedik, ugyanott, ahol a *Pseudonocardia* és azt parazitálva nyer táplálékot (Little és Currie 2007), és így a teljes közösség működését befolyásolja. Ez utóbbi is parazita szimbiózis kapcsolat. A teljes rendszer tehát a különböző előjelű szimbiózisok keveréke.

A szimbiózis témakörével különálló fejezetben nem foglalkozunk, különböző témakörökben azonban megjelenik. Fontos kutatási terület, mely a molekuláris módszerek elterjedése következtében jelentős eredményeket mutat fel. Például egy tanulmány (Chaisiri és mtsai 2015) 50 év publikációi alapján áttekintette a Mesostigmata, Sarcoptiformes és Trombidiformes atkarendekben

előforduló szimbióta baktériumok fajgazdagságát. Kb. 150 baktériumfajt mutattak ki, melyek 85 genusba, 51 családba, 25 rendbe és 7 törzsbe tartoztak. A domináns genusok az intracellulárisan élő *Cardinium*, a tífusz okozó *Orientia* és az ún. kasztráló parazita *Wolbachia* voltak, melyek kb. 30-30 atkafajban fordultak elő. Ezeken kívül is azonban további humán és állat-egészségügyi szempontból fontos baktériumfajokat mutattak ki a *Rickettsia*, *Anaplasma*, *Bartonella*, *Francisella*, *Coxiella*, *Borrelia*, *Salmonella*, *Erysipelothrix* és *Serratia* genusokból. A rovarok örökölhető bakteriális szimbiotái közé tartoznak a szaporodásukra negatívan ható *Wolbachia* és *Cardinium*, valamint a táplálkozásukat pozitívan befolyásoló *Wigglesworthia* és *Buchnera* genusok fajai.

A ragadozó–zsákmány és a parazitoid–gazda kapcsolatok populációdinamikája

9.1 Bevezetés	160
9.1.1 A ragadozó- és a zsákmánypopulációk sajátosságai és a kapcsolat általános jellege	160
9.1.2 A ragadozás szabályozási elméletének kialakulása	161
9.2 A szorzat alapú ragadozó–zsákmány modell	162
9.2.1 Lotka–Volterra ragadozó–zsákmány modell	162
9.2.1.1 A Lotka–Volterra ragadozó–zsákmány modell grafikus megoldása	162
9.2.1.2 Késleltetett denzitásfüggés	163
9.3 A realiztikus Lotka–Volterra ragadozó–zsákmány modell	164
9.4 A zsákmányfajok populációs ciklusai: kiváltó okok és szabályozás	164
9.4.1 Laboratóriumi kísérletek	165
9.4.2 Természetben végzett kísérletek	166
9.4.3 A kanadai hiúz–hócipós nyúl kapcsolat	167
Támogató anyagok	
9.TA1 A hányados alapú ragadozó–zsákmány modellek	168
9.TA2 Egy hányados alapú ragadozó–zsákmány modell matematikai háttere	168
9.TA3 Egy szabadföldi ragadozó–zsákmány kapcsolat hányados alapú modellezése	169
9.TA4 A ragadozó–zsákmány kapcsolat: a Lotka–Volterra-modell kvalitatív elemzése	169
9.TA5 Realisztikus ragadozó és zsákmány nullklínák	170
9.TA6 Milyen körülmények segítik elő a populációdinamikai stabilitást és a fluktuációk csökkenését?	171
9.TA6.1 Menedékes zsákmány modell	171
9.TA6.2 A táplálékváltás hatása	171
9.TA6.3 A maximummal rendelkező zsákmány nullklína	172
9.TA6.4 A ragadozó fajok közötti interferencia növekszik	173
9.TA6.5 A zsákmány eltartóképessége növekszik	173
9.TA7 Huffaker atkái (kísérlet 1.)	173
9.TA8 A ragadozó–zsákmány kapcsolat szabályozottságának három fő típusa	174
9.TA8.1 Nincs szabályozás	174
9.TA8.2 Látszólagos a szabályozás	174
9.TA8.3 Tényleges a szabályozás	175
9.TA9 Számít a méret: készletfelosztás a ragadozóknál	175
9.TA10 A hiúz–nyúl kapcsolat (kísérlet 2.)	176
9.TA11 A ragadozó–zsákmány modellek tudománytörténeti háttere	177
9.TA12 A ragadozó–zsákmány populációk konvergenciája a Lotka–Volterra-modellben: „cobwebbing” módszer alkalmazása	178
9.TA13 A ragadozó–zsákmány kapcsolat metapopulációs vonatkozásai	178
9.TA14 A zsákmányszerzés közösségökölógiai vonatkozásai	179

9.1 BEVEZETÉS

A **ragadozó–zsákmány** kapcsolat az élővilág ősi populációs kölcsönhatása, amely egy sejt másik általi bekebelezésétől, rafinált módszerek alkalmazásán át (pl. a bóla-pókok *Mastophora*-fajok (15/7. kép) zsákmányszerzése), a gepárd (*Acinonyx jubatus*) mindenki által ismert lenyűgözően elegáns zsákmányejtéséig vezet. A polgári fejlődésben élenjáró Angliában sok természetbúvárt foglalkoztatott az élővilág evolúciójának nagy kérdése. A túlélésért folyó véres harcot a népszerű költő, Alfred Tennyson (1850), leegyszerűsítő metaforával – „természet vörös fogakkal és karmokkal” –, mutatja be „In Memoriam A.H.H.” c. versében. Bár a jellemzés egyoldalú és az akkori ismeretanyagon alapul, ez a természetfelfogás napjainkban is jelen van, gondoljunk csak a világhálón és az ismeretterjesztő médiumokban a ragadozókkal (predátorokkal) kapcsolatban használt jelzőkre: brutális, könyörtelen, kegyetlen, félelmetes stb. A természetben a populációs kapcsolatok messze bonyolultabbak és a fenti antropocentrikus jelzők bizonyára nem alkalmazhatók a ragadozó–zsákmány kapcsolat jellemzésekor (kivételesen az az eset, amikor maga az ember a „ragadozó”). A ragadozás a táplálkozási hálózat minden szintjén – a növények között is mintegy 600 fajnál – előfordul és a hálózat felsőbb szintjein pedig uralkodó kapcsolat, melynek maga az ember is részese. A kölcsönhatás gyakran közvetett (indirekt) formában jelenik meg (Menge 1995). Például egy kulcsfajnak tekintett ragadozó válthat ki indirekt hatást azzal, hogy a zsákmányfajának fogyasztása eredményeként növeli a zsákmányfaj interspecifikus kompetítorainak abundanciáját. A növényi ragadozás olyan élőhelyeken elterjedt, ahol a talaj tápanyagban (főleg nitrogénben) szegény, gyakran vízzel telített is, és a fotoszintézis költsége nagyobb a megtérüléshez képest, mint a karnivoraié (Ellison és Gotelli 2001).

A **ragadozó** (predátor) olyan élőlény, mely az áldozatát elfogja, megöli és elfogyasztja. A ragadozás témakörbe a gazdaállatokban fejlődő **parazitoidokat** és a magfogyasztó **herbivorokat** is bevesszük. A parazitoidok olyan (többnyire a Hymenoptera, kisebb részben a Diptera rendekbe tartozó) rovarfajok, amelyek tojásaikat a gazdaállat testébe vagy testére rakják, majd a kikelő lárvák a gazdaállat testéből táplálkoznak. A hatás nem azonnali, azonban mindenképpen a gazda pusztulásával jár. Hasonlóan, a magvakat (ténylegesen a sziklevelet [kotiledont]) fogyasztó élőlények (**magpredátorok**), melyek rovarfajoktól (pl. aratóhangyák, zsiszikek) emlősfajokig (pl. európai mókus) terjedően több, nagyobb taxonban előfordulnak, a mag fogyasztásával potenciális növénygyedeket pusztítanak el. Megjegyezzük, hogy – elméletileg – a valódi parazitákra és általában a herbivorokra nézve is érvényes a klasszikus Lotka–Volterra (LV) ragadozó–zsákmány modell, azonban tárgyalásukra ebben a fejezetben nem térünk ki.

9.1.1 A ragadozó- és a zsákmánypopulációk sajátosságai és a kapcsolat általános jellege

A ragadozó fajok túlnyomó többsége **generalista** és **opportunist**. A generalitás a sokféle táplálék fogyasztását jelenti, az

opportunitás pedig azt, hogy a ragadozók a környezetükben előforduló forrás gyakorisága vagy a predáció valószínűsítésénél nagyobb sikeressége alapján részesítenek előnyben prédákat. Például a ragadozók opportunist magatartása következtében a Serengeti Nemzeti Parkban a kisebb testtömegű kerdőz fajok erősebb predációs nyomás alatt vannak, mint a nagyobb testűek (Sinclair és mtsai 2003). Mindez a maguknál kisebb testméretű, másfajbéli predátorok elfogyasztását (**intra-guild ragadozás**, 19/15. ábra) és a **kannibalizmust** (fajtársak ragadozása) is magában foglalja. A kannibalizmus is egy ragadozási mód, például az Észak-Amerikában élő *Paruroctonus mesaensis* skorpiófaj évtrendjében saját fajtársai 80%-ban fordulnak elő (Polis 1981), de a szitakötőlárvák vagy akár emlősfajok hasonló



9/1. kép. A *Paruroctonus* genusba tartozó skorpiófaj (Vaejovidae)
© Miller AL et al. (2014),
doi: 10.1016/j.jympev.2013.11.005



9/2. kép. Ragadozó poloska nimfa burgonyabogár lárvát fogyaszt
© Listverse, NC State Extension

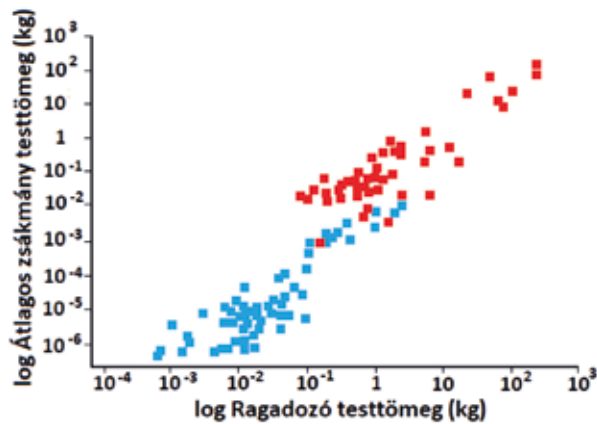
viselkedése is ismert. Az utóbbiaknál előfordul a rovarevők (pl. *Sorex*-fajok), denevérek (pl. *Megaderma*-fajok), a főemlősök (pl. *Macaca*-fajok) stb. között (Polis és mtsai 1984).

A ragadozók többsége vegyes táplálkozású (omnivor), a zsákmányoláson kívül tetemetek és növényi anyagokat is fogyasztanak (megjegyezzük, hogy az omnivorია más értelmezést nyer a közösségökológiában) (19.TA5). Ilyen vegyes táplálkozásúak a ragadozó poloskák (Reduviidae) a rovarevő fekete rigó (*Turdus merula*) vagy a nyest (*Martes foina*) stb. Említést érdemel, hogy a legtöbb parazitoid lárvaként állati eredetű táplálékot vesz fel, majd kifejlett korban vagy nem táplálkozik, vagy növényi anyagokat (nektárt, nedveket stb.) fogyaszt.

A ragadozók és zsákmánya(ik) kapcsolata felveti a szoros filogenetikai együtt-evolválódás (koevolúció) lehetőségét, amely azonban legfeljebb **diffúz koevolúció** formájában jelentkezik és **mikroevolúció** változások szintjén érhető tetten, elsősorban a generalista/opportunist zsákmányolás miatt (17.1.2.1.2B). Az evolúciós kapcsolat nemcsak a hatékonyabb zsákmányszerzéshez, hanem a zsákmány általi védekezési módok kialakulásának sokféleségéhez is vezetett (15. fejezet).



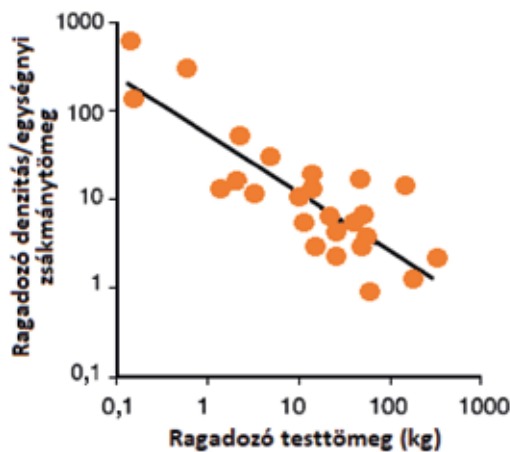
9/3. kép. Ázsiai vadkutya (*Cuon alpinus*, Canidae)
© Wikipedia



9/1. ábra. A ragadozó állatfajok testtömege általában nagyobb zsákmányfajaik testtömegénél (valamennyi jel a képzeletbeli 45-fokos egyenes alatt található). A piros négyzetek a ragadozó emlősök és -madarak zsákmányfajait, a kék négyzetek gyíkfajok, kétéltűfajok, tengeri- és rovarévó madárfajok zsákmányainak testtömegét jelölik. Megfigyelhető az egymásnak megfelelő mennyiségek logaritmusai közötti lineáris, azaz a ragadozó és zsákmány testtömege közötti hatványfüggvény jellegű (allometrikus) kapcsolat [Harley és Gittleman (1992) Calow (1981) nyomán módosítva].

A ragadozó–zsákmány viszonyban szembevetődnek a jellemző **testtömegarányok**. Nagyszámú adat mutatja, hogy a ragadozók kifejlett állapotban általában nagyobbak vagy legalább akkora tömegűek, mint zsákmányaik (9/1. ábra). Ha a ragadozók falkában vadásznak, mint például az oroszlánok (*Panthera leo*), farkasok (*Canis lupus*), vagy a vadkutyák (*Cuon alpinus*) akkor testméretüknél jóval nagyobb zsákmányt is eljethetnek. Ugyanakkor a parazitoidok rendszerint kisebbek gazdaállataiknál. Mindkét tény jelentős következményekkel jár a táplálkozás-hálózati elméletekre nézve (19.TA1).

A nagyobb méretű ragadozó fajok egyedszáma alacsony. A 9/2. ábrán látható elemzés szerint szignifikáns negatív



9/2. ábra. A ragadozók testtömegének növekedésével csökken az egységnyi zsákmánytömegre eső denzitásuk. A tengelyek logaritmikus beosztásúak [Carbone és Gittleman (2002) nyomán módosítva].

kapcsolatban a ragadozók standardizált egyedszáma és testmérete között. Az összefüggés regressziós egyenesének meredeksége nem különbözik szignifikánsan $-0,75$ kitevővel jellemezhető allometrikus összefüggéstől.

9.1.2 A ragadozás szabályozási elméletének kialakulása

Az 1880-as években már a világ minden részére kiterjedt kereskedelem és a gyarmati kolóniák létesítése több, gazdaságilag is fontos faj, főként rovarfaj véletlen vagy szándékos behurcolását eredményezte más területekre, ahol ezek a helyi mezőgazdaságban jelentős károkat okoztak vagy azt teljesen tönkretették. Ilyenek voltak

az almaültetvényeket tönkretévő vértetű (*Eriosoma lanigerum*), a szőlőt károsító filoxéra (*Daktulosphaira vitifoliae*, Phylloxeridae), később a gyapjaslepke (*Lymantria dispar*) (3/7. kép), az amerikai medvelepke (*Hyphantria cunea*), a babzsizsik (*Acanthoscelides obtectus*) (3/5. kép), a burgonyabogár (*Leptinotarsa decemlineata*) stb. Napjainkra ez a folyamat felerősödött. Az a megfigyelés, mely szerint a kártevők őshazájukban nem mutatnak olyan mértékű populációnövekedést, mint ott, ahol újonnan megjelentek, hamarosan a természetes



9/5. kép. Gyapjaslepke (*Lymantria dispar*, Erebidae) hernyója
Fotó: Csóka György

ellenségeik jelentőségére irányította a figyelmet. **A természetes ellenségek** (pl. ragadozó és parazitoid rovarok, kórokozók) **szabályozó funkciót** képesek **ellátni** és ezt a képességüket fel lehet használni a túlszaporodott idegenhonos kártevőfaj visszaszorítására. Több esetben látványos sikereket értek el az őshazában begyűjtött természetes ellenségek kibocsátásával, sokszor azonban a próbálkozások kudarchoz vezettek. Magyarországon például Jeszenszky József vezetésével sikeresen védekeztek az almafákat károsító vértetű ellen az 1920-as években, parazitoidjának rendszeres kibocsátásával (Jermy 1967). Nyilvánvalóvá vált azonban, hogy a természetben megfigyelhető populációkorlátozás csak ritkán múlik két résztvevő kapcsolatán, mert



9/4. kép. Vértetű (*Eriosoma lanigerum*, Aphididae). A „vattacsomó” a tetveket beborító viaszos váladékból alakul
Fotó: Csóka György



9/6. kép. Amerikai fehér medvelepke (*Hyphantria cunea*, Erebidae) hernyói
Fotó: Csóka György

egy közösség részei, melyben számtalan direkt és indirekt hatás alanyai, például a természetes ellenségeknek is vannak természetes ellenségei. A napjainkban is zajló hasonló vizsgálatok és védekezések igen értékes tudásanyagot szolgáltatnak, és a természetes körülmények között működő populációszabályozás folyamatát segítik megérteni. A kutatók a ragadozó–zsákmány kapcsolat populációdinamikai hatékonyságáról az első tapasztalatokat tehát a **biológiai védekezés** (29. fejezet) területén szerezték, lényegi ökológiai ismeretek hiányában, pusztán empirikus alapon. A biológiai védekezés lényege: egy faj (természetes ellenség) felhasználása egy másik faj (kártevő) ellen, vagyis a ragadozó/parazitoid–zsákmány kapcsolat alkalmazása. A hatékonyság ebben az esetben a kártevő populációdinamikájának befolyásolását, denzitásának csökkentését jelenti.

A zsákmányfajok populációméretének szabályozása a fogyasztó szervezetek által egyáltalán nem általános jelenség a természetben. Valamennyi kapcsolatot külön meg kell vizsgálni, hogy a populációszabályozást kimutassuk. Azokra az esetekre nézve, ahol a ragadozó szabályozza a zsákmány populációdinamikáját, szoros, **negatív visszacsatolást** tételeznek fel. Ebben lényeges elem, hogy a ragadozó a populációdenzitás növekedésére válaszol (azaz a hatás denzitásfüggő). A denzitástól független (abiotikus) faktorok önmagukban nem lehetnek szabályozók, mert nem eredményeznek negatív visszacsatolást (4.TA2) Azonban az egyedszám alakításában jelentős szerepük lehet (Berryman és mtsai 1987).

A ragadozó–zsákmány kapcsolat leírására kétféle matematikai modellt szoktak alkalmazni: az egyik a **szorzat alapú** (lásd alább), a másik a **hányados alapú** (9.TA1, 9.TA2, 9.TA3). A tárgyalásra kerülő modellek valamennyien **determinisztikus** jellegűek. Emellett már korán (Chesson 1978) kidolgoztak **sztochasztikus** ragadozó–zsákmány modelleket, amelyekben a kölcsönhatás véletlenszerűsége is érvényesül. A természetben ugyanis megfigyelhető, hogy a zsákmánypopuláció ciklikus mozgását időkéssel követi a hozzá erősen kapcsolt ragadozó ciklusa, ezért számos modell sajátja a **késleltetett denzitásfüggés** (4.3.3 és 9.2.1.2).

9.2 A SZORZAT ALAPÚ RAGADOZÓ–ZSÁKMÁNY MODELL

Amennyiben a modellben a két populáció kölcsönhatásában az NP szorzat játszik alapvető szerepet, akkor **szorzat alapú modelltől** beszélünk. Az alább tárgyalandó Lotka–Volterra-modell és a Nicholson–Bailey-féle modell (9.TA4) szorzat alapúak. A modellben a ragadozópopuláció folytonosnak feltételezett méretét, egyedszámát P -vel, a zsákmányét N -nel jelöljük. Másrészt, ahogy azt az egyfajú populációnövekedési modellek esetében is láttuk, az egyedszámokat tekintve itt is időben **diszkrét** és **folytonos** modelleket vezethetünk be. Ennek megfelelően **differenciaegyenletek**, illetve **differenciálegyenletek** alkalmazásával történhet a tárgyalás. A szorzat

alapú és a hányados alapú modellt ismertetéséhez egyaránt nélkülözhetetlen az elméleti–matematikai háttér néhány vonatkozásának ismerete.

9.2.1 Lotka–Volterra ragadozó–zsákmány modell

A LV predációs modell a folytonos populációnövekedés már ismert differenciálegyenletét használja kiindulásként (4.3.1). A ragadozó és a zsákmány egyedszám kölcsönhatását a következő közönséges differenciálegyenlet-rendszer írja le (9.TA4):

$$\begin{aligned} \frac{dN}{dt} &= rN - aNP \\ \frac{dP}{dt} &= faNP - qP \end{aligned} \quad (N > 0, P > 0, r, a, f, q > 0), \quad (1)$$

ahol r a populációnövekedési ráta, a a ragadozó zsákmányejtési hatékonyságaként értelmezhető pozitív paraméter, fa a ragadozó részéről az utódokba történő energiaallokáció hatékonyságát kifejező pozitív paraméter és q a ragadozó mortalitási rátája.

Átrendezve az egy egyedre eső változást kapjuk a zsákmány és a ragadozópopulációnál:

$$\begin{aligned} \frac{1}{N} \frac{dN}{dt} &= r - aP \\ \frac{1}{P} \frac{dP}{dt} &= faN - q. \end{aligned} \quad (2)$$

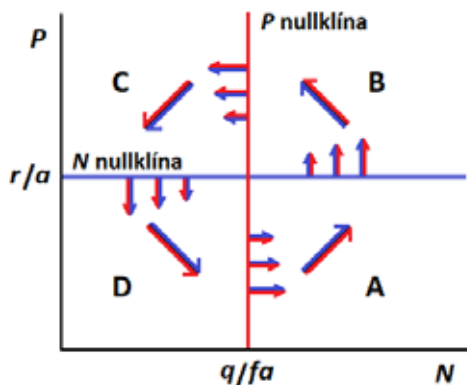
Adott területen vagy térrészben a folytonosnak feltételezett egyedszámok denzitásoknak felelnek meg. A modelltől kiolvashatóan az aktuális egyedszámok hatása nem késleltetett, hanem azonnali.

A modell szóveges interpretációja: a zsákmányállat r populációnövekedési rátája nem változik, de halálozási rátája a ragadozás folytán a P egyedszámmal arányosan növekszik. A modell szerint a ragadozó faN születési rátája (**numerikus válasz**) lineárisan növekszik a zsákmányállat egyedszámának növekedésével, halálozási rátája a q konstans, az aN kifejezést pedig a ragadozó **funkcionális válaszá**nak nevezik. Az (1) differenciálegyenlet-rendszerben megjelenő NP szorzat, egyszerűsített feltevésként, nyilvánvalóan a ragadozó, illetve zsákmányfaj egyedeinek időegység alatti véletlen találkozásaival arányos. (Ezen a ponton utalunk arra, hogy a modell eredetileg a kémiai reakciókinetikában merült fel.)

A (1) differenciálegyenlet-rendszer zsákmányra vonatkozó egyenletét **első** LV predációs egyenletnek, a (2) differenciálegyenlet-rendszer ragadozóra vonatkozó egyenletét **második** LV predációs egyenletnek nevezzük.

9.2.1.1 A Lotka–Volterra ragadozó–zsákmány modell grafikus megoldása

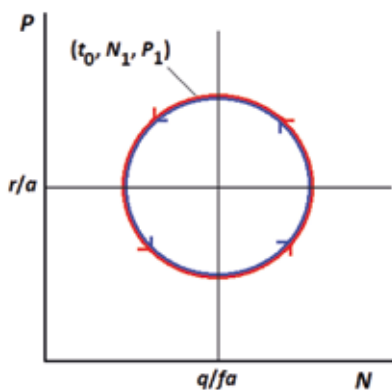
Vezessük be az N , illetve P változóra vonatkozó nullklína fogalmát: az N nullklína az (N, P) pozitív síknegyed azon pontjainak halmaza, mely pontokban $dN/dt = 0$. Hasonlóan, a P nullklína pontjaiban



9/3. ábra. A nyilak a nullklínákon, illetve az általuk határolt síknegyedekben (A, B, C, D) elhelyezkedő (N, P) lehetséges n -számú állapot közül háromnak az időbeni elmozdulási irányát mutatják. Jelölések: N a zsákmány egyedszáma (kék), P ragadozó egyedszám (piros).

definíció szerint $dp/dt = 0$. Ezek szerint az N nullklína pontjaiban esetünkben (lásd az (1)-es formulákat) $rN - aNP = 0$, azaz a $P = r/a$ pontokról van szó (egy félegyenesről a pozitív síknegyedben). A P nullklína pontjaiban pedig $\dot{N} = NP - qP$, vagyis $N = q/fa$.

A nullklínákat ábrázolva, a vízszintes tengellyel párhuzamos zsákmány nullklína r/a ragadozó értéknél metszi a függőleges tengelyt, míg a függőleges tengellyel párhuzamos ragadozó nullklína q/fa zsákmány értéknél a vízszintes tengelyt (9/3. ábra). A nullklínák négy, ún. **fázisnegyedre** osztják az (N, P) fázissíkot. Metszéspontjuk **fixpont**, egyben **stabilis pont**, innen csekély mértékben kitérve az (N, P) állapot tartósan nem változik. Az egyes fázisnegyedekbe rajzolt nyilak a ragadozó és zsákmány egyedszámváltozását mutatják t növekedésekor. Például a bal alsó fázisnegyedben az eredő vektor iránya a növekedő zsákmány- és a csökkenő ragadozópopulációra utal. A negyed „végén” a zsákmány egyedszáma még növekszik, a ragadozó egyedszáma pedig minimumon van. A következő negyed végén a zsákmány egyedszám-növekedése átvált csökkenésre, a ragadozóé viszont tovább növekszik. A teljesebb változást a 9/4. ábra mutatja. Ha valamely t_0 időpontban a ragadozó–zsákmány



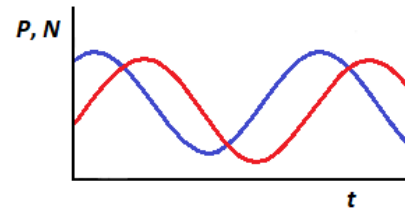
9/4. ábra. A 9/3. ábrán, a három állapot közül egyetlen esetnek (t_0, N_1, P_1) állapotban tartózkodó trajektóriája.

rendszer állapota (N_0, P_0) , akkor a rendszer által befutott pálya, az ún. trajektória az (N_0, P_0) ponton áthaladó zárt görbe. A mozgás időbeli trajektóriája (eltolt) szinuszoid görbéket eredményez (9/5. ábra), melyekkel a rendszer ún. **csatolt oszcilláció** során végtelen hosszú ideig ciklizál. Látható, hogy a ragadozópopuláció mérete $1/4$ -es fáziskéséssel követi a zsákmánypopulációt.

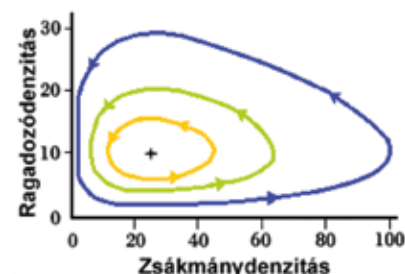
Realisztikusabb modellben a trajektóriák kissé szabálytalanabbak (9/6. ábra). Az előző pontban ismertetett differenciálegyenlet-rendszer megoldásfüggvénye (9.TA5) az N - P síkba vetítve egy ellipszoid alakú trajektóriát eredményez, amelyen az $(N(t), P(t))$ állapot a t idő előrehaladtával ciklikusan tovahalad (9/7. ábra). Az 9/6. ábrán az eltérő méretű ellipszoidok a fentieknek megfelelően eltérő kiindulási ragadozó és zsákmány egyedszám párhoz tartoznak. A megoldás-görbe tulajdonságainak tárgyalása bonyolult. Ehelyett elterjedt az N - P rendszernek a nullklínák elemzésén alapuló **kvalitatív vizsgálata** (9.TA4).

9.2.1.2 Késletetett denzitásfüggés

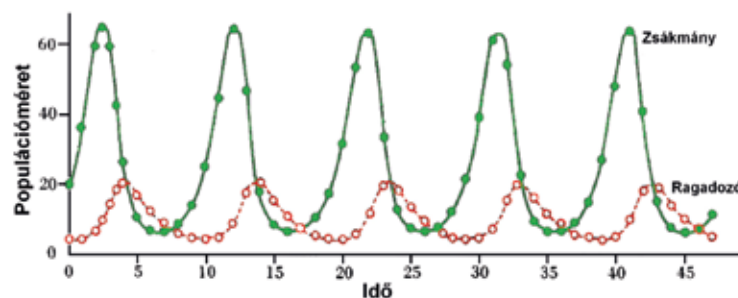
A kezdeti, még oly jelentős méretű zsákmánypopulációra a ragadozó növekedési válasza időt igényel. Ez diszkrét növekedésű populációk esetében legalább egy generációt, míg folyamatosan szaporodóknál rövidebb időszakot jelenthet. A **késletetett denzitásfüggésnek szabályozó hatása van**, és egyben ciklikus mozgást generál azáltal, hogy a populációméretet a „sok” és a „kevés” ragadozó, illetve zsákmány között oszcillálnak. A sok ragadozó állapotból a kevés elérése éppen úgy időt igényel, mint fordítva. Habár azok a **modellek**, amelyekben ez szerepel, nemcsak stabilabbak, hanem csillapodó oszcillációt is mutatnak, nem szükségszerű, hogy a csillapodás a természetben is megjelenjen.



9/5. ábra. A (N_i, P_i) trajektóriához tartozó $N(t)$ (kék vonal) és $P(t)$ (piros vonal) függvény.



9/6. ábra. A Lotka–Volterra predációs differenciálegyenlet-rendszer megoldása egy ellipszoidra hasonlító zárt görbét eredményez. A nyilak a ragadozó- és zsákmánypopuláció egyedszámának változását jelölik a főszövegben leírtak szerint. Az ábrán háromféle kezdeti állapothoz tartozó trajektória látható [Krebs (1985) nyomán módosítva].



9/7. ábra. Ragadozó- és zsákmánypopuláció egyedszámának időbeli változása [Krebs (1985) nyomán módosítva].

9.3 A REALISZTIKUS LOTKA–VOLTERRA RAGADOZÓ–ZSÁKMÁNY MODELL

A realisztikus stabilitási vizsgálatok alapja a különféle alakú nullklínák helyzetéből származó összefüggések értelmezése. Eddig két egyenes nullklínát ismertünk meg. Ezek az (1) és egyben a (2) differenciálegyenlet-rendszerekhez tartoznak. Ha a modellalkotás kiindulópontjaként nem egy differenciálegyenlet-rendszert, hanem egy nullklínapárost tekintünk, akkor különféle reális feltételeknek megfelelő nullklínapárost vehetünk alapul. A zsákmánypopulációban zajló intraspecifikus verseny következtében a zsákmány nullklína lehajolhat a vízszintes-tengely felé és a zsákmány környezeti eltartóképességénél (K) metszheti azt. Ekkor a módosult alakú nullklínát **realisztikus** zsákmány nullklínának nevezzük (9.TA5). Hasonló megfontolásokból a ragadozó nullklínája is realisztikusabb lehet, ha figyelembe vesszük, hogy nagyobb ragadozópopulációt csak nagyobb zsákmánypopuláció képes fenntartani, vagy a fajtársak közötti verseny miatt a ragadozópopuláció is denzitásfüggő. A realisztikus önkorlátozott ragadozó nullklínájának magyarázata a 9.TA5-ben, a **menedékes** zsákmány nullklínájánál elemzése pedig a 9.TA6-ban található.

A klasszikus LV-modellben kapott stabilis pont a realisztikus nullklínák alkalmazásakor jelentősen elmozdulhat, de így valóságosabb modelleket kaphatunk.

9.4 A ZSÁKMÁNYFAJOK POPULÁCIÓS CIKLUSAI: KIVÁLTÓ OKOK ÉS SZABÁLYOZÁS

A fejezet elején jeleztük, hogy sok ragadozó–zsákmány rendszerben bonyolultabb a szabályozás. Ilyen például az oroszlán–gnú (*Panthera leo–Connochaetes taurinus*) kapcsolat az afrikai Serengeti Nemzeti Parkban, amelyben nem az oroszlán, hanem a növényi táplálék elérhetősége a populációméretet szabályozó faktor (Fryxell és mtsai 2007). Ebben a fejezetrészen ellenben azzal a kérdéssel foglalkozunk, hogy **okozzák-e és szabályozzák-e a ragadozók a zsákmányfajok populációs ciklusait**, vagy ezek a periodikus jelenségek tőlük függetlenül következnek-e be? Van-e részük a ragadozóknak az oszcillációk kiváltásában és fenntartásában? Az elmúlt 50 évben heves viták jellemezték a témát és számtalan hipotézis született és vizsgálat történt a ciklusokat kiváltó okokról.

Populációs ciklusról akkor beszélünk, ha a populáció egyedszám-fluktuációjáról statisztikailag kimutatható, hogy periodikusan ismétlődnek. A zsákmányállat ciklusok rendkívül változatos hosszúságúak, előfordulásuk gyakran földrajzi helyekhez kötött és nem minden fajra vagy egy-egy faj minden populációjára terjednek ki. Észak-Amerika boreális területein és Szibéria egyes részein nyúl-fajok és predátoraik 8-11 éves, az arktikus tundrán, Fennoskandinávia északi részén és Szibéria más részein 3-5 éves ciklusokat mutatnak. A pockok

(Fennoskandináviában), a lemmingek (az arktikus területeken) és predátoraik 3-5 éves oszcillációkkal jellemezhetők. Köztes hosszúságú periódusok szintén előfordulnak. A ciklusok amplitúdója észak-dél irányban csökken, majd maga a ciklikusság is eltűnik. Berryman (1996a) szerint a ciklikus mozgás szükséges feltétele az, hogy a változók közül valamelyik (pl. a populációdensitás) dinamikáját **késleltetett negatív visszacsatolás** uralja. Általában kétféle negatív visszacsatolást különböztetnek meg: **elsőrendűt**, amely közvetlen, és **másodrendűt**, amely késleltetett denzitásfüggést jelez. Ez utóbbi lényeges a ciklusok szabályozásában.

A populációs ciklusok keletkezését általában két fő irányból magyarázzák (Berryman 1996b): (a) Külső erők, mint klimatikus hatások, napfolttevékenység stb., melyek nem korrelálnak a ciklusokkal, azonban a ciklusok nagyobb területeken való szinkronizációjában és fennmaradásában szerepet játszhatnak. (b) Azok a hatótényezők, melyek késleltetett negatív visszacsatolást tartalmaznak és biotikus hatásokra, elsősorban ragadozókra, parazitoidokra, kórokozókra vonatkoznak.



9/7. kép. Déli fenyőszű (*Dendroctonus frontalis*, Curculionidae)
© Wikipedia



9/8. kép. Szűfarkas (*Thanasimus dubius*, Cleridae)
© Gerald J. Lenhard, Louisiana State University, Bugwood.org

szűbogarakat ragadozó szűfarkas, *Thanasimus dubius* kizárásával (Turchin és mtsai 1999). A szűfarkas maximális hatását a zsákmánypopuláció csökkenésekor fejtette ki. Bár késleltetett denzitásfüggést számos faktor (anyai hatás, táplálék minősége vagy mennyiség, patogének és specialista ragadozók) is okozhat (melyek között az ún. idősoranalízis nem képes különbséget tenni), a kísérlet szerint a specialista ízeltlábú ragadozók okozták a késleltetettséget.

A fenyőkártevő (*Zeiraphera improbana*) tükrösmolyfaj az Alpokban 8-9 éves ciklusokkal rendelkezik, melyek során a populáció mérete



9/9. kép. Fenyőkártevő tükrösmolyfaj (*Zeiraphera improbana*, Tortricidae)
© tidcf.nrcan.gc.ca

tízezerszeresére növekedhet. A lepkefaj természetes elleneségei között 94 parazitoid faj és különféle patogének ismertek. A patogének (főként sejtmag polihedrozis vírusok) valószínűleg fokozzák a parazitoidok hatását. Feltételezik, hogy a lombzat minősége, amely a defoliálás (szó szerint a levelek eltávolítása, itt a lomblevelek jelentős részének károsítása) és újránövekedés után változik, szintén hatást gyakorol a ciklusra, azonban a ciklusok kialakulásért a természetes ellenségek, főleg a parazitoidok a felelősek (Berryman 1996b). A specialista parazitoidok okozzák a késleltetett denzitásfüggést, a generalisták az elsőrendű visszacsatolás előidézésében fontosak.

A ciklusokat mutató gerincesekre jóval több vizsgálat irányult, különösen sokat foglalkoztak a tundra és taiga biom kisemlőseivel [lemmingek (*Lemmus* genus fajai), pockok (*Microtus* genus fajai)] és madárfajaival [fajdok (*Lagopus* genus fajai)]. Az utóbbiak akkor válnak jelentőssé, amikor más fajok populációs ciklusa a mélyponton van. Ciklusokat



9/11. kép. Sarki hófajd (*Lagopus lagopus*, Phasianidae) nyári tollazattal
© 2005 Derek Ramsey

a ragadozók és a paraziták egyaránt kiválthatnak. A mechanizmusok részleteit tekintve megoszlanak a vélemények. Hanski és mtsai (1993, 2001) szerint a pockfajok ciklusait a specialista kisoragadozók, főként menyétfélék, generálják, a generalista ragadozók (róka és más emlősök, valamint ún. nomád, a táplálékukat követő ragadozó madárfajok) pedig stabilizálják a ciklusokat és „kisimitják” a populációdinamikát. A specialista ragadozók erősen függnek a zsákmány egyedszámától és késleltetett denzitásfüggést okoznak a rágcsálóknál. A pockok szaporodási rátája olyan magas, hogy a populációméretet még a specialista ragadozók sem lennének képesek csökkenteni, viszont egyéb tényezők (intraspecifikus verseny, szociális interakciók, mint pl. az utódok gyakori elpusztítása) és a generalista ragadozók lassítják a populáció növekedését. A nomád ragadozó madárfajok között, amelyek követik a kisemlőspopulációkat egy nagyobb területen, vannak specialisták is [pl. baglyok, mint az erdei fülesbagoly (*Asio otus*), réti fülesbagoly (*Asio flammeus*), karvalybagoly (*Surnia ulula*)]. Mindezt Korpimäki és Norrdahl (1998) megerősítette Nyugat-Finnországban végzett kísérletekben,



9/10. kép. Norvégiai lemming (*Lemmus lemmus*, Cricetidae)
© Lakkahillo

kimutatva, hogy a specialista táplálkozású európai menyét (*Mustela nivalis*) (III/4. kép) a pockokfélék mintegy 40%-át fogyasztotta el, előidézve ezzel a nyári populációk csökkenését.

A pockok- és lemmingfajok azonban lényegesen különböznek ökológiai igényeiket tekintve, mert míg az előbbieket levélfogyasztók (folivorok)

és tápnövényük viszonylag gyorsan regenerálódik és nem is vándorolnak, addig az utóbbiak főként mohákkal táplálkoznak, amelyek lassan növekednek és a lerágást követően csak hosszú idő alatt érik el korábbi állapotukat. Emiatt a lemmingek ciklusában destabilizáló időközök is vannak és valószínű, hogy a táplálékhiány a ciklus kiváltója (Turchin és mtsai 2000). Ugyanakkor a grönlandi



9/14. kép. Örvös lemming (*Dicrostonyx groenlandicus*, Cricetidae)
© Alesjif

örvös lemming (*Dicrostonyx groenlandicus*) 4 éves ciklusokat mutat, melyet a specialista ragadozójának, a menyétnek a populációs válasza egyéves késéssel követ és egyben a ciklus kiváltója és fenntartója, melyben a fluktuáció mértékét három további generalista ragadozó faj csökkenti. Gilg és mtsai (2003) nem találtak intraspecifikus denzitásfüggést a grönlandi lemmingnél. Lima és mtsai (2006) 15 rágcsálófaj 45 geográfiai területéről származó 61 idősorát vizsgálták. Következtetésük az volt, hogy az északi kisoragcsálók populációit elsősorban az intraspecifikus verseny és a generalista ragadozók közvetlen denzitásfüggő hatása szabályozzák és kevésbé egyértelmű, hogy a specialista ragadozók és a tápnövények késleltetett visszacsatolása milyen jelentőségű.

A kép meglehetősen változatos, összegezve azonban megállapíthatjuk, hogy a specialista ragadozók, mint ciklusgenerálók és késleltetett negatív visszacsatolást kiváltók, a generalisták pedig cikluskésleltetőként és amplitúdócsökkentőként közvetlenül vesznek részt a gradációra hajlamos fajok populációdinamikájának szabályozásában. Más munkák (pl. Godfray és Hassell 1989) kimutatják, hogy relatíve aszezonálisnak tartott trópusi területeken is vannak ciklusok és számos rovarkártevő ciklusát parazitoidok tartják fenn. Az afrikai ragadozók és herbivorok kapcsolatában az eddigi vizsgálatok azonban populációs ciklusokat nem tételeznek fel (Sinclair és mtsai 2003).

9.4.1 Laboratóriumi kísérletek

Az első ragadozó–zsákmány kísérleteket Gause végezte az 1930-as évek közepén egyszéjtű rendszerekben (*Didinium-Paramecium*, *Paramecium-Saccharomyces*, *Paramecium-Schizosaccharomyces*).



9/13. kép. Karvalybagoly (*Surnia ulula*, Strigidae)
© Krun



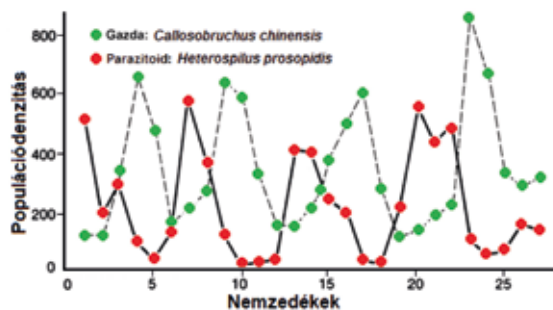
9/12. kép. Réti fülesbagoly (*Asio flammeus*, Strigidae)
Fotó: Nyúl Nóra



9/15. kép. Tehénborsózsizsik (*Callosobruchus chinensis*, Chrysomelidae)
© zhibao.yuanlin.com

Ezek adatai szolgáltatták az alapokat Rosenzweig és MacArthur (1963), valamint Rosenzweig (1977) nullklína-vizsgálataihoz. A ragadozó–zsákmány kapcsolattal analóg parazitoid–gazda kapcsolat esetében a japán Utidának (1957) sikerült hosszabb ideig fennálló csatolt oszcillációt létrehozni a tehénborsózsizsik (*Callosobruchus chinensis*) és hártványasszárnyú parazitoidja (*Heterospilus prosopidis*), egy a Braconidae családba tartozó gyilkosfűrőkészfaj (III/5. kép) között. Amennyiben laboratóriumi

rendszerben a zsizsik lárvái rendszeresen friss táplálékot kaptak, a gazda–parazitoid rendszer 25 generáción keresztül fennmaradt (9/8. ábra). A kialakult kapcsolat a **menedékes nullklína** mechanizmusát mutatta (9.TA6), mert a nem 100%-os parazitáltság (prevalencia, 11.1), valamint az a tény, hogy a parazitoidok adott hosszúságú tojócsove nem minden esetben volt képes elérni a magvakban eltérő mélységekben táplálkozó lárvákat, lehetővé tette a zsizsikpopuláció egy részének kifejlődését és egy újabb nemzedék megjelenését.



9/8. ábra. Utida laboratóriumi kísérlete egy parazitoid–gazda rendszerrel. A táplálék frissítése lehetőséget adott újabb gazdanemzedékek kifejlődésére, ami lehetővé tette a rendszer fennmaradását [Utida (1957) nyomán módosítva].

9.4.2 Természetben végzett kísérletek

A természetes körülmények között végzett kísérletek főként **biológiai védekezési** programok részei voltak (29. fejezet). Ezek során valamilyen behurcolt gyomnövényfaj vagy kártevő állatfaj visszaszorítására, esetleg kipszttítására tettek kísérletet természetes ellenségeik felhasználásával. Kezdetben a betelepített, idegenhonos természetes ellenségek is problémákat okoztak, mert őshonos hasznos szervezeteket is pusztítottak. Erre példa a Magyarországra is behurcolt harlekin katicabogár



9/16. kép. Harlekin katica (*Harmonia axyridis*, Coccinellidae)
Fotó: Csóka György

(*Harmonia axyridis*), amely nemcsak levéltetveket, hanem az azokat gyérítő hétpettyes katicabogár (*Coccinella septempunctata*) fejlődési alakjait is elpusztítja (29.TA3). Manapság a biológiai védekezési projekteket rendkívüli elővigyázatosság és több éves elővizsgálatok jellemzik. Érthető módon a cél a minél gyorsabb siker elérése, melyet csak egy nagy hatékonyságú, specifikus ragadozó/herbivor/patogén képes biztosítani, főként akkor, ha saját természetes ellenségei nélkül kerül felhasználásra!

Annak ellenére, hogy a leírt körülményeket a XIX. század végén és a XX. század elején még meglehetősen szabadon kezelték, több sikeres védekezést ismerünk, melyek inkább a szerencsés fajválasztásnak tulajdoníthatók.



9/18. kép. Kaktuszmoly (*Cactoblastis cactorum*, Pyralidae) lárvák
© www.rbgsyd.nsw.gov.au

Az Ausztráliába behurcolt fügekaktuszfajokat (*Opuntia stricta* és *Opuntia inermis*) nem a kaktuszok őshazájából származó, hanem egy másutt (Brazíliában) gyűjtött lepkefajjal (*Cactoblastis cactorum*) sikerült megfékezni. Az 1925-ben kibocsátott rovar néhány év alatt a hatalmas területeken terjedt el és a magas kaktuszdenzitást (egy kaktusz/m²) elhanyagolható szintűre csökkentette. Caughley és Lawton (1981) rekonstruálta a populációméretet valószínű változását (9/9. ábra). A későbbi részletes vizsgálatok (Myers és mtsai 1981, Taylor 1990 és mások) a korabeli leírásokhoz képest egy jóval bonyolultabb képet rajzoltak ki. A lepkefaj hatékonysága a csoportos magatartásnak (tojásrakás és

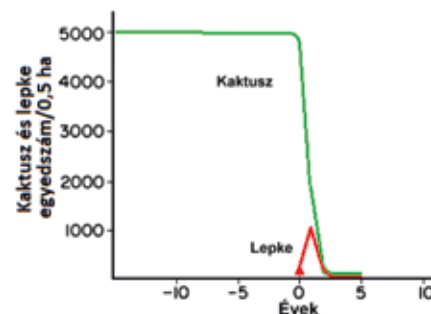
lárvák együtt maradása a fejlődés során) és egy növénypatogén baktériumfaj közreműködésének tulajdonítható. Az utóbbi a lepkelárvák által rágott sebeket keresztül jut a növénybe. Az egész rendszerben a környezeti heterogenitás jelentős szerepet játszott (9.TA6 és 9.TA7, valamint 9.TA2). Lényege tehát, hogy a lokálisan lerágott kaktusz újra hajt (regenerálódik), ami foltos



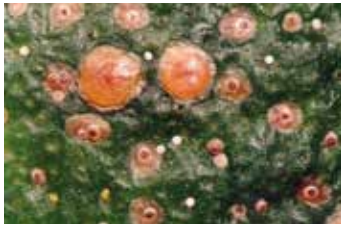
9/17. kép. Egy fügekaktuszfaj (*Opuntia stricta*, Cactaceae)
© commons.wikimedia.org

csak egy nagy hatékonyságú, specifikus ragadozó/herbivor/patogén képes biztosítani, főként akkor, ha saját természetes ellenségei nélkül kerül felhasználásra!

területen terjedt el és a magas kaktuszdenzitást (egy kaktusz/m²) elhanyagolható szintűre csökkentette. Caughley és Lawton (1981) rekonstruálta a populációméretet valószínű változását (9/9. ábra). A későbbi részletes vizsgálatok (Myers és mtsai 1981, Taylor 1990 és mások) a korabeli leírásokhoz képest egy jóval bonyolultabb képet rajzoltak ki. A lepkefaj hatékonysága a csoportos magatartásnak (tojásrakás és



9/9. ábra. A fügekaktusz–kaktusz moly kölcsönhatás rekonstruált denzitásváltozása időben. A „negatív” évek a lepke kibocsátása (a 0. év) előtti, a „pozitív” a kibocsátás utáni időszakot jelzik. A lepkehernyók kaktuszfogyasztásának eredményeként 2-3 év alatt az eredeti 1 egyed/m²-ről mintegy 0-1 egyed/5000 m² –re csökkent a kaktuszdenzitás [Begon és mtsai (1990) nyomán módosítva].



9/19. kép. Kaliforniai pajzstetű (*Aonidiella aurantii*, Diaspididae) mandarinon
© www.bugsforbugs.com.au

előfordulást eredményez. A foltok túlterhelése (túl sok tojáscsomó és lárva) miatt gyakori a herbivorpopuláció összeomlása is. A lokális kipusztulás és más foltokból való újrakolonizáció az alacsony egyedszámok esetén is biztosítja a fennmaradást, vagyis kaotikus populációdinamikai folyamatban valósul meg (7.TA3).

Egyes esetekben markánsan jelentkeznek az időbeli késleltetés

stabilizáló hatása. A citromféléket károsító kaliforniai pajzstetű (*Aonidiella aurantii*) és egy parazitoid fémfürkészfaj (*Aphytis melinus*) kapcsolata a résztvevők fejlődési sebességének különbsége miatt, alacsony populációméret mellett is stabilitáshoz vezet. Ennek háttérben a parazitoidnak a gazdánál jelentősen gyorsabb (kétszeres) fejlődési sebessége, valamint egy nem parazitálható, hosszabb életű fejlődési alak (a pajzstetű imágója) jelenléte áll. Az imágók hosszabb időn át képesek tojásokat rakni, a lárvák egyedszámát viszont a parazitoid tartja alacsony szinten, mert ezekben szaporodik (Murdoch és mtsai 2005).



9/20. kép. *Aphytis melinus* (Hymenoptera, Aphelinidae) parazitoid kaliforniai pajzstetvet parazitál
© UC Statewide IPM Project
2000 Regents, University of California

9.4.3 A kanadai hiúz–hócipős nyúl kapcsolat

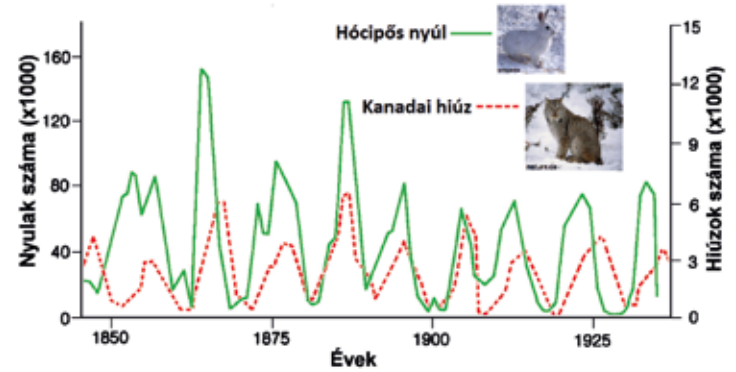
A leghosszabb időtartamú megfigyeléses adatsorok és a legnagyobb ráfordítással végzett nagyléptékű kísérletek alapján az egyik legalaposabban ismert kölcsönhatás a kanadai hiúz (*Lynx canadensis*) és a hócipős nyúl (*Lepus americanus*) kapcsolata.



9/21. kép. Kanadai hiúz (*Lynx canadensis*, Felidae)
© Denali National Park and Preserve



9/22. kép. Hócipős nyúl (*Lepus americanus*, Leporidae)
© D. Gordon E. Robertson



9/10. ábra. A kanadai hiúz–hócipős nyúl ciklusainak változása 100 év alatt Kanadában, a kereskedelmi célú prémbegyűjtések adatai alapján. Az ábrán a két populáció csúcsai között 2-3 éves eltolódást is megfigyelhetünk [Howe és Westley (1988) nyomán módosítva].

A kanadai hiúz és hócipős nyúl Kanada északi területein 9-11 éves ciklusokban mutatnak populációs csúcsokat és mélypontokat (9/10. ábra). A majdnem 100 éves adatsor, mely a kereskedők által felvásárolt hiúz- és nyúlprémek nyilvántartásán alapult, a két faj közötti szoros kapcsolatra utalt. A ciklikus populációmozgás mechanizmusának megértésére már az 1970-es évektől több, főként megfigyelésen és kisebb részben kísérleten alapuló analízis született.

Az egyik uralkodó nézetté vált eredmény szerint (Keith 1983, Keith és mtsai 1984) a kanadai hiúz és a hócipős nyúl kapcsolata az ún. **követő** (szekvenciális) **ragadozó–zsákmány modellel** írható le. Az élőhely mozaikos jellege, a táplálék nyári és téli elérhetősége, a táplálékfogyasztás mértéke, a predáció elleni védelem, a vegetáció változásai, a hócipős nyúl szétterjedési magatartása, mozgáskörzete és demográfiai analízise alapján arra a következtetésre jutottak, hogy a ragadozó(k), elsősorban a hiúz (eltérően az ismertetett differenciálegyenlet-rendszerre épülő modelltől), csak részben vagy egyáltalán nem szabályozza a hócipős nyúl populációdinamikáját, hanem inkább követi annak változásait. Amikor a nyúl-ciklus a lefelé haladó ágban van, akkor a táplálék csökkenése következtében a hiúzpopuláció is csökkenő tendenciát mutat, bár alternatív zsákmányt (a vizsgált területen fajtát) fogyaszt. A hócipős nyúl populációciklusa külső hatások eredménye, mely mögött tápláléka (elsősorban nyír- és fűfajok) minőségének megváltozása áll, éppen a nyúl-rágás következtében, azonban a táplálékhiány is gyakori. A megrágott növényben indukált válasz (15. fejezet) keletkezik (polifenolok halmozódnak fel), amicsökkenti a növény további fogyaszthatóságát. A táplálékhiány és a vele járó általános kondíciórólás a nyúl szaporodási sikerét csökkentette. Az időkésés – 2,5 év, amellyel a nyúl visszajut a populációs ciklus felső részére –, is a táplálékával kapcsolatos, mert a kisebb rágási intenzitás csökkenti a növények védekezését (az indukált válasz lecseng). Ez az időkésés pontosan egyezik a 10-éves ciklus 1/4-ével. Tehát a nyulak tápláléka bizonyult a hiúz–nyúl ciklusokat meghatározó legfontosabb tényezőnek.

A fenti egyszerű modell azonban több tudós számára nem volt meggyőző, ezért Kanada Yukon közigazgatási területén már 1976 óta, két majdnem teljes ciklus időtartama alatt, Krebs és munkatársai (1995) kísérleti úton tisztázták a résztvevő legfontosabb fajok szerepét a ciklusok kiváltásában. Több, 1 km²-es területen táplálék adásával és a hiúzok kizárásával (elektromos kerítés segítségével) és telemetriás vizsgálatokkal

bizonyították, hogy a specialista ragadozó aktívan befolyásolja a nyúlpopuláció ciklusának kialakulását, melyben azonban más ragadozók is közreműködnek. Az eredményeik nem támogatták a korábbi, csak a két fajra vonatkozó követő modellt, hanem **a táplálék és ragadozó együttes és egyidejű hatását** bizonyították, vagyis a folyamat három trofikus szintet érintett, ezek a növény, a herbivor (nyúl) és a ragadozó (hiúz) (19.5, 9.TA10).

9.TA1 A HÁNYADOS ALAPÚ RAGADOZÓ–ZSÁKMÁNY MODELLEK

Azokat a modelleket, amelyekben a ragadozó és zsákmány kölcsönhatásának mértékeként az egy egyedre eső (*per capita*) hatást vesszük figyelembe (P/N vagy N/P), **hányados alapúnak** nevezzük. A hányados alapú ragadozó–zsákmány modell hosszú idő óta jelen van a kapcsolat leírásában (Leslie 1948). Az azóta eltelt idő alatt több vita zajlott a jelentőségéről és mára egyre szaporodnak azon munkák, melyek alkalmazzák ezt a modellt (Mills és Lacan 2004, Aly és mtsai 2011, Banerjee és Petrovskii 2011 és mások). Magyar kutatók a BME Matematika Intézet, Differenciálegyenletek Tanszékéről is hozzájárultak a hányados alapú modell egyes speciális kérdéseinek megoldásához (Farkas 1984, Kiss 2009).

A hányados alapú modell nem pusztán azt jelenti, hogy a ragadozó és zsákmány számaránya *per capita* alapon kerül meghatározásra, ami automatikusan magában foglalja azt a feltételezést, hogy a ragadozók versenyeznek a táplálékért, hanem közvetlen hatása van a **nullklínák alakjára és helyzetére** is, amely a szorzat alapú modell esetében csak megfelelő módosításokkal érhető el. Berryman (1992) azonban elsősorban azt emeli ki, hogy a hányados alapú modell képes megoldani azokat a paradoxonokat, amelyeket a szorzat alapú nem. Ezek az **„eltartó képesség növelése”** (Rosenzweig 1971) és a **„biológiai védekezés”** paradoxonok. Az elsőre nézve a klasszikus LV-modell azt állítja, hogy ha a zsákmány eltartó képességet növeljük, akkor csak a ragadozópopuláció mérete fog növekedni és ez instabilitást eredményez (9.TA6.5). A másodikban rejő ellentmondás pedig az, hogy nem lehetséges egyszerre alacsony és stabilis zsákmány egyensúlyi egyedszámot elérni. A legsúlyosabb kritika az LV-moddellel szemben a nem azonos **időléptéken** zajló eseményeket illeti. Az LV-modell feltételezi, hogy ragadozó denzitásának nincs közvetlen hatása a predációra. Feltételezi továbbá, hogy a ragadozópopuláció változásának mértéke a predáció adott szintjétől függ, ami viszont csak a zsákmány aktuális denzitásának függvénye. Vagyis a ragadozódenzitás hatása a zsákmány populációdinamikáján keresztül érvényesül. Ez azonban csak akkor lehet igaz, ha valamennyi változás ugyanazon az időléptéken történik. Amíg a ragadozás pillanatnyi esemény, a ragadozó numerikus válasza (9.2.1) több időt vesz igénybe és a kettő nincs összhangban (McCarthy és mtsai 1995). Ezt a problémát az időléptéknek a reprodukciós időhosszra való módosításával igyekeznek megoldani (Arditi és

Ginzburg 1989, Akçakaya 1992). Például ha a hiúz–nyúl kapcsolatban kisebb időléptékben (pl. egy nap alatt) vizsgáljuk az elfogyasztott nyulak számát, akkor ez esetleg nincs összefüggésben a hiúzok számával. A hányados alapú modell viszont az előbbi *per capita* alapon méri.

A klasszikus modellekben a ragadozó fogyasztási rátája csak a zsákmánydenzitástól függ, mert azzal a feltételezéssel élnek, hogy az előbbinek nincs hatása a *per capita* fogyasztási rátára, ui. nem feltételeznek **interakciót a ragadozók között**. Holott erre számtalan megfigyelés van, és nevezetesen emiatt a fogyasztás csökken a ragadozók számának növekedésével. Ezt a problémát éppen a *per capita* fogyasztás (N/P) oldja meg (Ginzburg és Akçakaya 1992).

Kezdetben a hányados alapú modellt a szorzatos modell egy alesetének tekintették, mára azonban konszenzus látszik kialakulni, hogy a két modell egyfajta modellspektrum két végén található. Közbülső változat lehet például az, amikor a funkcionális válasz mindkét résztvevő egyedszámától függ és P értéke N -től függetlenül változik. A funkcionális válaszok függvény formában megadva: $a(N) \leftarrow a(N,P) \rightarrow a(N/P)$. Az első reláció a csak zsákmány alapú (szorzatos), a második a közbülső (ragadozó alapú) és a harmadik a hányados alapú modell. Az első modell alacsony ragadozó-egyedszám esetén érvényesül, ha azonban a ragadozó egyedszáma növekedik, akkor a második, majd a hányados alapú modell alkalmazható. A növekedő ragadozódenzitás interferenciát okoz, és emiatt nevezi Arditi és Ginzburg (2012) mindhárom modellt összefoglalóan **fokozatos interferencia modellnek**.

9.TA2 EGY HÁNYADOS ALAPÚ RAGADOZÓ–ZSÁKMÁNY MODELL MATEMATIKAI HÁTTERE

Az LV-modell helyett különféle megfontolások alapján a megfelelő differenciálegyenlet-rendszer most a következő (az egyenletek számozása a főszovegből itt folytatódik):

$$\begin{aligned} \frac{dN}{dt} &= r \left(1 - \frac{N}{K} \right) - aNP \\ \frac{dP}{dt} &= fa \frac{N}{P} - qP \end{aligned} \quad (3)$$

Figyeljük meg, hogy az első egyenlet is különbözik a (9.2.1) (1) egyenletrendszer megfelelő egyenletétől.

A differenciálegyenlet-rendszer nullklínáit a két egyenlet jobb oldalának 0-vá tételével kaphatjuk meg.

N nullklína az első egyenletből:

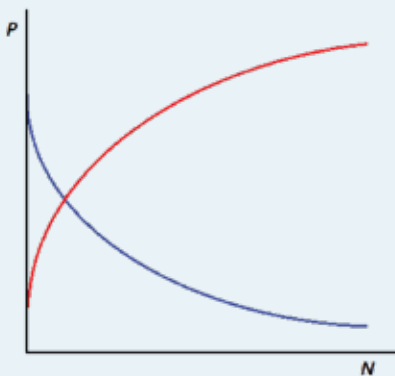
$$P = -\frac{r}{aK} + \frac{r}{a} \frac{1}{N} \quad (N < K) \quad (4)$$

P nullklína a második egyenletből:

$$P = \sqrt{fa/q} \cdot \sqrt{N} \quad (5)$$

A két nullklína az (N, P) fázisírában két görbe vonal (9.TA2/1. ábra). A nullklínák metszéspontjában a P és N szerinti derivált egyaránt 0.

A (3) modell homogén környezetet feltételez, melyben a résztvevők egyforma valószínűséggel jutnak forráshoz. A valóságban a **környezet heterogén** és ekkor a hányados alapú modell kedvezőbben viselkedik. Ez a fajok térbeli viselkedésének köszönhető, mint például az eloszlás megváltozásának, ha a zsákmánynak menedék áll rendelkezésre. A szorzatos és a hányados alapú modell jelentősen eltérő jóslásokat ad a fogyasztói szintek abundanciájára nézve, amennyiben azt a primer produkció változása szempontjából nézzük (Akçakaya és mtsai 1995). A hányados alapú modell monoton növekedésre vezet a táplálkozási hálózat szintjein, vagyis a **primer produkció hatása** egyenletesen érvényesül a fogyasztói szinteken, és ez alapvetően eltér a szorzat alapútól, ahol a változás minden szinten más lehet, és emellett még stabilitási problémákat is érint. Egyelőre azonban a kísérletes adatok ehhez hiányoznak.



9.TA2/1. ábra. A hányados alapú modell nullklínáinak grafikonja. A zsákmány nullklínát (kék színű vonal) a (4) formula, a ragadozó nullklínát (piros színű vonal) a (5) formula adja. Magyarázat a szövegben.

9.TA3 EGY SZABADFÖLDI RAGADOZÓ–ZSÁKMÁNY KAPCSOLAT HÁNYADOS ALAPÚ MODELLEZÉSE

Az Isle Royal Nemzeti Park a Felső-tó (USA) területén található 544 km²-es sziget, amelyen természetes körülmények között vizsgálták azt, hogy egy ragadozó–zsákmány [szürke farkas (*Canis lupus*) és jávorszarvas (*Alces alces*)] kapcsolat melyik modellel írható le legjobban (Vucetich és mtsai 2002). A szigeti populációk nincsenek kapcsolatban a szárazföldiekkel. Ezt a ragadozó–zsákmány kapcsolatot azért is tekinthetjük eleminek, mert a farkasok táplálékának

több, mint >90%-át a jávorszarvasok teszik ki, és a jávorszarvasoknak nincs más komoly ragadozója. Mindkét populáció méretét évenként (31 éven keresztül), a téli időszakban felvételezték és 2-5 farkas farka állandó jelenlétét mutatták ki. A farkák vadászatai alkalmával meghatározták az egy farkasra eső elejtett szarvasok számát. Háromféle modellt teszteltek az adatsorokkal: csak a zsákmány egyszámán, csak a ragadozó egyszámán, valamint a kettő arányán alapuló modellt. Az eredmények (9.TA3/1. ábra) szerint a hányados alapú modell közelítette legjobban a populációdensitások változását, viszont a ragadozó alapú modell a zsákmányelfogási ráta variációját jobban magyarázta, mint a zsákmány vagy a hányados alapú modell. Egyik modell sem adott kielégítő leírást az adatokra, ezért mindegyik modellt érdemes alkalmazni. Egy másik vizsgálat ugyanezzel a ragadozó–zsákmány rendszerrel összefüggésben kimutatta, hogy a nagytestű ragadozók és zsákmányaik viszonyában is előfordul ciklikusság (Post és mtsai 2002). Ez a megállapítás azért érdekes, mert a korábbi elképzelések szerint a ciklikusság csak a kisméretű populációk sajátossága.



9.TA3/1. ábra. Három ragadozó–zsákmány modell eredményei az Isle Royal Nemzeti Park (USA) szürke farkas (*Canis lupus*) és jávorszarvas (*Alces alces*) populációk kapcsolatáról. Az (a) alábra a zsákmány-alapú, a (b) a hányados-alapú és a (c) a ragadozó-alapú modell alapján számolt havi jávorszarvas-fogyasztás (farkasonként). A körök és a narancssárga pontok két időszak felméréseit jelentik, amelyeket az analízisben egyesítettek. A szigeten változó számú, 2-5 farkas farka fordult elő [Vucetich és mtsai (2002) nyomán módosítva].

9.TA4 A RAGADOZÓ–ZSÁKMÁNY KAPCSOLAT: A LOTKA–VOLTERRA-MODELL KVALITATÍV ELEMZÉSE

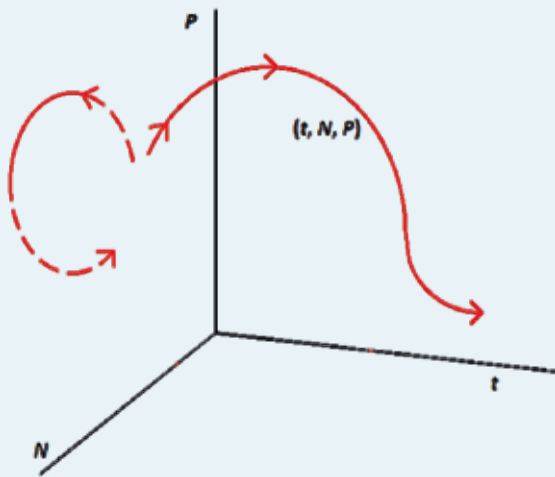
A 9.2.1 pontban foglalkoztunk az LV-modellel. Itt a modell matematikai elemzésének precízebb leírását adjuk. Az LV-modell az (1) vagy a vele ekvivalens (2), ún. közös differenciálegyenlet-rendszer segítségével írja le a ragadozó–zsákmány kapcsolat populációinak időbeni egyszám-változásait. A differenciálegyenlet-rendszer **megoldásfüggvényén** olyan $(N(t), P(t))$ vektorértékű

(idő)függvényt értünk, melyre nézve a $\frac{dN(t)}{dt}$ idő szerinti derivált

$rN(t) - aN(t)P(t)$ -vel, a $\frac{dP(t)}{dt}$ derivált pedig $fN(t)P(t) - qP(t)$ -vel egyenlő.

Ha még azt is előírjuk, hogy valamely konkrét t_0 időpontban konkrét (N_0, P_0) értékpárra fennálljon $N(t_0) = N_0$ és $P(t_0) = P_0$, akkor a differenciálegyenlet rendszert utóbbi feltétellel kiegészítve **kezdeti érték feladatról**, illetve annak megoldásáról beszélünk. A kezdeti érték feladat egzakt megoldásának kérdésével nem foglalkozunk, csupán ún. **kvalitatív vizsgálatot** végzünk.

A kezdeti érték feladat **megoldásfüggvényének** grafikonja az előző definícióinknak megfelelően a térbeli (t, N, P) koordináta-rendszerben a kezdeti érték feladat megoldásának megfelelő, a (t_0, N_0, P_0) ponton áthaladó bizonyos **térgörbe** (9.TA4/1. ábra). Az $(N(t), P(t), t)$ megoldásfüggvény grafikonjának az (N, P) síkra való vetülete a **trajektória**.



9.TA4/1. ábra. Egy ragadozó és zsákmány egyedszámra vonatkozó differenciálegyenlet-rendszer térbeli megoldásgörbéje az $N > 0, P > 0, t > 0$ térsíkjában és trajektóriája (szaggatott vonal) az $N > 0, P > 0$ síknegyedben, t az idő.

Vegyük észre, hogy a (1) differenciálegyenlet-rendszer (9.2.1) jobb oldalán, így a megoldásban sem szerepel explicite a t idő, azaz ún. **autonóm differenciálegyenlet rendszerről** van szó. Könnyen meggondolható, hogy ekkor a trajektória önmagát nem metszheti, azaz ha egy kisebb t érték melletti pontján áthaladva szükségképpen visszatér a trajektória t előbbi ívszakaszába. Ilyen esetben a trajektória kellően nagy t értékekre már „aszimptotikusan zárt” görbe, az $N(t)$ és $P(t)$ függvények pedig periodikusak.

A (1) differenciálegyenlet rendszer megoldásfüggvényének számos tulajdonságát nyomon követhetjük a trajektória azon $(N(t), P(t))$ pontjainak megkeresésével, melyekben N -nek, illetve P -nek az idő szerinti deriváltja valamely előírt érték (pl. 0). Speciálisan az (N, P) fázissík azon pontjainak halmazát, mely pontokban a $dN(t)/dt$ derivált 0, **N nullklínának** nevezzük (9.2.2.1). Hasonlóan, a $dP(t)/dt = 0$ egyenletet kielégítő pontok halmazát **P nullklínának** nevezzük (9/3. ábra).

A két nullklína az (N, P) **fázissíkban** vízszintes, illetve függőleges félegyenes (9.2.1.1). A két nullklína metszéspontjában

a P és N szerinti derivált egyaránt 0. Ez a pont tehát a rendszer (egyetlen) **fixpontja**. Ha a fixpontban tartózkodó rendszer kis kitérést követően visszatér a fixpontba, akkor lokálisan aszimptotikusan **stabil** fixpontról beszélünk, ellenkező esetben a metszéspont **instabil**. Megállapíthatjuk, hogy az N nullklína és a trajektória két metszéspontjában utóbbinak az érintője az N tengellyel párhuzamos, a P nullklína és a trajektória két metszéspontjában pedig a trajektória érintője a P tengellyel párhuzamos, lásd a 9/4. ábrán.

Könnyen belátható továbbá a (1) differenciálegyenletek jobboldalainak N , illetve P szerinti deriválásával, hogy a fázissíknak a nullklínák által kijelölt A, B, C és D síknegyedben valamely $(N(t), P(t))$ állapotnak t kis növekedésével járó elmozdulását az ábrán berajzolt kis nyilakkal jellemezhetjük (9/3. ábra, ezen azonban csak három állapotot közlünk). Ez sokat segíthet akkor, ha tájékozódni kívánunk a modell alapvető viselkedéséről.

A (1) differenciálegyenlet-rendszer esetében a trajektória t növekedtével egy deformált **ellipszoid** (9/6. ábra). Minthogy az (N, P) pont a trajektórián ciklikusan végighalad (vö. a fentebb mondottakkal), mind az $N(t)$ függvény, mind a $P(t)$ függvény, illetve függvénygrafikon t -nek periodikus függvénye, és a grafikonok egymáshoz képest eltolódott szinuszoid görbék (9/5. ábra). A görbék ezen **időeltolódása** vagy **fáziskésése** nem tévesztendő össze más modellekben előforduló **időkésleltetéssel**, mely esetben a modellben például $N(t)$ mellett nem $P(t)$, hanem valamely $P(t+t_1)$ szerepel. Ekkor beszélünk t_1 -gyel való késleltetésről. Ami a periodikus $N(t)$ és $P(t)$ grafikonok illeti, oszcillációik láthatóan **csatolt oszcillációk**. Mindezeknek nyilvánvaló populációdinamikai következményei vannak.

9.TA5 REALISZTIKUS RAGADOZÓ ÉS ZSÁKMÁNY NULLKLÍNÁK

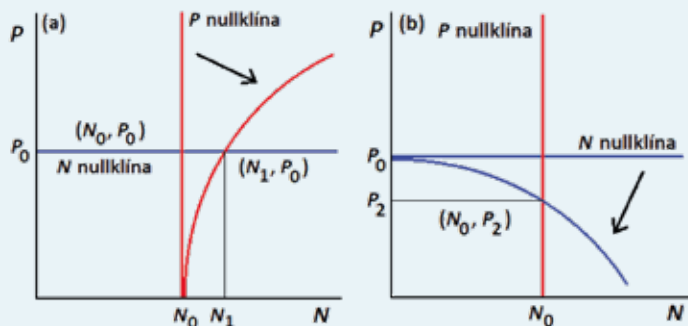
Ha a ragadozó-, illetve a zsákmány populáció méretének időbeni változásait a tapasztalat oldaláról közelítjük meg, akkor az LV-modell esetében feltételezettéltől eltérő feltételekkel kell számolni. A biológiai realitást figyelembe vevő különféle modellváltozatok bevezetése a differenciálegyenlet-rendszer megváltozásával, illetve a nullklínák, valamint a trajektóriák alakjának megváltozásával jár.

Tegyük a (1) differenciálegyenlet rendszer (9.2.1) jobboldalát általánosabbá azáltal, hogy a két jobboldalra N és P változójú általánosabb f , illetve g függvényt írunk:

$$dN/dt = f(N, P), \quad dP/dt = g(N, P).$$

Ezáltal további ragadozó–zsákmány modelleket fejezhetünk ki. A módosított jobboldalnak megfelelően a ragadozó és a zsákmány nullklínák is módosulnak, a félegyeneseket általános görbeszakaszok helyettesíthetik.

A következményt két olyan egyszerű eseten keresztül világhatjuk meg, ahol a nullklínáknak csak az egyike hajlik el. E két eset módosításaként és kombinációjaként állhat elő olyan



9.TA5/1. ábra. A ragadozó P nullklína (a) és a zsákmány N nullklína (b) elhajlása.

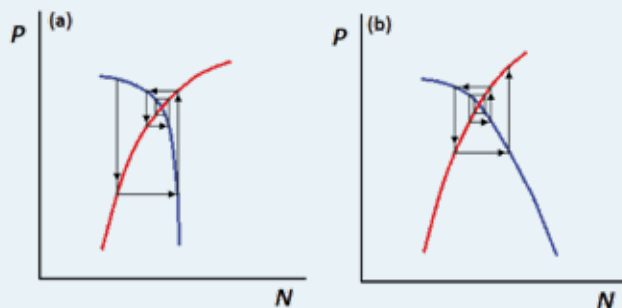
eset, ahol mindkét nullklína elhajlik és az így adódó egymást metsző görbeszakaszok metszéspontjának mint stabilitási pontnak a környezetében kell vizsgáldni.

Tekintsük először azt az esetet, amikor csupán a ragadozó nullklínája (P nullklína) hajlik el (9.TA5/1a. ábra). Ekkor az új egyensúlyi pont változatlan P_0 egyedszám mellett nagyobb zsákmányegyedszám (N_1) mellett valósul meg. A háttérben például az állhat, hogy a predátorpopulációban felerősödő intraspecifikus verseny következtében egyre több zsákmány szükséges a predátorpopuláció fenntartásához.

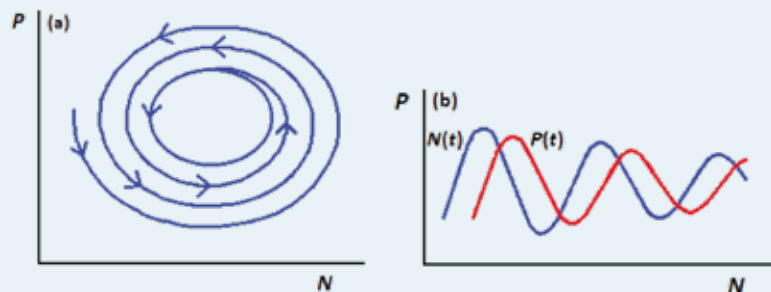
A másik alapesetet az lehet, amikor feltételezeten változatlan predátor nullklína mellett a zsákmány nullklína például lefelé hajlik (9.TA5/1b. ábra). Az ábráról leolvashatóan most kisebb P_2 egyedszám mellett és változatlan (N_0) zsákmányegyedszám mellett áll fenn a stabilitás (bizonyos értelemben az előbbi eset fordítottjáról van szó).

A fenti két alapesetnek megfelelően az ún. **reális modellváltozatok**, egyben görbült nullklínák esetében is vizsgálható a rendszer viselkedése. Ami egy fixponthoz közeli (N, P) állapot időbeni változását illeti, segítségünkre lehet a „cobwebbing” módszer (9.TA14). Ennek segítségével vázolhatjuk, hogy a fixponthoz konvergáló vagy attól divergáló trajektóriáról van-e szó (9.TA5/2. ábra).

A görbeszakaszok egy vagy több metszéspontja, ha létezik, akkor értelemszerűen a rendszer fixpontja(i). Amennyiben a rendszer viselkedését – mint nagyon gyakran – a fixpont környezetében kívánjuk elemezni, akkor ott az általánosabb N -nullklínának, illetve a P -nullklínának megfelelő görbeszakaszok mintegy helyettesíthetők egyenes szakaszokkal (9.TA5/2. ábra).



9.TA5/2. ábra. Görbült nullklínák metszéspontja, mint fixpont körüli oszcilláló konvergáló (a) és oszcilláló divergáló (b) állapotváltozások.



9.TA5/3. ábra. (a) Az általánosabb esetben előforduló határciklushoz közelítő trajektória és (b) a $P(t)$ (piros színű vonal) és $N(t)$ (kék színű vonal) grafikonok megfelelő alakja.

Előfordulhat, hogy a trajektória ciklusról ciklusra egyre közelebb halad el egy, a fixpont körüli zárt görbéhez, az ún. **határciklushoz** (9.TA5/3a. ábra). Ekkor, vagyis a határciklusban a trajektória határesetként csökkenő egyedszám-amplitúdók mellett stabilizálódik. Hasonlóan képzelendő el a trajektória növekvő egyedszám-amplitúdók melletti divergenciája (9.TA5/3b. ábra), illetve határciklusbeli konvergenciája.

Határciklushoz való konvergencia az általánosabb modell esetében úgy is kialakulhat, hogy az egyensúlyi viselkedésből kilendült rendszer – az eredeti LV-modelltől eltérően – fokozatosan visszatér egyensúlyi állapotába.

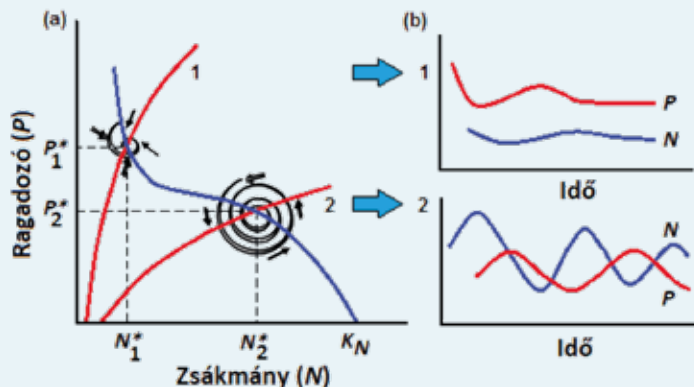
9.TA6 MILYEN KÖRÜLMÉNYEK SEGÍTIK ELŐ A POPULÁCIÓDINAMIKAI STABILITÁST ÉS A FLUKTUÁCIÓK CSÖKKENÉSÉT?

9.TA6.1 Menedékes zsákmány modell

Bizonyos **menedékekben** tartózkodó zsákmány részpopulációra nézve a ragadozás hatékonysága kisebb lehet. Erre a helyzetre vonatkozik a 9.TA6/1a. ábrán látható, 1-es számmal jelölt ragadozó-, illetve zsákmány nullklínapár. A menedék egyfajta pufferként csillapítja a zsákmány és a ragadozó egyedszámának oszcillációit, ahogyan azt a 9.TA6/1b. ábra 1-es részábrája mutatja. A menedék ebben az esetben azt jelenti, hogy védett helyen a zsákmány kis egyedszám esetén is hosszabb ideig képes elkerülni a ragadozót. Ha a ragadozó belép egy menedékes foltba, nem fog minden egyes zsákmányt megkeresni, mert energetikailag nem éri meg számára (12.4). Emiatt a menedékes foltban ismét lehetségessé válik a zsákmány felszaporodása. A térbeli heterogenitás (menedékes és menedékmentes foltok) tehát a ragadozó–zsákmány rendszer fluktuációját csökkenti (9.TA7).

9.TA6.2 A táplálékváltás hatása

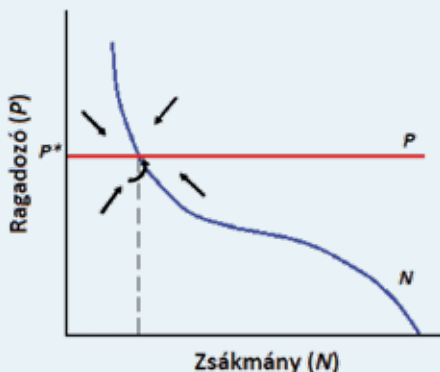
Az LV-modellben két faj szerepel. Ha egy hasonló modellben több zsákmányfajról van szó, akkor egyik zsákmány egyedszám-csökkenésekor egy másik fogyasztása növekedhet meg. Közben,



9.TA6/1. ábra. A ragadozó–zsákmány kapcsolatban a zsákmány menedékkel rendelkezik (a). Egy hatékony ragadozó (1) is csak kisebb mértékű egyedszám változásokat okoz, mert a zsákmány a menedék használatával jelentősen csökkenti a ragadozási veszélyt (b.1 részábra). Ha a P nullklína a nem menedékes szakaszon (2) metszi az N nullklínát, akkor növekedhet az egyedszám fluktuációk mértéke (b.2 részábra) [Begon és mtsai (1990) nyomán módosítva.]

adott esetben, a ragadozó és az eredeti zsákmánypopuláció egyedszáma csak csekély mértékben változik. A ragadozó a táplálékváltását követően függetlenné válik a modellben vizsgált zsákmányfajtól, így nullklínája párhuzamos lesz a zsákmány tengellyel (9.TA6/2. ábra).

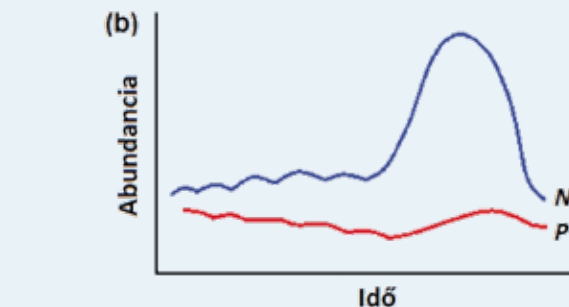
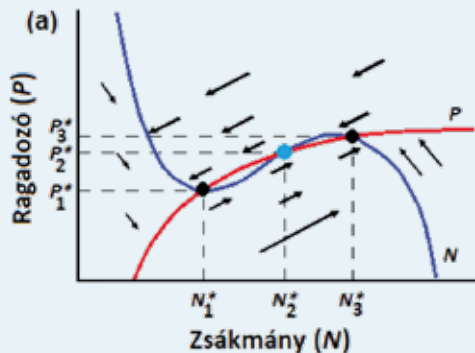
9.TA6.3 A maximummal rendelkező zsákmány nullklína



9.TA6/2. ábra. Ha a ragadozónak lehetősége van táplálékváltásra, akkor a zsákmány és a ragadozó egyedszám is kevésbé fluktuál. A ragadozó, az alternatív zsákmányolás lehetősége miatt függetlenné válik az adott zsákmánydenzitástól [Begon és mtsai (1990) nyomán módosítva].

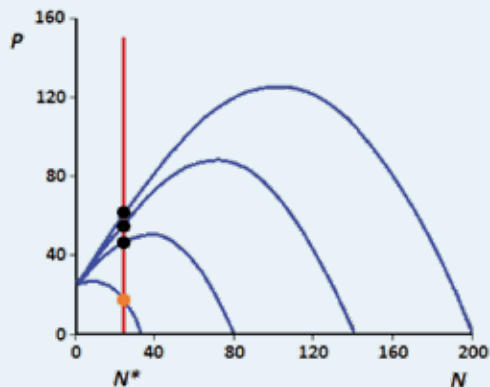
pont. A zsákmánypopuláció ennek megfelelően a középső, instabil állapotban rövid ideig tartózkodik (9.TA6/3a. ábra), ezt gyors növekedés, illetve „összeomlás” követi (9.TA6/3b. ábra). Ez esetben a ragadozó nullklína az önkorlátozott ragadozóé, ami mögött a ragadozópopuláción belüli verseny áll a maximális ragadozó egyedszámot (K) megengedve. A zsákmány nullklína szintén korlátozott növekedésű populációra vonatkozik, de menedékes is és maximummal is rendelkezik. A zsákmány nullklína lokális

Ebben az esetben a ragadozó nullklína grafikonja a vízszintes (zsákmány) tengelynél kezdődő, véges maximális értékhez (K -hoz) tartó konkáv görbe. A zsákmány nullklína grafikonja lokális minimummal, majd lokális maximummal rendelkező menedékes görbe. A két nullklína három pontban is metszheti egymást. A metszéspontok közül az első és utolsó stabil, a középső instabil egyensúlyi



9.TA6/3. ábra. A tömeges felszaporodásra hajlamos fajok esetében a zsákmány nullklína egy véges maximummal rendelkezik. (a) A ragadozó nullklína két lokálisan stabil (fekete) és egy instabil (kék) fixpontban metszi a zsákmány nullklínát. A két lokális stabil fixpont eléréséig a növekedés lassú, az egyikből a másikba való áthaladás gyors lehet. (b) A zsákmánypopuláció hosszú lappangó időszak után hirtelen erőteljes növekedést, majd összeomlást mutat. A ragadozópopuláció csak kismértékben követi a zsákmánypopuláció változásait [Begon és mtsai (1990) nyomán módosítva].

maximuma a gradációra hajlamos fajok (pl. gyapjaslepke) gyors egyedszám-növekedését jelenti. A zsákmány felszaporodásának ellenére a predátorpopuláció nem mutat tömeges szaporodást, csak egy enyhe egyedszám-emelkedést.



9.TA6/4. ábra. Grafikus modell az „eltartóképeség növelése paradoxon” illusztrálására. Az ábrán a kék görbék az önkorlátozott zsákmány nullklínák egyre növekedő K értékek mellett. A piros vonal a ragadozó nullklína, amely csak a narancssárga metszéspontban hoz létre stabilis egyensúlyt (N^*). A fekete pontok instabil állapotokat jelölnek annak ellenére, hogy a zsákmánypopuláció egyedszáma növekedik [Rosenzweig (1971) nyomán módosítva].

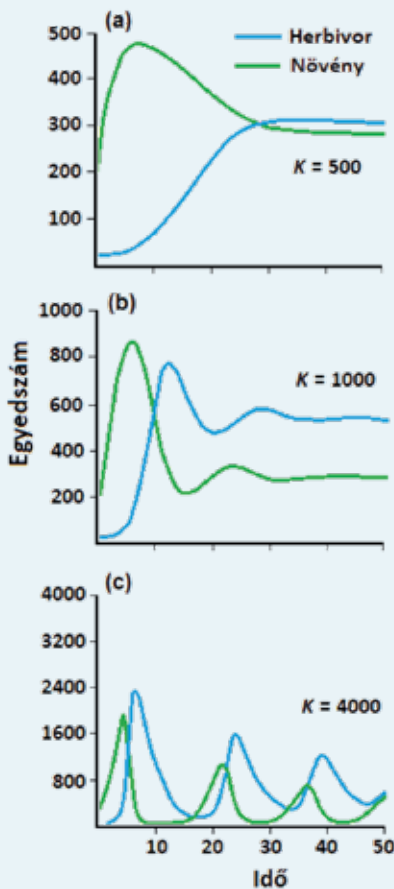
9.TA6.4 A ragadozó fajok közötti interferencia növekszik

Az eredeti LV-modell nem alkalmazható abban az esetben, amikor adott ragadozópopuláció egyedszámát a zsákmánypopuláció egyedszáma mellett más, versengő ragadozó fajok populációinak egyedszámai is befolyásolják. Ez pedig akkor jelentkezik, ha a ragadozók denzitása annyira megnövekedik, hogy a zsákmányért erőteljes interspecifikus verseny alakul ki. A modellek szerint a herbivorok közötti interferencia következtében a populációs fluktuációk csökkennek mindkét résztvevő esetében.

9.TA6.5 A zsákmány eltartóképessége növekszik

Ez az ún. „eltartóképesség növelése paradoxon” jelenség. Az elmélet azt állítja, hogy ha egy stabilis ragadozó–zsákmány rendszerben növeljük a zsákmány eltartóképességét (K), akkor a rendszer fluktuálni kezd (Rosenzweig 1971). A 9.TA6/4. ábra szemlélteti az elvet. Az ábra hatékony ragadozó és önkorlátozott zsákmány nullklínákat mutat. Az eltartóképesség emelése megnöveli a ragadozó hatékonyságát és nullklínája olyan értékeknél metszi a zsákmány nullklínáját, melynek eredményeként instabilis állapotok keletkeznek és végsősoron kihalásig vezethet a folyamat. Megfelelő egyenletekkel demonstrálható a jelenség. A 9.TA6/5. ábra növény–herbivor kapcsolat formájában mutatja a fluktuációkba torkolló összefüggést. Azonban az elmélet elterjedtségével ellentétben, nagyon kevés támogató kísérleti eredmény ismert (Arditi és Ginzburg 2012) (lásd még 9.TA1).

Abban az esetben, ha a ragadozó szaporodási hatékonysága (f paraméter az (1) és (2) egyenletrendszerben, 9.2.1) növekedik, a ragadozó ilyenkor több energiát fektet az utódok létrehozásába. Adott esetben ez fokozott oszcillációt, csökkent zsákmány és megnövekedett ragadozó egyensúlyi abundanciát eredményez.



9.TA6/5. ábra. Herbivor–növény kapcsolat modellezése a zsákmány (növény) K eltartóképességének növelésével. (a) $K = 500$, (b) $K = 1000$ és (c) $K = 4000$. A zsákmány K növelése csak a herbivor egyensúlyi denzitását emeli, de nincs hatással a növényére, ami csökkenti a stabilitást. $K = 4000$ érték mellett jelentős egyedszámfluktuációk alakulnak ki [Crawley (1983) nyomán módosítva].

9.TA7 HUFFAKER ATKÁI (KÍSÉRLET 1.)

Nevezetesen Huffaker (1958) kísérletei, melyekben a környezeti heterogenitás és a ragadozó–zsákmány kapcsolat perzisztenciájának kapcsolatát tanulmányozta. A kísérletek bizonyították a menedék stabilizáló hatását is. Lényege, hogy az ugyanazon a növényen élő ragadozó atka (*Typhlodromus occidentalis*) és a zsákmány, egy növényevő atka (*Eotetranychus sexmaculatus*) kapcsolata csak akkor maradt fenn hosszabb időn keresztül, ha a környezet heterogén volt. A zöld narancsterméseken szívoogató fitofág atka egy olyan egyszerű rendszerben, amelyben csak narancstermések és az atka



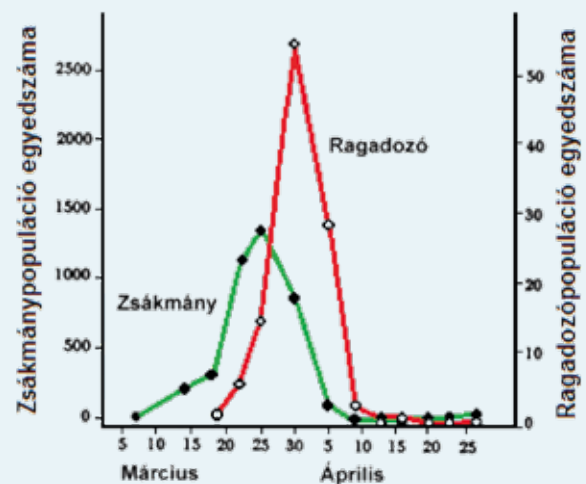
9/23. kép. Huffaker egyik kísérlete, amelyben a tálcán négy, részben becsomagolt narancs és több gumigolyó látható, amelyek a heterogén környezetet képezik © F.E. Skinner (Hilgardia 27, 344-383, 1958)



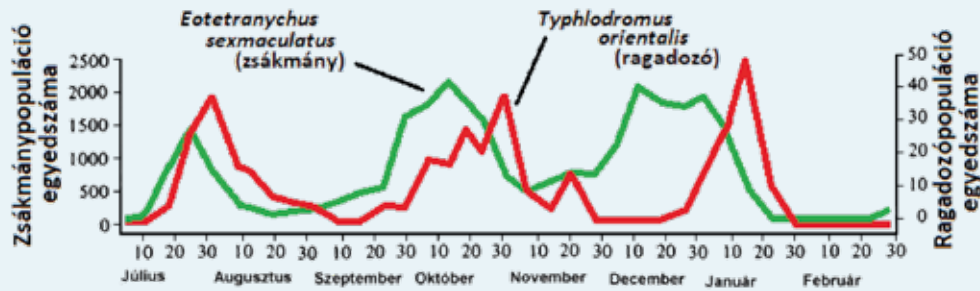
9/24. kép. Ragadozó atkák (*Typhlodromus occidentalis*, Phytoseiidae) © jenny.tfrec.wsu.edu



9/25. kép. Hatpettyes takácsatka (*Eotetranychus sexmaculatus*, Tetranychidae) © californiagriculture.ucanr.org



9.TA7/1. ábra. Huffaker ragadozó–zsákmány kísérlete homogén környezetben. A ragadozó gyorsan elfogyasztja a zsákmánypopuláció egyedeit, majd táplálék hiányában önmaga is kipusztul. Figyeljünk a függőleges tengelyek eltérő skálázására [Huffaker (1958) nyomán módosítva]



9.TA7/2. ábra. Huffaker ragadozó–zsákmány kísérlete heterogén környezetben. A zsákmány számára biztosított menedék, megújuló táplálékforrás mellett, ciklikus ragadozó–zsákmány kapcsolatot eredményezett [Huffaker (1958) nyomán módosítva].



9/26. kép. Sünzanót (*Ulex europaeus*, Leguminosae) Új Zélandon © Tony Wills

ragadozója volt jelen, nagyon rövid ideig maradt fenn (9.TA7/1. ábra). A zsákmány gyors felszaporodása után, a ragadozópopuláció – valamekkora időközéssel – szintén növekedett, majd egy megfelelően magas denzitásnál rövid időn belül elfogyasztotta az összes zsákmányt, ekkor a rendszer összeomlott.

Huffaker a környezetet komplexebbé változtatásával jelentősen meghosszabbította a rendszer fennmaradását. Több nyitott tálcára, a növényevő atka táplálékán kívül, a terjedést segítő függőleges pálcákat és azt gátló (vazelinnel bekenet) felületeket helyezett, hogy az egyik tálcáról a másikba való átjutást egyidejűleg könnyítse vagy megnehezítse. A terjedés könnyítése a növényevő atka hatékonyabb kolonizálását segítette, amely felmászva a pálcákra fonalat eresztett és ezen „átvitortlázott” a szomszédos tálcára. Ugyanerre a ragadozó atka nem volt képes és a vazelines felületek is akadályozták újabb helyekre jutását. A tálcákon lévő összes narancsra Huffaker egy-egy nőstény növényevő atkát és néhány narancsra egy-egy nőstény ragadozó atkát helyezett. A növényevő atka gyorsan felszaporodott, majd szétterjedt a tálcákon. A betelepített ragadozó atka sokkal lassabban jutott át egy szomszédos foltba. A ragadozó késleltetett egyedszám növekedése következtében a zsákmánynak mindig volt ideje felszaporodni és szétterjedés útján egy újabb foltot benépesíteni. A foltokba való bejutás, azok kimerítése, majd az új foltok kolonizálásának nehézségei (főként a ragadozó atkák számára) egy oszcilláló rendszert hozott létre, melyben a ciklusokat a ragadozó tartotta fenn (9.TA7/2. ábra).

9.TA8 A RAGADOZÓ–ZSÁKMÁNY KAPCSOLAT SZABÁLYOZOTTSÁGÁNAK HÁROM FŐ TÍPUSA

9.TA8.1 Nincs szabályozás

A természetes ellenség által a kártevőnek okozott jelentős veszteségek ellenére **nincs jelentős populációdinamikai hatás**. Itt említhető az Egyesült Királyságból Ausztráliába, Chilébe és további helyekre behurcolt évelő sünzanót (*Ulex*



9/27. kép. Sünzanót cickányormányos (*Apion ulicis*, Curculionidae) © Mike E. Talbot

europaeus) és a védekezés céljából utána telepített magpredátor, a zanót cickányormányos (*Apion ulicis* [jelenleg *Exapion*]) magpredátor kapcsolata. A cickányormányos a sünzanót évenkénti magtermelésének akár 90%-át is elpusztítja, de a lokális tényezők (térbeli heteromorfia, időjárás stb.) igen variábilissá teszik a rovar hatását, ezért

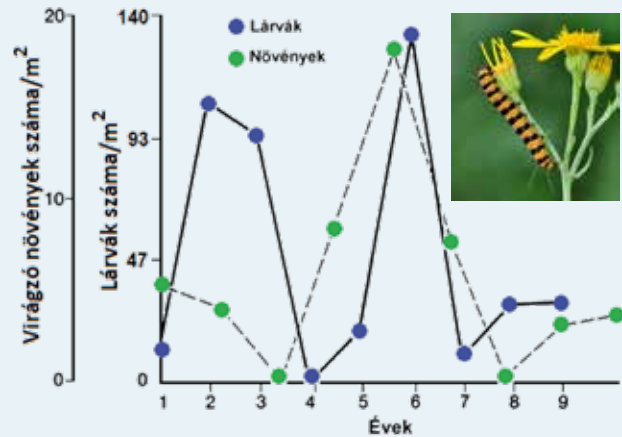
a növény terjedését megakadályozni nem képes (Crawley 1983, Norambuena és Piper 2000). Többek között azért sem, mert a növény – évelő jellege ellenére – minden évben jelentős magbankot képez, amelyben a magok 30 év múlva is csírázó képesek.

9.TA8.2 Látszólagos a szabályozás

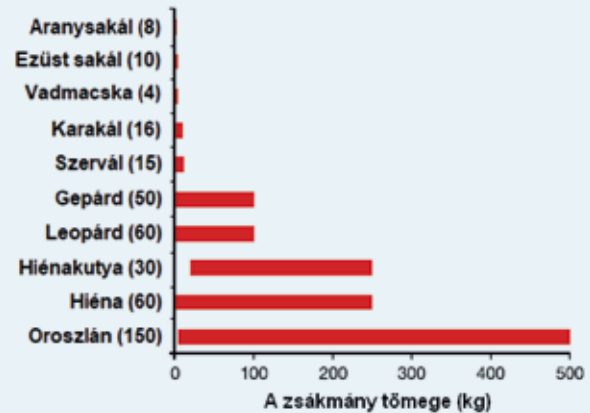
A két résztvevő kapcsolata látszólag szoros, úgy tűnik, mintha populációdinamikai hatás is volna, azonban a részletesebb vizsgálat feltárta, hogy a **ragadozó/herbivor pusztán követi a zsákmány/növény egyedszámának változásait**, melyet nem a fogyasztók, hanem más faktorok befolyásolnak. Ilyen esetnek tekinthető a dél-angliai élőhelyeken a jakabnapai aggófű (*Senecio jacobaea* [jelenleg *Jacobaea vulgaris*]) és a jakabfűlepke (*Tyria jacobaeae*) kapcsolata (9.TA8/1. ábra). A lepkefaj csoportosan táplálkozó és feltűnő színezetükkel védett (alkaloidokat tartalmazó, mérgező) lárvái táplálék-limitáltak és ha egy növény egyedét lerágnak, egy másikat kénytelenek keresni, vagy éheznek és elpusztulnak. Az aggófű populációdinamikáját ugyanakkor az időjárási körülmények, a mérsékelt magszám-limitáció (10.5.1) és a csírázás körülményei határozzák meg. Mégis a lepke és a növény



9/28. kép. Jakabfűlepke (*Tyria jacobaeae*, Erebidae) © Charles J. Sharp



9.TA8/1. ábra. A jakabfülepe (*Tyria jacobaeae*) és a jakabnapj aggófű (*Jacobaea vulgaris*) populációdinamikája a csatolt oszcilláció látszatát keltik. Valójában a növények számát az időjárás befolyásolja és nem a lepkehernyők, ezért nem beszélhetünk csatolt oszcillációról [Begon és mtsai (1990) nyomán módosítva]. © Quartl



9.TA9/1. ábra. A Serengeti szavannán élő emlős ragadozók zsákmányainak tömegeloszlása. Jelentős átfedést látunk az egyes ragadozók esetében a kis zsákmány méretekben. Megjegyzés: az orosziánok és a hiénakutyák falkában vadásznak, ezért testtömegüknél jóval nagyobb zsákmányt képesek elejteni. Zárójelben a ragadozók átlagos testtömege kilogrammban [Sinclair és mtsai (2003) nyomán módosítva].

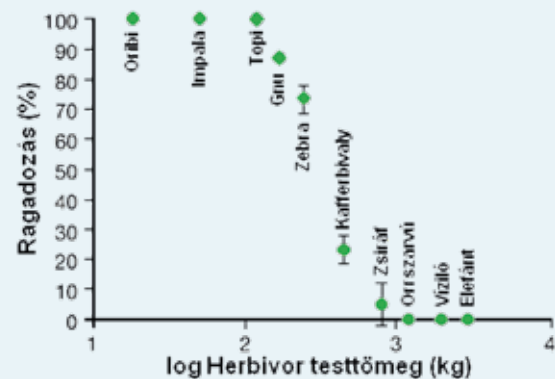
populációdinamikai görbéi azt a látszatot keltik, mintha ciklikus kapcsolat lenne a résztvevők között.

9.TA8.3 Tényleges a szabályozás

A ragadozó/herbivor valóban szabályozza a zsákmány populáció dinamikáját, így **ciklikus** mozgás mindkét résztvevő **populációdinamikájában** megjelenik. Nevezetes esetei az Ausztráliába behurcolt füge- vagy medvetalp kaktusz elleni sikeres biológiai védekezési programok (9.4.2), valamint az északi tajgaövezetben meghatározott részein, természetes körülmények között észlelt kisemlősök és ragadozók ciklusai.

9.TA9 SZÁMÍT A MÉRET: KÉSZLETFELOSZTÁS A RAGADOZÓKNÁL

A kisebb méretű zsákmányokat a nagyobb és a kisebb méretű ragadozók egyaránt fogyasztják, ezért általában azt tapasztaljuk, hogy a kisebb zsákmány méretekben nagyobb mértékű a ragadozók közötti átfedés (9.TA9/1. ábra). A Serengeti Nemzeti Parkban 28 kérődzőfaj található, ezeket 10 nagyobb ragadozó faj zsákmányolja. A különböző élőhelyeken maximálisan 7 együtt előforduló ragadozófajt találtak. Minden ragadozó a rendelkezésre álló zsákmány méret-tartományból egy szűkebb szakaszt kedvel, de az átfedés a kisebb méretű zsákmányoknál jelentős. Így a kis testtömegű kérődzőkön nagyobb a predációs nyomás (náluk a ragadozó–zsákmány arány 1:3), mint a nagyobb testtömegűeken (ahol az arány 1:0,3). A határ a kb. 150 kg-os zsákmány testtömeg, amely felett csökken a zsákmányra nehezedő ragadozó nyomás. A kisebb testtömegű növényevők nagyobb egyedszámban fordulnak elő, a nagyobbak viszont fordítva. A kisebb tömegű ragadozók denzitása két-háromszorosa a nagy tömegűekének. A zsákmány mortalitás tehát



9.TA9/2. ábra. A ragadozóknak tulajdonítható éves felnőtt mortalitás tíz, a Serengeti szavannán élő és nem migráló emlős herbivor esetében. Kb. 150 kg-os testtömeg felett ugrásszerűen csökken a ragadozás- okozta mortalitás. A pontokra rajzolt vonalak a standard hibát jelentik. [Oribi (*Ourebia ourebi*), impala (*Aepyceros melampus*), topi (*Damaliscus lunatus*), gnu (*Connochaetes taurinus*), zebra (*Equus quagga*), kafferbivaly (*Syncerus caffer*), zsiráf (*Giraffa camelopardalis*), oroszavú (*Diceros bicornis*), víziló (*Hippopotamus amphibius*) és elefánt (*Loxodonta africana*)] [Sinclair és mtsai (2003) nyomán módosítva].

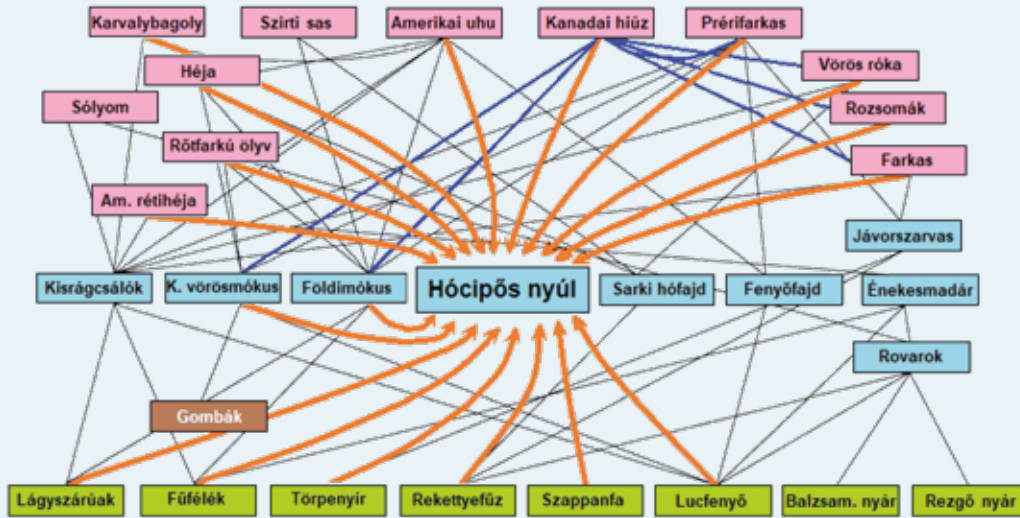
a testtömeggel összefüggésben áll (9.TA9/2. ábra), egyes fajok [impala (*Aepyceros melampus*) és oribi (*Ourebia ourebi*)] mortalitása majdnem 100%-ban a ragadozás eredménye. Ugyanez a zsiráfnál 5%, kafferbivalynál 23% (az adatok a kifejlett állatokra vonatkoznak) (Sinclair és mtsai 2003).



9/29. kép. Oribi (*Ourebia ourebi*, Bovidae)
Fotó: Török János

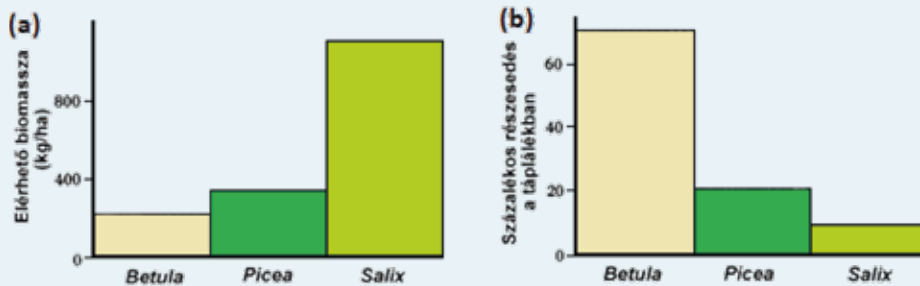
9.TA10 A HIÚZ–NYÚL KAPCSOLAT (KÍSÉRLET 2.)

A kanadai hiúz és a hócipős nyúl egyedszám változásának ciklikus jellegére már Elton (1927) felfigyelt. Az ökológiai analízisre is alkalmas hosszú adatsorok (9/10. ábra) a kereskedelmi célokra begyűjtött prémek nyilvántartása alapján keletkeztek. Az ada-



9.TA10/1. ábra. A kanadai tajga biom komplex táplálkozási alhálózata, melynek a hócipős nyúl és a hiúz tagja. A ragadozó guild madarakból és emlősökből áll, amelyek a nyúlra kívül más zsákmányfajokat is fogyasztanak, melyek földrajzi helyek szerint eltérhetnek. A vastagabb nyilak azokat a ragadozókat, alternatív zsákmányfajokat és növényfajokat jelölik, amelyek közvetlenül befolyásolják a nyúlpopulációt. Am. = Amerikai, K. = Kanadai, Balsam. = Balsamos [Stenseth és mtsai (1997) nyomán módosítva].

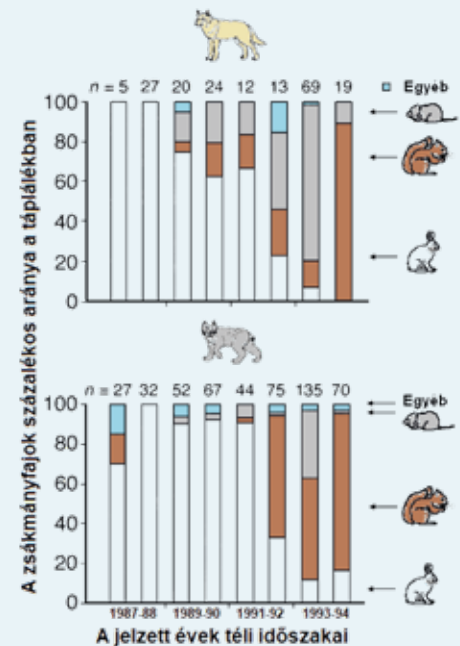
tokra rápillantva a ciklikus populációmozgás nyilvánvaló, azonban – elsősorban a statisztikai módszerek hiánya következtében – csak az 1980-as évektől kezdték részletesebben analizálni az adatokat. Több hipotézis született a ciklusok hátterének magyarázatára, melyek közül a legkézenfekvőbbnek a hiúz hatása látszott. Ez azonban túlzottan leegyszerűsítő feltételezésnek bizonyult a résztvevők közösségökológiai kapcsolatainak ismeretében. A hócipős nyúl egy olyan közösség egyik eleme, amelyben legalább 7 ragadozó madárfaj és 5 nagyobb emlősragadozó zsákmányként



9.TA10/2. ábra. (a) Fás növények (*Betula pumila*, *Picea glauca* és *Salix cinerea*) elérhetősége a hócipős nyúl élőhelyén és (b) megoszlásuk a nyúl táplálékában a téli időszakban [Krebs (1985) nyomán módosítva].

szerepel, további 7 alternatív zsákmányfaj mellett (9.TA10/1. ábra). Az alternatív zsákmányállatok eltérnek a vizsgált földrajzi helyek szerint. A közösség egyéb résztvevői természetesen a zsákmányok tápnövényei és egyéb kapcsolódó fajok. A hiúz tehát a nyúl csak egyik, bár igen jelentős ragadozója, indirekt módon számos más faj befolyásolja a denzitását. A nyúl szaporodási és mortalitási rátája is magas. A nőstények 3-4-szer ellenek évente, egy-egy alkalommal 3-8 utódot hoznak világra. A szaporodási periódusok tehát kb. 5 hetente ismétlődnek és így akár 20 utódja is lehet évente egy nősténynek. A nyúl populációmérete akár 30-szoros különbséget is mutathat a cikluscúcsok és a mélypontok között (Krebs 2011). A nyár rövid, a tél hosszú és nagyon hideg. A nyúl télen alapvetően a *Betula pumila*, *Salix cinerea* és *Picea glauca* fajokat fogyasztja. A nyúl a *Betula*-ból előfordulási gyakoriságához képest többet fogyaszt, míg a *Salix*-ot inkább elkerüli (9.TA10/2. ábra). A *Betula* indukált választ (15.TA10) mutat a rágásra, ami főként az emésztést csökkentő fenolgyűletek koncentrációjának növekedését jelenti. A nyulak a ragadozási veszély

csökkentése érdekében a biztonságosabb, nagyobb kiterjedésű *Betula* foltokban táplálkoznak, ahol viszont a táplálék minősége rosszabb, mert a növényekben a fenolgyűletek koncentrációja magasabb (Boonstra és mtsai 1998). A nyulak kondícióját fonálféreg parazitáltságuk mértéke is befolyásolja.



9.TA10/3. ábra. A prérifarkas (felső ábra) és a kanadai hiúz (alsó ábra) által megölt zsákmányok (pocok, kanadai vörösmókus és nyúl, egyéb táplálék) százalékos részesedése az összes zsákmányból 1987-88 és 1993-94 közötti időszakok telein (n a becsült zsákmányszám). Az „egyéb táplálékot” fajok, repülő mókus, vörös róka, menyét, pézsmapocok jelentették. (British Columbiában, Kanada, végzett vizsgálatok.) [O'Donoghue és mtsai (1998) nyomán módosítva].

A nyúl két fontos ragadozója, a hiúz és a prérifarkas (*Canis latrans*). A hiúz 0,3-1,2 nyulat, a prérifarkas pedig 0,3-2,3 nyulat zsákmányol naponta. Meglepő módon a prérifarkas sikeresebb a zsákmányolásban, mint a hiúz, viszont vadászati aktivitásuk a nyúl populációs ciklusát tekintve eltérő időszakokra esik. A prérifarkas a nyúl populációs ciklusának emelkedő, a hiúz a csökkenő szakaszában ejt el több nyulat. Mindkettő többet zsákmányol, mint ami a tényleges energiaigényük, ezért az el nem fogyasztott nyulakat egészben (prérifarkas) vagy részben (hiúz) tárolják. Az évtrendjükben a legfontosabb zsákmányok részesedését a 9.TA10/3. ábra mutatja. A hiúznál **táplálékváltás** figyelhető meg a ciklus lefelé haladó szakaszában, a fő alternatív zsákmánya ezen a helyen a kanadai vörös mókus, a prérifarkasnál nem figyeltek meg ilyen váltást, illetve csak akkor zsákmányolt kisemlősöket, ha azok populációmérete jelentősen megnövekedett (O'Donoghue és mtsai 1998).



9/30. kép. A kanadai hiúz–hócipős nyúl kölcsönhatásának vizsgálatára létrehozott kísérleti területet körülvevő elektromos kerítés

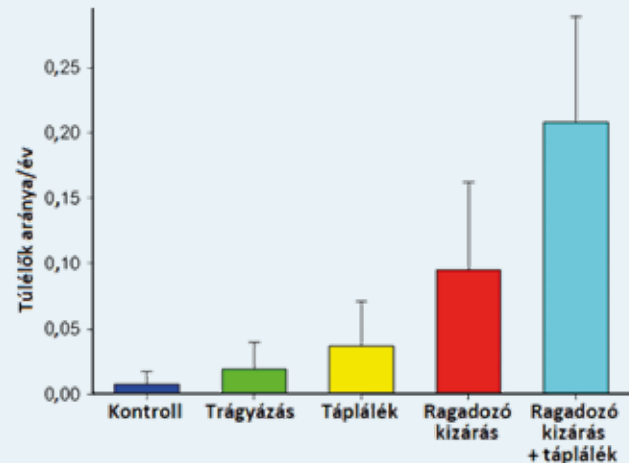
és mtsai 1998). Míg tehát a nyúlnak sok ragadozója van, addig a hiúz elsősorban a nyulak számától függ (a hócipős nyúl mellett hat további kapcsolatát mutatják ki; kék vonalak a 9.TA10/1. ábrán).

A British Columbia Egyetem munkacsoportja Charles J. Krebs, neves ökológus vezetésével, két évtizeden át vizsgálta a hiúz szerepét a hócipős nyúl

9-11 éves populációs ciklusainak kialakulásában a lucfenyő (*Picea glauca*) dominálta kanadai elegyes erdőkben (Krebs és mtsai 1995). Alapvetően **kísérleti** megközelítést alkalmaztak és az első szakaszban (1976-1984) táplálékadással manipulálták a nyúlpopulációt abban a reményben, hogy megakadályozhatják a populáció egyedszámának csökkenését. Ez azonban nem sikerült, ezért egy újabb 8-éves (1985-1993) kísérletben kombinált kezeléseket végeztek, melyekben a táplálék mellett, magát a kölcsönhatást is befolyásolták úgy, hogy kizárták a területről a ragadozókat. Ehhez nagyméretű (1 km²-es) területeket elektromos kerítéssel vettek körül, amelyen át a nyulak szabadon ki-bejárhattak, míg az emlős ragadozók nem juthattak be az elzárt területre. Ez a megoldás azonban nem befolyásolta a ragadozómadarak tevékenységét. A nyúlpopuláció denzitását folyamatosan monitorozták fogás–jelölés–visszafogás módszerrel és rádiotelemetriás nyomkövetéssel.

Öt különböző területen a következő kezeléseket alkalmazták:

1. növelték a nyulak számára elérhető természetes növényi biomasszát műtrágya (nitrogén–foszfor–kálium) kiszórásával,
2. magas (16%-os) fehérjetartalmú nyúltápot helyeztek ki, melyből a nyulak szabadon (*ad libitum*) táplálkozhattak,
3. elektromos kerítéssel kizárták az emlősragadozókat,
4. kombinált kezelésként kerítéses kizárást alkalmaztak és plusz táplálékot adtak,
5. kontroll terület, ahol semmiféle kezelés nem volt.



9.TA10/4. ábra. Rádiós nyomkövetővel ellátott hócipős nyulak túlélési aránya a ciklus lecsengő szakaszában, kísérleti körülmények között, 1990 és 1992 között. A mintaszám 197 és 298 között volt. A függőleges vonalak a 95 %-os konfidencia értéket mutatják [Krebs és mtsai (2018) nyomán módosítva].

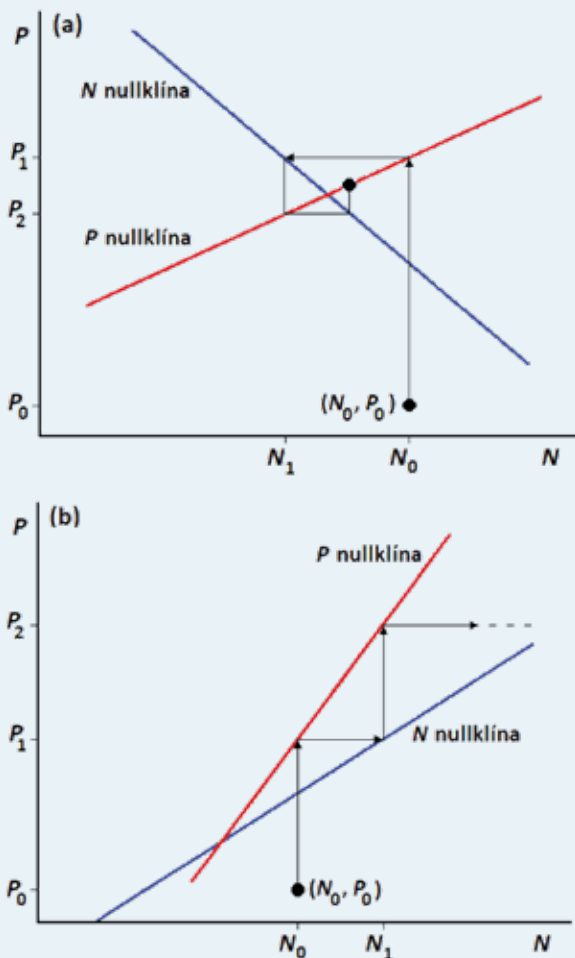
A kísérletet a ciklus növekedési fázisában kezdték, ezért a kezelések hatásai csekélyek voltak. Erőteljes denzitásbeli különbségeket a **csökkenő egyedszámok időszakában** tudtak mérni. Az 1. sz. kezelésnek általában nem volt hatása. A nyúltáp kihelyezése viszont igen erőteljes, háromszoros denzitáskülönbséget okozott, azonban ezeken a helyeken igen erős volt a predáció is. Az emlősragadozók kizárása duplájára emelte a nyulak denzitását. Természetesen ekkor is volt predáció, mert a nyulak ki-bejártak a kerítésen. A kombinált kezelés (4-es) 11-szeres denzitásemelkedést eredményezett, vagyis a hatások nem egyszerűen összeadódtak, hanem annál jóval nagyobb növekedést eredményeztek. Mindebből arra következtettek, hogy a táplálék és a ragadozó együttesen befolyásolja a ciklust. A nyulak túlélése a kontroll területen 0,7%, a műtrágyázott területen 1,9%, a csak plusz táplálékkal ellátott területen 3,7%, a ragadozó kizárása esetében 9,5%, míg a kombinált kezelésben 20,8% volt (9.TA10/4. ábra).

A hiúz és a ragadozómadarak egyéves késéssel követte a nyúlpopuláció túlnyomó része a ragadozók áldozatává vált. Ugyanakkor még a kombinált kezelés sem volt képes a nyúl-ciklus lefelé indulását megakadályozni, azt pusztán késleltette. Ennek oka lehetett a kerítésen kívüli predáció, a migráció, és az, hogy a ragadozómadarak hatását nem tudták kizárni. Becslések szerint az utóbbiak a nyulak egyedszámcsökkenésének 40%-ért voltak felelősek.

9.TA11 A RAGADOZÓ–ZSÁKMÁNY MODELLEK TUDOMÁNYTÖRTÉNETI HÁTTERE

A 4. fejezetből tudjuk, hogy az átfedő generációjú, iteropár szaporodású fajokra a korlátozott populációnövekedés a jellemző, melyet Verhulst 1838-ban publikált. Lotka és Volterra a

ragadozó–zsákmány kapcsolatot azonban nem ennek felhasználásával modellezte, hanem az exponenciális populációnövekedés modelljéből indult ki és a két populáció egymásra hatását egyedszámuk szorzatával (NP) jellemezte, vagyis a válaszok szorzatos hatásokkal voltak arányosak. Míg az LV-modell folytonos populációnövekedéssel számolt, addig Nicholson és Bailey (1935) diszkrét generációkra dolgozott ki szoriat alapú ragadozó–zsákmány. A Nicholson–Bailey-modell több szempontból is eltér az LV-modelltől és eredetileg parazitoidokra vonatkozott, ahol a hatás egy generációval később jelentkezett. A következő lépés az egyedszámok hányados alapú megközelítésének beépítése volt a klasszikus LV egyenletekbe. Leslie (1948) alkalmazta először a ragadozó egyenletben a szoriat helyett a ragadozó–zsákmány arányt (P/N) (9.TA1). A következő jelentős módosítás a ragadozó funkcionális válaszában (a 9.2.1 pont (1) számú egyenletben $-aN$) beépítése volt Holling (1965) nyomán. Az egyenletek grafikus reprezentációját Rosenzweig és MacArthur (1963) dolgozta ki, valamint bevezették és értelmezték a nem lineáris zsákmány nullklínát.



9.TA12/1. ábra. Példa (oszillálva) konvergáló (a) és (monoton) divergáló (b) folyamat esetére.

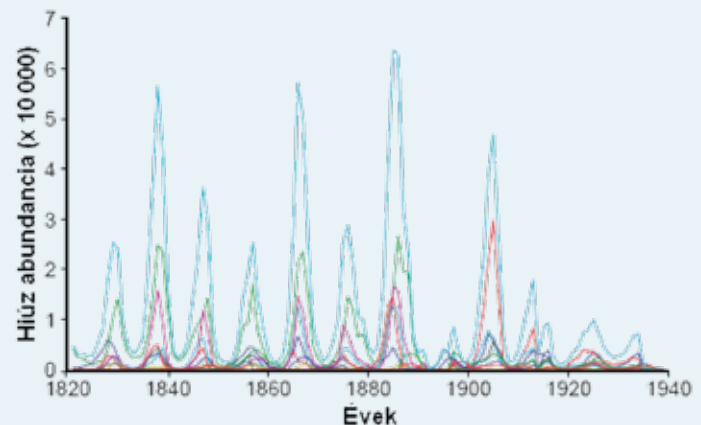
9.TA12 A RAGADOZÓ–ZSÁKMÁNY POPULÁCIÓK KONVERGENCIÁJA A LOTKA–VOLTERRA-MODELLBEN: „COBWEBBING” MÓDSZER ALKALMAZÁSA

A ragadozó–zsákmány rendszer populációdinamikai vizsgálata általában a konvergencia (az egyedszámok fixpont felé irányuló mozgása) kérdésére szokott irányulni és az ún. **cobwebbing technika** segítségével történhet. Az eljárás algebrai háttérét lásd a 4.TA5.3.2-ben, és a 4.TA5/3. ábrán mutatjuk be. A 9.TA12/1a. ábráról például az olvasható le, hogy a rendszer az N nullklínán lévő (N_0, P_0) állapotból a P tengellyel (közel) párhuzamosan mozdul el, majd eléri az ábrán jelzett (N_1, P_1) koordinátájú pontot. Onnan a vízszintes nyíl mentén az (N_1, P_1) pontba jut, majd tovább az (N_1, P_2) pontba stb. Az ábráról leolvashatóan a törött vonal töréspontjainak koordinátái ebben a konkrét esetben oszcillálva (jobbról-balról, illetve alulról-felülről) konvergálnak a fixponthoz. A 9.TA12/1b. ábrán viszont monoton divergenciát állapíthatunk meg. Hasonlóan választhatók további lehetőségek a törött vonal menetét illetően.

A konvergenciának vagy divergenciának, illetve ezek monoton vagy oszcilláló voltának kérdését két paraméter dönti el. Az egyik paraméternek választható az N nullklínának (illetve a fixpont közelében azt helyettesítő egyenesnek) az N tengelyhez való hajlásszöge, a másik paraméternek az N nullklína és a P nullklína (illetve az azokat helyettesítő egyeneseknek) a hajlásszöge.

9.TA13 A RAGADOZÓ–ZSÁKMÁNY KAPCSOLAT METAPOPULÁCIÓS VONATKOZÁSAI

A metapopulációs szemlélettel a 23.3.1 pontban foglalkozunk. A **metapopuláció** általában eltérő minőségű foltokban



9.TA13/1. ábra. A kanadai hiúz egyedszámának változása (gereznák alapján) 120 év során Kanada hat régiójában. Az egyedszámok rendkívül széles határok közötti mozogtak és a ciklusok szinkronizációja meglepően pontos volt. A különböző színű görbék az egyes régiókat jelölik [Blasius és mtsai (1999) nyomán módosítva].

élő ugyanolyan faji minősítésű populációk együttesét jelenti. A összeköttetésben állnak az egyedekfoltok közötti mozgása révén. Képzeljünk el egy olyan ragadozó–zsákmány rendszert, ahol az egyes foltok (régiók) közötti kapcsolatot a két populáció egyedeinek mozgása biztosítja. Az **egyedek kicserélődése** feltétele annak, hogy a ragadozó–zsákmány ciklus hasonló legyen minden foltban. Ugyanakkor azt is tudjuk, hogy a metapopulációs dinamika fennmaradásához elengedhetetlenül szükséges valamennyi **aszinkronia** is a foltok között. Az aszinkroniát éppen a **foltok közötti mozgás** és a **demográfiai események** valószínűségi jellege eredményezi. A tapasztalat azt mutatja, hogy ha a ciklusok szinkronizáltak is a foltok között, a populációméreték egyáltalán nem azok, inkább hektikus egyedszámváltozások figyelhetők meg (9.TA13/1. ábra). Bővítve a modellt tritrofikusra, vagyis a vegetációt, a herbivort és a ragadozót egyidejűleg vesszük figyelembe, meglepően komplex dinamikát kapunk: egyensúlyi, határciklusos, valamint kaotikus állapotok egyaránt előfordulnak benne és a szabályosan visszatérő ciklusok mellett a populációméreték megjósolhatatlanok (Blasius és mtsai 1999). Fontos eredménye a tritrofikus modellnek, hogy ha csak a fázisszinkronizáció valósul meg a foltok között, akkor a egyedszámcsúcsok közel azonos időben fogják követni egymást egy bizonyos késéssel. Ha ezt egy egész metaközösségre (ragadozó–zsákmány kapcsolatot tekintve) vetítjük ki, akkor az időkések jellegzetes U-alakban jelennek meg és az egész régió egy szétterjedő gyűrűként haladnak át (mint a vízbe dobott kő nyomán terjedő hullámok), amit „**utazó hullámnak**” neveznek (6.TA5). Ilyen utazó hullámot nemcsak a hiúz–hócipós nyúl rendszerben, hanem az európai pocokpopulációkban is kimutattak (Ranta és Kaitala 1997).

Metapopulációs jelleget egy sor kísérleti vagy természetben megfigyelt rendszer mutat (Taylor 1990): a fügekaktusz–fügekaktuszmoly, Huffaker növényevő és ragadozó atkái heterogén rendszerben, a bevezetőben említett jakabnapj aggófű és jakabfülepe és még mások. Holyoak (2000) laboratóriumi mikrokozmosz kísérlete, melyben ragadozó és zsákmány protozoák (*Didinium* és *Colpidium* genusok fajtái) kölcsönhatását vizsgálta, közvetlen bizonyítékot szolgáltatott arra, hogy a kapcsolatok perzisztenciája (stabilitása) szempontjából a populáción belüli térbeli heterogenitás (metapopulációs jelleg) és a foltok közötti mozgás rendkívül fontos.

9.TA14 A ZSÁKMÁNYSZERZÉS KÖZÖSSÉGÖKOLÓGIAI VONATKOZÁSAI

A ragadozó–zsákmány modellek túlnyomó többsége egy ragadozó- és egy zsákmánypopulációt vesz figyelembe. Ellenben a

tapasztalati tény az, hogy egy ragadozó több zsákmányfajt, valamint egy zsákmányfajt több ragadozó is fogyaszt (9.TA10/1. ábra). Például 92 táplálkozási hálózat vizsgálata alapján azt találták (Sih és mtsai 1998), hogy egy zsákmányfajt általában 2-3 ragadozó fogyaszt. De még ez a szám sem tűnik reálisnak, mert az eredmény erősen függ a táplálkozási hálózat „felbontási fokától”, részletességétől (19.2.2). A kellő részletességgel ismert hálózatban ui. 9,6 ragadozó faj jutott egy zsákmányfajra. Az sem állítható, hogy a ragadozók hatásai lineáris módon összeadódnának. Egyszerre jelentkezik veszélynövelő és -csökkentő hatás is, mert ugyan a több ragadozó következtében nagyobb a predációs veszély, ellenben az utóbbi a ragadozók egymásra hatása miatt csökken is. Speciális helyzetet jelent a „guilden” (21.4.1) belüli predáció (19/15. ábra), amelyben két ragadozó faj egy közös zsákmányfajt fogyaszt, ugyanakkor egymást is ehetik (rendszerint a nagyobb ragadozó a kisebbet fogyasztja).

Az ilyen helyzetek összefüggései és az egyedi populációk dinamikájára gyakorolt egyidejű hatások azonban csak kevésé ismertek. Még nehezebb a modellezésük, valamint újszerű statisztikai eljárásokat is igényelnek.

A több résztvevős rendszerek, például egy gazdaállat, az aszalványmoly (*Plodia interpunctella*), ennek hártvászárnyú parazitoidja (*Venturia canescens*) és a gazdaállat patogénje (granulózis vírus), a természetben gyakoriak, ellenben kísérletes körülmények közötti fenntartásuk igen nehéz. A gazda–parazitoid és a gazda–patogén kapcsolatok (kb. 10%-os vírus prevalencia mellett) külön-külön laboratóriumban hosszabb távon fennmaradtak és 6-7 hetes periódusokban (ezek a generációs időknél felelnek meg) ciklusok keletkeztek. A gazda–patogén rendszert a gazdára vonatkozó intraspecifikus verseny szabályozta, a vírus csak módosította (modulálta) a fejlődési időt és a szaporodást. A parazitoid–gazda rendszerben mindkét résztvevő szabályos ciklusokat mutatott, azonban a gazdaabundancia lényegesen lecsökkent és a ciklusok amplitúdója jelentősen megnövekedett. Ha hármas rendszert hoztak létre, amelyben a gazda–parazitoid és a gazda vírusa is egyidejűleg jelen volt, a rendszer gyorsan kihalt. Azt tapasztalták, hogy a kettős rendszerek rövid ciklusai a hármas rendszerben 3-4-szeresére növekedtek, ellentétes fázisban voltak és olyan populációs amplitúdókat eredményeztek, ami a kihaláshoz vezetett (Begon és mtsai 1996). Ellentétben az előbbiekkal, amennyiben a patogént vagy a parazitoidot egy már „működő” rendszerhez utólag adták hozzá, akkor a gazda–parazitoid dinamika megfelelő fázisban maradt. A vizsgálat szerint alternatív egyensúlyi állapotok lehetségesek, melyek természete a kezdeti denzitásoktól és sztochasztikus folyamatoktól függ (Sait és mtsai 2000).

Növény–növényevő kapcsolat (Herbivoria)

10.1 Bevezetés	181
10.2 A növény sajátosságai a herbivor szemszögéből	182
10.2.1 A növényi architektúráis komplexitás	182
10.2.2 A növényi strukturális sajátosságok	182
10.2.3 A növényi kémiai komplexitás	183
10.3 A herbivorok táplálkozását befolyásoló tényezők	184
10.3.1 A táplálkozásra és az utódnevelésre alkalmas növény megtalálása	184
10.3.2 A tápnövény elfogadása	185
10.3.3 Fenológiai szinkronizáció	185
10.3.4 Optimalis tápnövényválasztás	185
10.3.5 A herbivorok tápláléka „szuboptimális”	185
10.4 A növényevők sajátosságai	186
10.4.1 Gerinctelen herbivorok	187
10.4.2 Gerinces herbivorok	188
10.5 A növény és herbivor kapcsolata	191
10.5.1 A növényre gyakorolt herbivorhatások	191
10.5.1.1 Hatás a növényi architektúrára	192
10.5.1.2 Növényi rátermettség és károsodás	192
10.5.1.3 Herbivoria hatása a növényi fiziológiára és a kémiai polimorfizmusra	193
10.5.1.4 A herbivor hatása a növényi populációdinamikára	193
10.5.2 A herbivorra gyakorolt hatások	196
10.5.2.1 A növényi anyagok élettani hatása	197
10.5.2.2 Ökológiai hatások	198
10.6 Herbivorok a közösségekben	198
10.6.1 A herbivorok hatása a közösségek szerkezetére	198
10.6.1.1 A vegetációszerkezet változásának befolyásolása	198
10.6.1.2 Hatás a növények fajgazdagságára és a fajon belüli változatosságra	199
Támogató anyagok	
10.TA1 Tápnövényválasztás növényevő rovaroknál	200
10.TA1.1 Tájékozódás a napfény iránya szerint	200
10.TA1.2 A burgonyabogár „preferencia-háromszöge”	200
10.TA1.3 Tanulás a tápnövényválasztásban	201
10.TA1.4 Elméletek az ingerek központi idegrendszeri feldolgozására	201
10.TA2 Herbivoria – ahogy kezdődhetett	202
10.TA3 A preferencia–performancia paradoxon	202
10.TA4 Magfogyasztó szervezetek	203
10.TA5 Generalista és specialista tápnövény preferencia	204
10.TA5.1 A tápnövény-preferencia kialakulása a herbivor rovaroknál	204
10.TA5.2 Herbivor rovarfajok lokális specializációja	205
10.TA5.3 A tápnövényre történő herbivor specializáció genetikai háttere	206
10.TA5.4 A specialista és generalista herbivor rovarfajok gyakorisága a trópusokon	206
10.TA5.5 Gerinces herbivorok szelektív táplálkozása	207
10.TA6 A gerinces herbivorok táplálkozásökológiája	207
10.TA6.1 Anatómiai sajátosságok	207
10.TA6.2 Fiziológiai sajátosságok	210
10.TA6.3 Viselkedési sajátosságok	211
10.TA6.4 Ökológiai sajátosságok	213
10.TA7 Előnyös-e a herbivoria a növény számára?	216
10.TA8 Speciális növény–herbivor kapcsolatok	217
10.TA9 Növényevő emlősfaj optimális tápláléktípus választása és annak léptékfüggősége	217
10.TA9.1 Az optimális tápláléktípus választásának léptékfüggősége	217
10.TA10 A herbivor–növény populációdinamikai modell és a valóság	218
10.TA10.1 Egy herbivor–növény populációdinamikai modell (Crawley 1998)	218
10.TA10.2 Herbivorok populációdinamikai hatása a kísérletekben és a természetben	219

10.1 BEVEZETÉS

A herbivor fajok tápláléka élő növényi szövet vagy a növény által előállított és a háncsban, valamint élő farészben (szíjács) szállított **anyagcsere termék**. A korábbi kifejezéssel fitofágoknak nevezett herbivorok **közé sorolhatunk minden**, az előbbi feltételeknek megfelelő szervezetet, tekintet nélkül táplálkozásának módjára vagy taxonómiai besorolására. A herbivoria a latin **herba** (= növény) és **vorare** (= enni) szavak együtteséből szaknyelvi zsargonná alakult kifejezés. Igen sok alcsoport különíthető el attól függően, hogy a növénynek melyik részét fogyasztják. Így például **folivor** = levél-, **florivor** = virág-, **frugivor** = gyümölcs-, **granivor** = magfogyasztó stb.

A herbivorok a primer produkció fogyasztói és táplálkozási hálózatokban a második szinten találhatók (19.3.2) A fenti meghatározás emiatt kiegészítésre szorul, mert a primer produkcióban is található bizonyos arányú **nekromassza** (24.3), ui. a növényi szövetben egyszerre van jelen élő (háncs és szíjács) és élettelen (geszt) rész, azonban a herbivoria túlnyomóan az élő szövetekben tárolt energia kinyerésére irányul. De a gyökér, szár, levél, virág, termés, mag, pollen, nektár stb. fogyasztása is herbivoria, annak ellenére, hogy a növényre nézve lényeges eltérések lehetnek az elfogyasztott élő és élettelen szövet aránya, a szövetfogyasztás módja és annak a növényre kifejtett hatása között. A növényi mag is élő szövet, amelyben egy potenciális növény egyed található. A zuzmófajokkal gerinces és gerinctelen herbivorok egyaránt táplálkoznak. A vízi mikro- és makrofiton fogyasztók rendkívül széles köre ismert.

A herbivorokat alapvetően a növények **parazitáinak** tekintjük, mert – a mag és a magból éppen kikelt kis növény (magonc) kivételével – a növényt általában nem pusztítják el, hanem különböző mértékű szövetvesztést okoznak, amely természetesen csökkenheti a növény rátermettségét, azonban ennek hatása több tényezőtől függ. A **magfogyasztók** [a magpredátorok (10.TA4), sok rovar-, több madár- és emlősfaj] potenciális növénygyedeket pusztítanak el. A fogyasztás mértékével, az okozott „kárral” később foglalkozunk.

A természetben a növényevés – pusztán gyakoriságuk következtében – elsősorban a rovarokhoz kapcsolódik (kb. 450 ezer herbivor rovarfaj ismert). Emiatt a fejezet nagy része velük foglalkozik. Jelentőségük hangsúlyossá válik az ember mezőgazdasági és erdészeti tevékenysége és az ott okozott károkkal összefüggésben. Azonban a gerincesek valamennyi rendjében találunk herbivorokat, melyek primer produkciót befolyásoló jelentősége igen nagy lehet. A gerinces ragadozó fajok több képviselője is alkalmanként vagy rendszeresen fogyaszt élő növényi szövetet (pl. a medvefélék, melyek között specialista növényevő is található).

A szárazföldi és vízi közösségekben ugyanazok vagy hasonló „szabályok” érvényesek. A vízi életközösségekben, például a legelésnek megfelelő táplálkozási módot a makroalgák fogyasztása (pl. tengerisünök által), a sziklák és más aljzat felületén, tengeri növényfajokon bevonatot alkotó algafajok eltávolítása (pl. puhatestűfajok által), vagy a lebegő fitoplankton

tömeges fogyasztása jelenti (pl. *Daphnia*-fajok részvételével). Az úszó vagy alámertült vízi növényeken való táplálkozás hasonló élettani és ökológiai kérdéseket vet fel.

A növény vagy növényzet azonban, sok herbivor számára, nemcsak táplálék, hanem rejtőzőhely, alvóhely, szaporodóhely stb. A tápnövény komplex funkciót tölthet be a szaporodásban is. Például a trópusi lápi bagolylepke (*Spodoptera littoralis*) csak a tápnövény és a fajspecifikus ivari feromon illékony anyagainak együttes jelenlétében képes reprodukcióra, a növényi illatanyagok hiányában rokon lepkefajok feromonjára is válaszol (Borrero-Echeverry 2018). A kapcsolat esetenként olyan szoros, hogy inkább a kölcsönösség (mutualizmus) körébe tartozik például az *Agonidae* fügedarazsak vagy a jukkamolyok esetében. A táplálkozás módja is igen sokféle lehet: a nagytestű herbivorok körében is találhatók speciális növényi résszel táplálkozó fajok (pl. az óriáspanda), de a kép igazán változatos a herbivor rovarok körében válik, itt ugyanis a növény valamennyi részére specializálódott táplálkozás is előfordul.

A korábbi felfogást az jellemezte, hogy a zöld növényzet hatalmas mennyisége egyformán rendelkezésre áll valamennyi növényfogyasztó szervezetnek. Csak az 1970-es évektől kezdődően jelentkezett az a nézet, hogy a már korábban is sejtett (a természetgyógyászatban évszázadok óta ismert) növényi kémiai sokféleség nem teszi lehetővé a növények azonos értékű, homogén táplálékként való kezelését. Janzen (1979) extrém megfogalmazásában a herbivor nem latin binominálisokat fogyaszt (utalás a fajok tudományos elnevezésére, a binomiális nomenklatúrára), hanem **másodlagos növényi anyagokat** (MNA-kat, az ún. másodlagos növényi anyagcsere termékeit), hangsúlyozva ezáltal azt a szempontot, hogy a növényevő számára a kémiai oldal fontos. A növényevő és a növényi anyagok sokfélesége közötti viszony jelentőségét nem lehet túlhangsúlyozni egyetlen szempont kivételével: Fraenkel (1959) befolyásos cikke nyomán szélsőséges felfogásként a herbivoria tényét jelölte meg a másodlagos növényi anyagok **létrejötté és fennmaradása okaként**. Ez az állítás ui. jóval messzebbre, a növény–növényevő kapcsolat **evolúciós** kérdéseire vezet, melyekkel egy másik fejezetben foglalkozunk (17.2.5). A növényevők és a növényi kémia kapcsolata rendkívül széles kölcsönhatási felület, amelynek csak egyik – bár jelentős – része a vegyületeknek a növény védelmében betöltött szerepe. Jóval sokrétűbben befolyásolják fogyasztóik és azok fogyasztóinak (pl. parazitoidoknak) az életét: lehetnek feromon prekurzorok, segítik a növény vagy fogyasztójának lokalizálását, metabolikus adaptációra (specializációra) szelektálhatnak, habituációt, vagy asszociatív tanulást válthatnak ki, gazdanövény-váltást okozhatnak, növényi védekező mechanizmusok számára jelzőanyagokként szolgálhatnak, de el is pusztíthatják a fogyasztójukat. Napjainkra ez a terület – a nagyon érzékeny műszeres vizsgálatok lehetősége következtében – rendkívül szerteágazóvá vált.

Elsőként a növények (herbivorok szempontjából) közös vonásaival foglalkozunk. Ezek a növényi **strukturális komplexitás** és a **növényi másodlagos anyagcsere** és termékei. Másodsorra a herbivorok sajátosságait tekintjük át,

két jól elkülönülő, **gerinctelen** és **gerinces**, csoport alapján. Elkülönített tárgyalásuk, a párhuzamok ellenére, speciális vonásaik következtében indokolt.

10.2 A NÖVÉNY SAJÁTÓSÁGAI A HERBIVOR SZEMSZÖGÉBŐL

10.2.1 A növényi architektúráis komplexitás

A vegetáció fenológiai szerkezete a legszélesebb értelmezésben a morfológiai elemek térbeli és időbeli eloszlása, amit a növények moduláris jellege határoz meg. A moduláris szerkezet építkezése a **fraktál**-elven alapul (8.TA2). A növények valamennyi interakciója modulok által valósul meg. A modulok térbeli eloszlása alakítja ki a **strukturális diverzitást**. Ez határozza meg a növényfajra jellemző formát, azaz az **architektúráis komplexitást**, amely lényeges eleme a másik növényegyeddel való kapcsolat módjának és a herbivorok szempontjából fontos vizuális láthatóságnak, észrevehetőségnek („apparenciának”). Az apparencia a növény talaj feletti részeinek – a növekedési formával való összefüggésben – a bonyolultságára, a struktúrák diverzitására és a fitofág általi vizuális/kémiai „észrevehetőségre” (pl. a virág mérete) és elérhetőségre egyaránt utal. Az architektúráis komplexitás mértéke az egész növényállományra nézve növekedik a szukcesszió folyamán és egyaránt fontos a gerinctelen és gerinces herbivorok számára. A nagyobb, bonyolultabb és tartós struktúrájú növényfajok több mikroélőhelyet és forrást szolgáltatnak, ezért nagyobb herbivor abundanciát és fajgazdagságot tarthatnak fenn [pl. fűfajok (*Poaceae* spp.) *versus* tölgyfajok (*Quercus* spp.)].

A növényről nyerhető információk komplex jellegűek (fizikai és kémiai ingerek együttese), ezért azt, hogy a növényi architektúráis önmagában is van hatása a herbivor közösségek összetételére és fajgazdagságára, csak gondosan kivitelezett kísérletekben lehet bizonyítani (23.TA1/2. ábra). Az architektúra a növények herbivor elleni **védekezése** elméletében is jelentőséget kap (15.3(B)).

10.2.2 A növényi strukturális sajátosságok

A növényi fogyaszthatóságot jelentősen befolyásolják a viasz, fitolitek, fás részek, kéreg, latex, tövis, tüske, trichoma és rosttartalom (15.3.3.1).

A levél **rosttartalma** meglepően jelentős fiziológiai és mortalitást okozó faktor. A fenyőtűszövő tükrömoly (*Zeiraphera griseana*, Tortricidae) 3. stádiumú

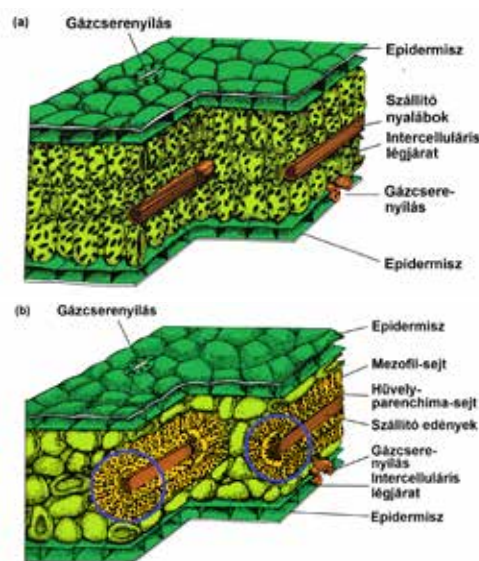


10/1. kép. Fenyőtűszövő tükrömoly (*Zeiraphera griseana*, Tortricidae) lárvája
Fotó: Csóka György

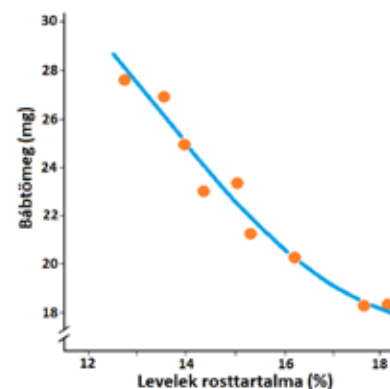
hernyóinak akár 80%-a is elpusztulhat a vörösfenyő (*Larix*) levelének 18%-os rosttartalmát fogyasztva (Benz 1974). A táplálkozásuk intenzitása is lecsökken, aminek eredménye a kisebb báb tömeg (10/1. ábra).

Amint az ismeretes, a C4-es növények szárazabb élőhelyeken terjedtek el, és a megváltozott fotoszintetikus út mellett anatómiai változások is végbementek, például a szállítóanyagok körül speciális mezofil és **hüvelyparenchima** rétegek alakultak ki

(10/2. ábra), amelyek szerkezeti szilárdságot kölcsönöznek. Bár a hüvelyparenchima sejtek táplálékban gazdagok, a feltételezések szerint a C4-es növények emészthetősége kisebb, mert a sejtek vastag falúak és emiatt a fitofág rovarok, például a sáskák, inkább elkerülik ezeket, de az emlős herbivorok is a C3-as növényeket kedvelik. A C4-es növényekben a cukrok mennyisége magasabb, a szárazanyag 10%-át is elérheti (Bernays és Chapman 1994). Barbehenn (2005) egy specialista (*Cammula pellucidá*) és egy generalista (*Melanoplus sanguinipes*) sáskafajjal (Acrididae) etetett C4-es növényt (*Bouteloua curtipendula*, Poaceae) és azt találta, hogy a specialista nagyobb hatékonysággal használta a növényt (58%-ban zúzta szét a parenchima sejteket és vonta ki a tápanyagokat), mint a generalista (24%). Az élőhelyükön egyik sem kerülte el a C4-es növényeket.



10/2. ábra. C3-as (a) és C4-es (b) fotoszintetikus rendszerű növény levelének metszete. A kettő közötti jelentős szerkezeti különbséget a hüvely parenchima adja (kék körökkel jelzettek a „b” ábrán) [Björkman és Berry (1973) nyomán módosítva].



10/1. ábra. A vörösfenyő (*Larix* spp.) a vörösfenyő sodrómoly (*Zeiraphera diniana*) gradációját követően tápanyagban szegényebb és rosttartalomban magasabb leveleket képez, melyeken a hernyók báb tömege jelentősen csökken és nagy százalékuk elpusztul [Benz (1974) után Crawley (1983) nyomán módosítva].

10.2.3 A növényi kémiai komplexitás

A növény legfontosabb vonása egy herbivor faj szempontjából valószínűleg annak kémiai összetétele. Ennek kialakításában – leegyszerűsítve – a primer és a szekunder anyagcsere vesz részt, bár a két fajta anyagcseretípus termékei között néha nehéz különbséget tenni.

A **primer anyagcsere** során a fotoszintézis termékei keletkeznek (cukor, majd keményítő, alkoholok, aminosavak), azok az anyagok, amelyek létfontosságúak a növény számára. A primer termékek, például az aminosavak és fehérjék, jelentősége a herbivor számára vitathatatlan, mert a tápértéket határozzák meg és a növény elfogadhatóságát befolyásolják. Hasonlóan, a cukortartalom nagyon széles körben meghatározza a preferenciát, bár az előfordulása inverz viszonyban van a fehérjetartalommal. A legértékesebb fehérjének az oldható enzimek bizonyulnak, amelyeket könnyű „kivonni” és megemészteni. A szén megkötésében részt vevő ribulóz biszfoszfát karboxiláz esetenként a fiatal levelek oldható fehérjéjének 50%-át is alkothatja, ezért különösen fontos lehet fitofág rovarok számára (Bernays és Chapman 1994).

A tápnövénykör meghatározása szempontjából a **szekunder anyagcsere** termékei fontosak. Az itt képződő anyagok a fő bioszintetikus útvonalakon (sikimi, piruvat és mevalon savak) 7-23 lépésben keletkeznek, néha igen jelentős energiaráfordítással. A növényeket a szekunder anyagcsere termékek hatalmas diverzitása jellemzi, összefoglaló nevük az **allelokémikáliák**. A szerkezetileg azonosított vegyületek száma jóval több mint 100 ezer, de vannak kutatók, akik csak a még nem ismert alkaloidok számát becsülik ennyire. Az egy csoportba vehető anyagokat is igen nagy változatosság jellemzi. Az MNA-k közül sok glükózida-kötés formájában található. Ennek valószínű magyarázata a vizes fázisban való szállítás a növényen belül, de egyúttal az állati sejtmembránon való áthaladás képessége is, amely az aglikon (cukor nélküli) rész sajátosságaival kapcsolatos. A legtöbb anyag az előállító növényre magára is veszélyes (fito-, illetve autotoxicitás), ezért elkülönítetten, inaktív formában tárolják, főként vakuolumokban, vagy speciális szövetekben.

Az MNA-k és a növényevők közötti kapcsolat hangsúlyozása azt a félrevezető benyomást kelti, hogy az előbbiek egyetlen és legfontosabb funkciója az utóbbiak elleni védelemmel kapcsolatos. Ez a téves felfogás teljes mértékben figyelmen kívül hagyta azokat az eredményeket, melyek az MNÁk egyéb funkcióit mutatták ki. A növény szempontjából fontos funkcióik között csak az egyik a növényevők elleni ellenállóképesség vagy annak növelése. Néhány további fontos funkciójuk (Chew és Rodman 1979):

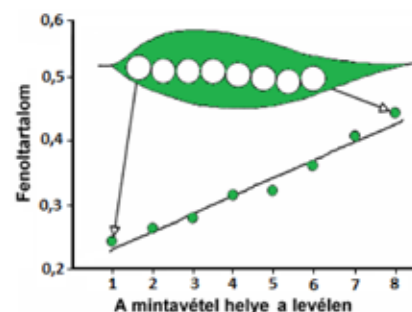
- az allelopátia, azaz egy másik növényfaj növekedésének befolyásolása a környezetbe bocsátott anyagokkal (fitoncidek);
- a napfény által okozott sérülések elleni védelem (pl. Close és McArthur 2002);
- az energia- és esszenciális tápanyagtároló jelleg, ami feltételezi egy vegyület létrehozásának, lebontásának és

újra felhasználásának (turnover) képességét. Például a csillagfürtfajok (*Lupinus* spp., Leguminosae) kinolizidin alkaloidokat hoznak létre, melyek a magvak csírázásakor nitrogén forrásként szerepelhetnek (Wink és Witte 1985);

- antimikrobiális és antivirális funkció.

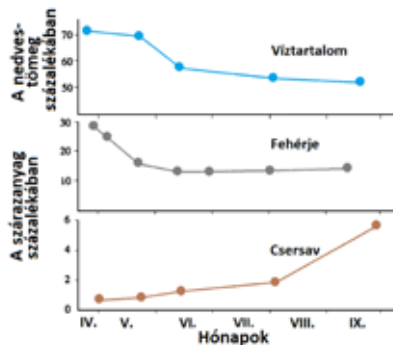
A kémiai ellenállóképesség ökológiai és evolúciós szempontú vizsgálatához ismerni kell a vegyületek előállításának költsége és a védekezésből származó haszon egyenlegét. De ehhez járulhat még a szállítás és tárolás költsége is. Ezt nem csak egyetlen szempont alapján lehet megítélni, ugyanakkor 1-2 funkción túl a vegyületek szerepe csak kevésbé ismert. A ráfordítás és megtérülés egyenlegének becslésére **optimalizációs** modelleket használnak. Ezek felteszik (Simms 1992), hogy a stabilizáló szelekció „optimális” szinten tartja a növény által a herbivorok távoltartása szempontjából termelt fontos vegyületek előfordulását és mennyiségét (15.TA12.2).

A növényekben termelődő másodlagos anyagcsere termékek mennyisége és minősége sok esetben jelentős változékonyságot mutat földrajzi hely, kitétség, évszak, napszak, növényi fejlődési állapot, víz- és tápanyagellátás, növényi testrész, szövet stb. szerint (Rosenthal és Berenbaum 1991). Például a napos helyen növekedett egyedekben gyakran magasabb százalékban található ugyanaz az anyag, mint



10/3. ábra. A keskenylevelű nyár (*Populus angustifolia*) levelének fenoltartalma a kocsány felől a levél csúcsa felé növekedik. Ezért képezi a gubacsait a *Pemphigus populi* (Pemphigidae) gubacsstetű a levél kocsányán. A körök a levélen a mintavételi helyeket jelzik. A fenoltartalmat optikai denzitással mérték [Schoonhoven és mtsai (1998) nyomán módosítva].

az árnyékban élőknben. A reproduktív szervek sokszor jelentősen nagyobb mennyiségben tartalmazzák ugyanazokat a vegyületeket, mint a levelek. Ugyanakkor egyes levelek, sőt levélrészek között is jelentős különbségek lehetnek (10/3. ábra). Ezeket a különbségeket a növényevő megváltozott viselkedése jelzi, de a mai fejlett műszeres kimutatási technika alkalmas a különbségek közvetlen mennyiségi mérésére is. Az alkaloidok, szaponinok, glükozinolátok, cianogén anyagok mennyisége csak ritkán éri el a növény szárazanyag-tartalmának 1%-át, rendszerint 0,01-0,4% körül van. Ezzel szemben más vegyületek, például a flavonoid glükozidákhoz tartozó rutin 20%-ra emelkedhet a japán akác (*Sophora japonica* [jelenleg *Styphnolobium japonicum*], Leguminosae) virágzatában (Couch és mtsai 1952). A csersav származékok pedig 30-60%-át is kiteszik a kocsányos tölgy (*Quercus robur*, Fagaceae) szárazanyag-tartalmának. A csersavak mennyisége a szezón kezdetén alacsony, majd fokozatosan növekedik (10/4. ábra), ami a herbivor rovarpopulációk méretét és életképességét befolyásolja (Feeny 1970). A magfogyasztó rovarokra nézve

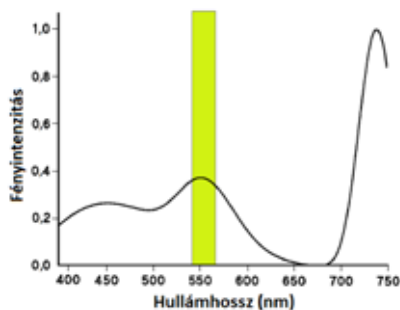


10/4. ábra. A víz-, fehérje- és csersavtartalom szezonális változása a kocsányos tölgy (*Quercus robur*) napfényleveleiben [Feeny (1970) nyomán módosítva].

10.3 A HERBIVOROK TÁPLÁLKOZÁSÁT BEFOLYÁSOLÓ TÉNYEZŐK

Az alábbi kényszerfeltételek (Crawley (1983) – rendszertani besorolástól függetlenül – valamennyi növényfogyasztó szervezetre érvényesek. A **tápnövény** elsősorban táplálék a herbivor számára, és már említettük, hogy számtalan más vonatkozásban is fontos. A **tápnövénykör** azon növények csoportja, amelyek biztosítják a herbivor és utódjainak fennmaradását egy adott élőhelyen. A tápnövénykör nem határozható meg teljes pontossággal laboratóriumi vizsgálatokkal, csak természetben végzett megfigyelésekkel, mert kísérleti/kényszer feltételek mellett a herbivorok elfogadnak olyan növényeket is, amelyekkel sohasem találkoznak természetes körülmények között.

10.3.1 A táplálkozásra és az utódnevelésre alkalmas növény megtalálása



10/5. ábra. Burgonyalevél által visszavert fény (fekete vonal). A színezett rész azt a tartományt mutatja, amihez a burgonyabogarak vonzódnak (a sárgászöld szín, kb. 560 nm hullámhosszúság) [Szentesi és mtsai (2002) nyomán módosítva].

toxikus aminosavak gyakoriak hüvelyesek magjaiban (pl. a latirin a *Lathyrus tingitanus* lednekfajban) és ott a szárazanyag-tartalom 8%-át is eléri. Klonális növényfajoknál a klónok között is jelentős különbségek tapasztalhatók vegyületek koncentrációjában, melyekre a herbivorok reagálnak.

rovar is vonzódással válaszol (10/5. ábra). A répalepke (*Pieris rapae*) tojásrakását a káposztalevél színe és kémiai anyagok (glükózinolátok) együttese váltja ki (Green és mtsai 2015). A trópusi esőerdők *Heliconius* genusba tartozó lepké fajai, a jó látásukról és topográfiai memóriájukról híresek, ami a golgotavirágfajok (*Passiflora* spp.) ugyanazon növényegyeideinek vizuális felismerését, ismételt felkeresését teszi lehetővé (de Castro és mtsai 2018). Az almalégy (*Rhagoletis pomonella*) (8/3. kép) tojásrakás céljára jobban kedveli a nagyobb, piros színű terméseket (Prokopy 1977) (szupernormális stimulus = „egyik végén nyitott preferencia”).

A herbivorok táplálékkeresési viselkedését ritkán **távrolról** és gyakrabban a növény **közeliében** hatásos szaglási (olfaktorikus), de főként az érintési (taktilis) kémiai ingerek irányítják. A növényekből, normális körülmények között is, nagy számú (esetenként több száz) illékony vegyület kerül ki a környező légtérbe és ez még fokozódik sérülés (pl. rágás) hatására. Ezek alacsony molsúlyú terpenoidok, észterek, alkoholok („zöld illat”, pl. cisz-3-hexenil acetát), amelyek vonzó hatásúak. A kevésbé illékony, de a növényi felületen gyakran megtalálható viaszok (pl. alkánok, C17-C35 vegyületek) és még további más anyagok egyaránt információt árulhatnak el a növényevő számára (ezek összeségükben a kairomonok). A növényevő rovarok többségének nagyfokú specializáltsága ellenére is ritka a növényfajok specifikus vegyületeire (pl. a keresztesvirágúakban előforduló glükózinolátokra) mutatott olfaktórikus válasz. A mai felfogás szerint (Bruce és mtsai. 2005) a herbivor rovarok növényekhez való közeledését a fent felsorolt, általánosan előforduló növényi szaganyagok speciális arányainak érzékelése váltja ki. A növények megkülönböztetését pedig a receptorok által közvetített ingerek agyi feldolgozása teszi lehetővé. Más fajokat a talajon való egyenes vonalú mozgás segíti tápnövényük felkeresésében (ez bizonyíthatóan hatékonyabb objektumok megtalálásában, mint a változó irányú). Rendszerint csak a tápnövény közvetlen közelében jelentkezik keresőmozgás kémiai anyagok hatására, amit a bal és jobb antenna receptorai közötti érzékelési különbségek irányítanak. Sok esetben a herbivornak a megtaláláshoz a növénybe kell ütköznie, ami az érintő jellegű ingerek érzékelését, majd a döntést teszi lehetővé, hogy a megfelelő tápnövényhez érkezett-e. Amennyiben nem, a keresés folytatódik. Az esetek jelentős részében a növényhez jutás véletlenszerű, próbaszerencse alapon zajlik. A nagytestű legelésző herbivorok esetében ez annyiban eltér, hogy lényegében a táplálékban mozognak és számukra inkább a toxikus növények elkerülése fontos (10.TA1).

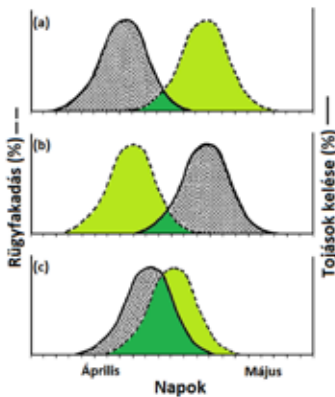
A növényevő szervezetek számára, egyrészt az architektúráis komplexitásból, vagy a növekedési formából eredő sziluett, a nagyobb zöld növényi tömeg olyan vizuális ingert jelent, melyre közeledési válasz indukálódik. Másrészt, nagyon sok növény levélzete reflektál az 560 nm körüli (sárgászöld) tartományban, amelyre több herbivor

A nagytestű herbivoroknál és a soktápnövényű rovarfajok esetében egyaránt fontosak a tanulási folyamatok (pl. habituáció, averzió tanulás), mert pontosabbá teszik a tápnövényválasztást, mivel mintegy „beszűkítik” a tápnövénykört, amelynek szélessége egyébként a növényevő fajok túlnyomó többségénél genetikailag rögzült sajátosság (10.TA1.3).

10.3.2 A tápnövény elfogadása

Miért tárgyaljuk ezt a viselkedési szakaszt az előbbtől elkülönítve, hiszen a kettő szinte egyidejűleg megy végbe? Eddigi ismereteink alapján úgy látszik, hogy a megfelelő növényi táplálék (vagy tojásrakási hely) kiválasztása a táplálkozást (vagy tojásrakást) gátló és stimuláló anyagok megfelelő aránya alapján történik. Míg a stimuláló anyagok (pl. cukrok, aminosavak) jelentősége másodlagos, a táplálkozást gátló (deterrens) növényi anyagok (alkaloidok, fenolok, glükozidák stb.) jelenlétében akár az optimális tápnövény fogyasztása is megakadályozható. Ezt a Jermy által már 1966-ban kimutatott jelenséget Schoonhoven és van Loon (2002) receptor fiziológiai vizsgálati módszerekkel is megerősítette. A „negatív hatású” ingerek jelentősége tehát kiemelkedő (10.TA1).

10.3.3 Fenológiai szinkronizáció



10/6. ábra. Lombfogyasztó lepkefaj (kis téliaraszoló, *Operophtera brumata*, Geometridae) tojáskelésének szinkronizálódása korai rügyfakadású fajokkal (pl. csertölgy, *Quercus cerris*) létfontosságú, mert különben a kikelő lárvák többsége elpusztul. (a) A tojások kelése (szürke felület) nagyrészt megelőzi a lombfakadást (világoszöld felület), csak kis mértékű az egybeesés (sötétzöld felület). (b) A lombfakadás nagyrészt megelőzi a tojások kelését. (c) A tojások kelése és a lombfakadás nagyjából egybeesik [Feeny (1976) nyomán módosítva].

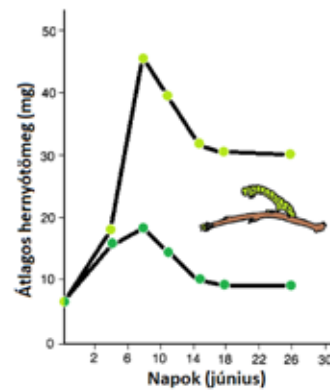
Fontos a fitofág rovar és a növény **fenológiai szinkronizációja** (10/6. ábra). Ha a kocsányos tölgyön (*Quercus robur*) élő kis téliaraszoló (*Operophtera brumata*) (4/4. kép) lárváinak kelése a tojásokból túl korai vagy túl későn következik be, éhezni fognak. Ha a kelés és a rügyfakadás egybeesik, nincs éhezés és nagyobb lombvesztés következik be (Feeny 1976). A pontos szinkronizáció követelményének oka az, hogy a cseresavtartalom a növényben a vegetációs időszak során egyre növekedik, ezért lényeges különbség keletkezik a fiatal és idős lombon fejlődött hernyók testtömegében (10/7. ábra).

Táplálékhiány vagy klimatikus események hatására sok gerinctelen növényevő (puhatestűek,

rovarok) nyári nyugalmi állapotba (fakultatív esztiváció) vonul, a nagytestű herbivorok pedig éheznek. Ez annak a következménye, hogy a testtömegük az allometrikus 0,75 hatvány szerint növekedik, ami zsírszövet felhalmozását engedi meg (Crawley 1989a). Közismert egyes nagytestű afrikai herbivor fajok periodikus vándorlása a táplálék elérhetőségének függvényében.

10.3.4 Optimalis tápnövényválasztás

Az optimalis táplálékválasztás elmélete szerint (16.4.1) az állatok úgy választanak táplálékot, hogy maximális legyen a nettó energiafelvételük, ami feltehetően növeli rátermettségüket. A nőtény rovar törekedik arra, hogy magas tápanyag tartalmú táplálékot fogyasszon, vagy olyan tápnövényre rakjon tojásokat, amely maximális utódtúlélést biztosít. Ez – elméletileg – ebben az esetben a genetikailag meghatározott tápnövénykörben előforduló legkedveltebb növényfaj fogyasztásával valósulhat meg. Amennyiben a rovar nem egyetlen növényfajon él (monofág), a kedveltség eltérő fokozatai rangsorba állíthatók. A valóságban a nőtény rovarnak gyakran kell választania különböző minőségű növények között. Ekkor is a relatíve legjobbat választhatja, de az is előfordul, hogy egy teljesen új és többé-kevésbé alkalmatlan tápnövényre esik választása. A „mama rosszul választott” helyzetre két gyakrabban tesztelt hipotézist állítottak fel: 1. véletlen hiba történt és 2. a nőtény megkísérli kitágítani a tápnövénykört (Courtney és Kibota 1990). Mindkettő jelentős anyai rátermettségsökkenést és utód mortalitást eredményezhet, de az is lehetséges, hogy néhány egyed túlél, amelyek később is az új növényt választják, amelyben magatartási és fiziológiai adaptációk segítik őket (10.TA2 és 10.TA3).

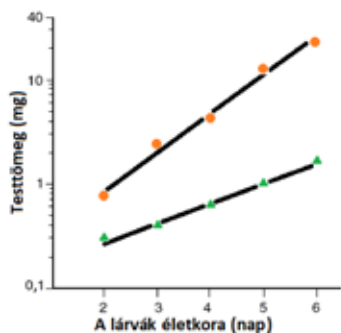


10/7. ábra. A tavaszi aspektus jellegzetes erdei lombfogyasztói az araszoló lepkefajok (Geometridae) hernyói. A fiatal leveleken (a világoszöld pontok) fejlődő hernyók nagyobb átlagos testtömeget érnek el, mint az idősebb leveleken táplálkozók (sötétzöld pontok). A különbség oka a növény idősödő leveleiben egyre nagyobb mennyiségben jelen lévő csersav. Lásd még a 10/4. ábrát is [Feeny (1970) nyomán módosítva].

10.3.5 A herbivorok tápláléka „szuboptimális”

Az 1980-as évekre kialakult az a vélemény, hogy az MNA-k ugyan rendkívül fontosak a herbivorok és növények kapcsolatának alakításában, azonban legalább annyira fontos az optimalis összetételű táplálék felvétele (Jones 1983). Bár a

teljes elérhető növényi biomassa herbivorok által elfogyasztott abszolút mennyisége csekély, a herbivorok relatíve nagy mennyiségű növényi anyagot fogyasztanak. Ez egyrészt a növények alacsony N-tartalmával, a magas C:N aránnyal (40-80:1) magyarázható. A friss levélben 1-3% fehérje, 90% víz és 7-9% szénhidrát található. A levelek 16-18 kJ/g (szárazanyagra számított) energiát tartalmaznak (a rovarok 22-28 kJ/g-ot). A növények nitrogéntartalma 3-4% (szárazanyag alapon), a rovaroké 7-14%, ami indokolja a nagymértékű növényi biomassa fogyasztást, azonban a magasabb nitrogéntartalomra sem azonosan reagálnak a herbivor rovarok. A növényi nedvekkel táplálkozó szívó szájszervű rovarok a floemben 0,004-0,6 térfogat százalék (v%) nitrogént és 1,7-8,6 v% cukrot találnak (Hodkinson és Hughes 1982). A nagymértékű fogyasztás másik oka, hogy az ún. strukturális (szerkezetalkotó, -fenntartó) anyagok mint a cellulóz, hemicellulóz, lignin, pektin, szuberin stb. mennyisége igen magas, ezek pedig túlnyomórészt emészthetetlenek a nem specializált vagy szimbiota szervezetekkel nem rendelkező fajok számára. A rendszerint hosszú, gyakran speciális részekkel rendelkező béltraktus és a mikrobiális endoszimbioták közreműködésével történő lassú emésztés is tükrözi ezt a kényszert. A rostos növényi anyag jelentős része távozik a herbivor ürülékével.



10/8. ábra. A vetési bagolylepke (*Agrotis ipsilon*, Noctuidae) hernyók exponenciális testtömeg gyarapodása mesterséges táptalajon (narancssárga pontok) és kukoricán (zöld háromszögek). A függőleges tengely logaritmikus beosztású [Reese és Field (1986) nyomán módosítva].

A harmadik ok az, hogy valószínűleg nem található olyan növényfaj, amely ne rendelkezne valamilyen élettani hatású anyagcsere-termékkel, amellyel a herbivornak meg kell birkóznia.

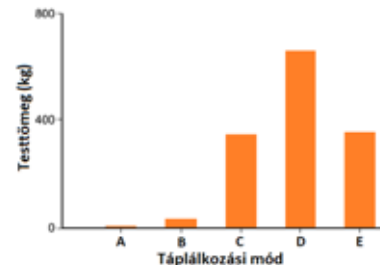
A növényi táplálék szuboptimális jellege könnyen bizonyítható kísérletesen: sok – elsősorban polifág – rovar lárvája könnyen nevelhető mesterséges táptalajon, amelyben egyes összetevők mennyiségét a természetes növényi táplálékban található fölé növelhetjük. Ilyen körülmények között a lárvák szignifikánsan nagyobb testtömeget érnek el (10/8. ábra).

10.4 A NÖVÉNYEVŐK SAJÁTOSÁGAI

A rendszertani hovatartozástól függetlenül azonos vagy nagyon hasonló táplálkozási módok találhatók a növényevők között, amelyek – nem meglepően – elsősorban a fogyasztott növényi részekkel (levél, virág stb.) kapcsolatosak. A 10/9. ábra 178 genus nagytestű emlősfajainak táplálkozási mód szerinti megoszlását mutatja. A példák sora korántsem teljes:

- A **legelészők** (grazers) elsősorban nagytestű (5 kg-nál nehezebb) herbivorok, melyek főként Poaceae-fajokat

fogyasztanak a mérsékelt égövi és trópusi biotópokban (préri, sztyeppe, szavanna, pampa, erdős-sztyepp stb.). Legelészők a rovarok között is találhatók (pl. a sáskák) és az utóbbiak fogyasztása is jelentős. A kifejlett állapotban ragadozó (rovarevő) kételtűek lárvaalakjai (ebihalak) többségükben szintén

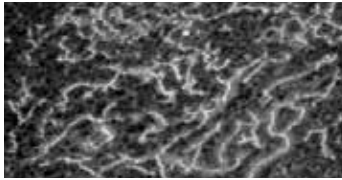


10/9. ábra. Növényfogyasztási típusok megoszlása trópusi emlősöknél (178 genusban, átlagos testtömeg alapján): A = frugivor, B = frugivor/csipegető, C = csipegető, D = csipegető/legelő és E = legelő [Bodmer és Ward (2006) nyomán módosítva].

- legelő herbivorok (algafogyasztók). Ide sorolhatók még a fitoplankton-legelő *Daphnia*-fajok, vagy az aljzat bevonatot alkotó algarétegen táplálkozó kérészek és tegzesek lárvái is.
- A **„csipegetők”** (browsers) többségükben szintén nagytestű herbivorok, amelyek fák, bokrok hajtásait, rügyeit, kérgét, leveleit fogyasztják (pl. az afrikai szavannán a zsiráf és gerenuk, 22/27. kép). Több, erdei életmódú szarvasféle is csipegető.
- **Lombfogyasztó** (arboreális, azaz erdei folivor) herbivoroknak a fán élő és lombbal (alkalmanként gyümölcscsel) táplálkozó fajokat tekintjük: lajhár, koala, sok főemlős, egyes gyík-fajok tartoznak ide, de jellegzetes képviselői a levéldarazsak túlevelűeken, vagy a Geometridae családba tartozó lepkefajok hernyói lombhullató fafajokon.
- A **magfogyasztást** (granivoria) a ragadozás körébe sorolják (10.TA4). Sok sivatagi, félsivatagi rágcsálófaj és számtalan rovarfaj fogyaszt magvakat. A magpredáció szempontjából különösen fontos a **magbank**.
- A **floem-folyadék** fogyasztása, amely a fotoszintetikumokat tartalmazza – test- és szájszerv méretük következtében – a rovarokra (levéltetvek, kabócák, növényevő poloskák) jellemző.
- **Virág-** (florivorok), **nektár-** és **pollenfogyasztók** előfordulnak a puhatestűek, az ízeltlábúak, a hüllők, a madarak és emlősök között is. A nektár nagy energia- és fehérjetartalmú táplálék, ezért sok nem lombfogyasztó rovar (pl. hártvány szárnyú parazitoid), kifejlett (imágó) korban táplálkozik nektárral vagy pollennel. Bár a nektár nem tekinthető élő anyagnak, ami a herbivoria kritériuma, mégis ide sorolják. A virágfogyasztás azért is fontos, mert újabban felmerült a gondolat, hogy a herbivorok szelekciós hatása nemcsak a növények ellenállóképességéhez, hanem a szaporodási rendszerük alakításához is hozzájárult (Wise és Hébert 2010).
- A **gyümölcsfogyasztók** (frugivorok) a csonthéjasok esetében a húsos külső részt (exo- és mezocarpiumot együtt), míg a nem csonthéjas terméseket teljesen elfogyasztják. Az utóbbiak esetében ez a magvak diszperzióját is jelenti. Az alkalmi fogyasztók (pl. tapír, elefánt,

antilopok, nyest) és az obligát gyümölcsfogyasztók (pl. több főemlősfaj, szarvascsőrű madarak) egyaránt fontosak a növényi fajgazdagság fenntartásában. Becslések szerint a növény közösségekben húsos terméseket képző fajok kb. 20%-a produkál kb. 10%-nyi zsírt/olajat tartalmazó a termést, amit főleg madarak fogyasztanak el.

- Nagy jelentőségű és speciális herbivorok földalatti gumó és **gyökérfogyasztása** (fonálférgék, bagolylepkéfajok hernyói, kukoricabogár lárvája, földikutyta, tasakospatkány stb.), amelynek hatása megjelenik a földfeletti részekben is és összességében befolyásolhatja a növényi rátermettséget, de még a közösség összetételét és a szukcesszió irányát is. Például a *Heterodera trifolii* fonálférgel inokulált fehér here (*Trifolium repens*) gyökértömege 141%-kal növekedett a kontrollhoz képest, ami a fertőzésre adott fiziológias válasznak tekinthető. Emelkedett a nitrogén „elszivárgás” a talajba (amit egy másik növény vett fel)



10/2. kép. Légifelvétel közelebbről nem azonosított tasakospatkányfaj (*Thomomys* sp., Geomyidae) járatainak eloszlásáról.

© OJ Reichman és EW Seabloom (2002), doi: 10.1016/S0169-5347(01)02329-1

és gyarapodott a talaj mikroflóra biomasza is, növelve a tápanyag reciklizációját.

A felsoroltakon kívül – testmérettel is összefüggésben – a levélaknázás, gubacs képzés, szárban furkálás stb. is előfordul. Ismerünk ún. **rejtett** (kriptikus) **herbivoriát** is, amely a növényi anyagoknak nem herbivor szervezetek, például hangyák általi elfogyasztását jelenti. A trópusi biomok lombkoronaszintjében található ízeltlábúfajok biomaszájának mintegy 20-40%-át hangyák alkotják, amely az ugyanitt élő emlősök biomaszájának kb. négyszerese (Watts és mtsai 1982). A trópusi óriásfákról rovarölőszerekkel begyűjtött ízeltlábúfajok 94%-a hangya. Hagyományos felfogás szerint ragadozóknak és eltakarítóknak tekintik a hangyákat. Davidson és mtsai (2003) és Hunt (2003) ellenben azt mutatták ki, hogy ha nem is növényi szövetet, de növényi nedveket, extraflórális exudátumokat [a kúszó növényfajok 1/3-a rendelkezik ilyennel, vagy olajban gazdag ún. „gyöngytestekkel” (13.1.2)], pollent, gomba spórát, hifát, levélfelületi mikroflórát (epifillisz) és mézharmatot fogyasztanak. A levéltetvek, pajzstetvek és kabócák (ún. trofobiont herbivorok) ürüléke gazdag cukrokban, ezért a hangyák védik, sőt gondozzák is őket. A védelmet élvező, a növényi nedveket szívogató rovarfajok abundanciája jóval nagyobb, mint a nem védett szívogatóké. A mézharmatot nem pusztán a szénhidrát-tartalma miatt fogyasztják: Gray (1952) kilenc különböző aminosavat és amidot talált jelentős mennyiségben az ananász viaszos pajzstetű (*Dysmicoccus brevipes*, Pseudociocidae) exkrétumában, ami szerepet játszhat a mézharmat fogyasztásában. A hangyafajok alacsony N- és magas szénhidrát-tartalmú táplálékhoz adaptálódtak, ezért például a *Tetraponera* genus fajai szimbiontaik segítségével nitrogént kötnek meg. Mindezeket figyelembe véve,

jóval jelentősebb **közvetett** herbivorhatásokkal kell számolni, mint korábban gondolták.

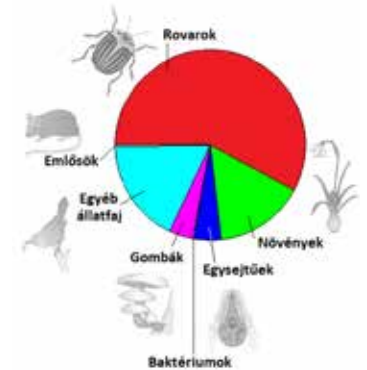
10.4.1 Gerinctelen herbivorok

Puhatestűek. A szárazföldi és vízi puhatestűek körében elterjedt a növényevés. Lágyszárú vegetációban gyakoriak a házas és házatlan növényevő csigafajok. A vízi élőhelyeken előforduló *Lymnaea* genus csigafajai nemcsak radulával (reszelő nyelv), hanem egyfajta „zúzával” is rendelkeznek a fonalas algák hatékonyabb fogyasztására. Ugyanitt a perifiton összetételének változása (kovamoszatok, egysejtű zöldalgák, fonalas zöldalgák és kékmoszatok sorrendben) jelentősen csökkentheti a fogyasztási hatékonyságot.

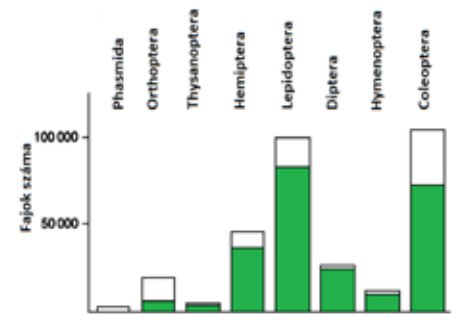
Rovarak. Bár a vizsgálatok és modellek igen széles sávban becsülik a globális fajgazdagságot (Hamilton és mtsai 2013), közel 1 millió rovarfajt írtak le (10/10. ábra). Ezek kb. fele herbivor. A rovarok által okozott növényi biomaszavesztés a becslések szerint nagyobb lehet, mint 0,8 tonna/ha/év, szemben a gerincesekével, amely 0,3 tonna/ha/év.

A herbivor rovarok fajszauma valamennyi rovarrendben jelentős (10/11. ábra) és kb. 170 családot érint. Előfordult, hogy egyetlen

növényfajon 95 növényevő rovarfajt találtak. A specializációt a filogenetikai konzervativizmus és receptor-gének határozzák meg, de ökológiai faktorok (pl. az „ellenségtől mentes hely”, azaz a természetes ellenségek hiánya) is szerepet játszanak (10. TA5). A növényevő rovarok túlnyomó többsége, becslések szerint 75-80%-uk, **tápnövény-speciálista**, ami azt jelenti, hogy általában egy növénycsalád fajain élnek (oligofág fajok), sokszor egyetlen növényfajon (monofágok). A két csoport megkülönböztetésére használják az euri (széles) és steno (szűk)



10/10. ábra. A fajok becsült száma a nagyobb élőlény csoportokban. Rovarak: kb. 1 millió, növények: 265 000, egysejtűek: 80 000, baktériumok: több, mint 4000, gombák: 70 000, egyéb állatfaj: 307 000, emlősök: 4600 faj [Price (2002) nyomán módosítva].



10/11. ábra. A herbivor fajok száma az egyes rovarrendekben. Az oszlopok zöld része a herbivorokon belüli oligo- vagy monofág fajok számát jelzi. A Phasmlida rendre nézve hiányzik ez az információ [Bernays és Chapman (1994) nyomán módosítva].

-fágia kifejezést is (10.TA5). Az utóbbira példák a csertölgyön (*Quercus cerris*) élő, a *Cynipidae* családba tartozó gubacsdarazsak (Hymenoptera), vagy a sivatagi *Larrea tridentata* növényfajon élő *Boottettix argentatus* sáskafaj is, továbbá a közönséges spárgán (*Asparagus officinalis*) megtalálható 3 spárgabogárfaj (*Crioceris* genus, Chrysomelidae). A levélbogarak közé tartozó oligofág burgonyabogár (*Leptinotarsa decemlineata*) a Solanaceae család tagjaira specializálódott, de közöttük sem fogyaszt el minden fajt, illetve ezek nem azonos értékűek számára (10.TA1/2. ábra). A szűk tápnövénykörűek a polifág fajokkal szemben nem mutatnak tanulási képességeket, a tápnövényükről szerzett specifikus vegyület(ek) jelzése elegendő a növény elfogadásához. A specializáció kialakulásában a forrás elérhetősége és gazdagsága is közre játszhat, de a kis testmérettel (pl. tripszek) is kapcsolatos. A kisméretű herbivorok hozzáférése a speciális növényi szövetekhez könnyebb, mint nagytestűek esetében, melyek több növényi modulot fogyasztanak el egyszerre.



10/3. kép. Sivatagi vándorsáska (*Schistocerca gregaria*) nőstény tojásrakás közben
© C Kooyman, Wikipedia

Szélsőségesen polifág fajok számát a rovarok között az Afrikában elterjedt sivatagi vándorsáska (*Schistocerca gregaria*), az európai káposztabagoly-lepke (*Mamestra brassicae*). A polifág rovarok étrendje alkalmanként több száz növényfajt foglalhat magában, több tucat növényesaládból. Mégis viszonylagos a polifágia „szélessége” is, mert az ilyen fajokon belül megfigyelhetők „speci-

alizált” populációk, amelyek az elterjedésük egyes részein megtalálható növényfajokat fogyasztják inkább (Fox és Morrow 1981). Az oligofág fajoknál is kimutatták a lokális specializáció lehetőségét. Alapja lehet a tápnövények fenotípusos variabilitása, amely diszkrét forrásfoltokként jelenik meg és a csökkent diszperziós képességű fajokban lokális adaptációt válthat ki. Egy metaanalízis (van Zandt és Mopper 1998) szerint nem a diszperziós különbségek, hanem a külső (levélen) vagy belső (szárban) növényi részeken való táplálkozás befolyásolta a specializációt (10.TA5).



10/5. kép. Szárazföldi növényevő tarisznyarák (*Discoplax hirtipes*, Gecarcinidae)
© H-C Liu

Rákok. Vízi herbivornak tekinthető evezőlábú (Copepoda) és ágascsapú (Cladocera) rákok, utóbbiak közül például a *Daphnia*-fajok tengeri kovamoszatokkal és sok más fitoplankton alkotó fajjal táplálkoznak. Az előbbieket a herbivor biomassza 70-90%-át is kiteszik és ürülékük igen fontos a fitoplankton termeléséhez. A kb. 600 gramm tömegű *Discoplax hirtipes* (Decapoda)



10/4. kép. Káposztabagoly-lepke (*Mamestra brassicae*, Noctuidae) Fotó: Csóka György

tarisznyarák trópusi erdőkben (pl. a Karácsony-szigeteken) él és a zöld levelek kb. 20%-át teszik ki étrendjének, de táplálkozni lehullott gyümölcscsel és más növényi eredetű anyaggal is. Szárazanyagra és testtömeg kg-ra számítva naponta 4,5 g fügelevelet fogyaszt (Greenaway és Raghaven 1998). Az USA déli területein és Mexikóban honos *Procambarus clarkii* édesvízi rák az érdes tócsagazt (*Ceratophyllum demersum*) kedveli, mert ez nem tartalmaz táplálkozást gátló anyagot (Bolser és mtsai 1998). Lokális táplálkozási adaptációt egy polifág növényevő tengeri ászkarák (*Idothea balthica*) esetében is tapasztaltak. A *Fucus*, *Ulva* és *Zostera* algenusok fajai közül mindig a helyileg elérhető fajhoz kötődik a fogyasztás (Bell és Sotka 2012).

Tüskésbőrűek. Az Echinodermata törzs tagjai, a tengerisünök (Echinoidea) a tengeri algaerdők, a tengeri uborkák (Holothuriodea) több tagja pedig a fitoplankton herbivorjai. A tengerisünök elsősorban a frissen meglepedett egyedeket fogyasztják, az algák emésztése a gyomor-caecum szakaszban történik.

10.4.2 Gerinces herbivorok

A rovarfajok száma mellett eltörpül a 4600 emlős-, a kb. 9600 madárfaj, és más gerinces csoportok fajszáma. Növényevő szervezetek valamennyi gerinces-osztályban előfordulnak, mégis mindössze kb. 200 nagytestű, gerinces herbivor faj gyakorol jelentős hatást a vegetációra a mintegy 1000 fajra becsült emlős herbivor között. („Nagytestű”-nek az 1-5 kg-nál nagyobb testtömegű herbivorokat tekintjük.)

A majdnem 24 ezer csontoshalfaj között kb. 650 lehet a növényevő **halfajok** száma, melynek többsége a pontyfélékhez (Cyprinidae) tartozik. A herbivorია ténye a halak esetében nem egyértelmű, mert rendszerint másfajta táplálékot is felvesznek, emiatt egyes kutatók inkább omnivoroknak tekintik őket. Itt említjük meg, hogy a táplálkozást szabályozó faktorok lényegében azonosak a szárazföldi és vízi környezetben. Például a vörösszárnú keszeg (*Scardinius erythrophthalmus*) és az amur (*Ctenopharyngodon idella*) egyaránt a fenoltartalom alapján utasította el a füzéres süllőhínárt (*Myriophyllum spicatum*) választási tesztben (Dorenbosch és Bakker 2011). A herbivor halfajok a korallpadokon a leggyakoribbak, itt 50 faj is előfordulhat egy közösségben. Algafogyasztásuk a legelésnek feleltethető meg. A beltartalom áthaladása gyors, ami azzal függ össze, hogy sok szervesanyagot is felvesznek. A tengeri barna és vörösalgákban a cellulóz aránya jóval kisebb (1-8%) a teresztris növényfajokhoz képest (30%), ami a felvett anyag feldolgozását megkönnyíti (Choat és Clements 1998). Ugyanakkor az algatáplálék minősége igen alacsony, ami felveti azt a kérdést, hogy miként lehetséges magas metabolikus ráta fenntartása. A szerzők szerint a táplálékukban jelentős arányú a detritusz fogyasztás, ami a rajta növekvő mikrobiális réteg miatt fontos fehérjeforrást jelent. Négy fontosabb emésztési mechanizmust ismernek, amelyek gyakran keverten fordulnak elő: (a) savas környezet a gyomorban, (b) zúzaszerű daraboló gyomor, majd

lebontás (c) darabolás a faringeális állkapcsokkal, majd lebontás, és (d) mikrobiális fermentálás a hátsóbéli szakaszon.



10/6. kép. Észak-amerikai ökörbéka
(*Rana catesbeiana*, Ranidae)
© CD Howe

A **kétéltűek** között a lárvák (ebihalak) növényfogyasztása ismert, több faj szájszerve algabevonat eltávolítására alkalmas. Az észak-amerikai ökörbéka (*Rana catesbeiana*) ebihalának hátsó belében zajló fermentációs emésztési energiasszükségletének 20%-át nyeri az algákból. A bélrendszer hosszú, nagy térfogatú, a szimbioták a vastagbélben található. A táplálék áthaladási időtartama kb. 6 óra (Pryor és Bjorndal 2005). A **hüllők** osztályában mind a teknősök [pl. Dél-Európában a szegélyes (*Testudo marginata*), a mór (*T. graeca*) és a görög teknős (*T. hermanni*) vagy a galapagos óriásteknős (*Chelonoidis niger*], mind pedig a gyíkok között találhatók herbivorok. A több mint 7800 faj közül azonban csak kb. 2%-ot érint a növényevés (Espinoza és mtsai 2004). A kb. 450 gyíkfaj közül <1%-nyi étlendjében található >90%-ban növényi táplálék. Ezek az Iguanidae, Corytophanidae, Gerrhosauridae, Agamidae, Xanthusiidae, Teiidae és Tropicuridae család tagjai. Elsősorban lombfogyasztók, speciális fogazattal (Cooper és Vitt 2002). Nevezetes a Galapagos-szigeteken élő tengeri leguán (*Amblyrhynchus cristatus*), amely egyike a nagytetű herbivoroknak, amely víz alá merülve makroalgákkal táplálkozik.



10/7. kép. A Galapagos-szigeteken honos tengeri leguán
(*Amblyrhynchus cristatus*, Iguanidae)
© RAF-YYC

A **madarak** osztályában a teljes fajsza kb. 20%-a, azaz kb. 2000 faj tekinthető növényevőnek [magevő- (pl. pintyfélék), lombevő- (pl. hoacin) és legelő fajok (pl. lúdformák)], melyek az Anseri-, Galli-, Gru-, Cuculi-, Columbi-, Passeri-, Psittaci-, Trogoniformes és más rendekben található. Azokat a fajokat is ide soroljuk, melyek nektárral táplálkoznak [kolibrik (Trochilidae), nektármadarak (Nectariniidae), mézevő madarak (Meliphagidae)]. Nem véletlen, hogy a zöld lomb fogyasztása ritka a madarak között. Azokra, amelyek lombbal táplálkoznak, hosszabb bélrendszer, nagyobb testtömeg és korlátozott repülési képesség, vagy röpképtelenség jellemző. A röpképtelenség alapvető oka



10/8. kép. Örvös lúd
(*Branta bernicla*, Anatidae)
© Andreas Trepte

azonban a lombtáplálék igen alacsony energiataralma, amely nem fedezi a repüléshez szükséges energiát. Kivételt képeznek a legelésző lúdfélék (Anseriformes) és vízinövényekkel is táplálkozó récefélék (Kunz és Ingalls 1994). Ezeknél nincs összefüggés a testtömeg és a herbivoria között és a legtöbbjük jó repülő, amelynek emésztési háttere van (10.TA6.1.2). A sarki lúd (*Chen caerulescens* [jelenleg *Anser*]), a kanadai lúd (*Branta canadensis*) és az örvös lúd (*B. bernicla*) tömegesen jelennek meg (több millió madár) a Hudson-öböl partvidékén (Kanada) és jelentős hatással vannak a vegetációra (a primer produkció 90%-át is elfogyasztják).

Az **emlősfajok** hozzávetőleg 65%-a él részben vagy kizárólag növényi táplálékon a következő megoszlásban: Marsupialia 48%, Chiroptera 33%, Lagomorpha, Rodentia, Perissodactyla, Artiodactyla 100% (Hendrix 1988). Valamennyi főemlős fogyaszt növényi anyagot vagy elsődlegesen (pl. gorilla-, kolobuszfajok), vagy kiegészítve azt ragadozással (pl. csimpánz). Legelésző főemlős a barna pávián (vagy dzselada, *Theropithecus gelada*, Cercopithecidae) az Etióp magassíkságon. A felsoroltak túlnyomó többsége szárazföldi, de vízi herbivorok (pl. a dugong- és manátusz-félék) is előfordulnak. A felsoroltak túlnyomóan generalista lombfogyasztók. Testtömegük nagyobb, mint a gerincteleneké (1-5000 kg). Táplálékkeresésük elsősorban vizuális ingereken alapul. Élőhelyek szerint jelentősen eltérhet a herbivorok biomasszája: a trópusi szavannákon kb. 6000 kg/km², míg a trópusi esőerdő talaján csak 300 kg/km², de ugyanitt a lombkoronában található folivor emlős biomassa 450-1500 kg/km² (Coley és Barone 1996). Az utóbbiak egyedi testtömege ugyanakkor lényegesen kisebb, ami a fán éléssel és az ottani mozgással függ össze. Az emlős herbivoria alsó testtömeg határa kb. 50 g. Ennél kisebb termetű növényevő emlősök főleg magokkal táplálkoznak. A testtömeg és a táplálék minősége **fordított** arányosságot mutat: minél rosszabb minőségű a felvett táplálék, annál nagyobb a herbivor testtömege. A gerinces herbivorok testtömeg eloszlása **logaritmikus** típusú (18.5.1), azaz a kistömegű fajok száma nagy, a nagytömegűeké alacsony.

Ki kell emelnünk a lombfogyasztó denevéreket, mert növényevésük következménye élesen különbözik a lombfogyasztó madarakétól, ui. nincs hatással a repülési képességükre és nem mutatnak a növényi anyag emésztésével kapcsolatos anatómiai módosulásokat sem. Ennek háttere Lowry (1989) szerint az, hogy például a fekete repülőroka (*Pteropus alecto*) a leveleket csak összemorzsolja és a növényi nedveket kiszívja, de a rostos részeket nem nyeli le. A növényi nedv a levél nyers fehérje kb. 50%-át tartalmazza, melynek kb. 36%-a hasznosítható. Ismeretes, hogy a denevérek más taxonjai nektárt, pollent és gyümölcsöket fogyasztanak, melyek jóval nagyobb



10/9. kép. Az Ausztráliában honos fekete repülőroka
(*Pteropus alecto*, Chiroptera)
Fotó: Török János

energiamennyiséget szolgáltatnak. A gyümölcssevő denevéreket preadaptáltak gondolják a lombevést tekintve.



10/10. kép. Keleti gorilla (*Gorilla beringei*, Hominidae)
© Daniel Aufgang

A főemlősök közül, így például a keleti gorilla (*Gorilla beringei*) táplálékát leginkább lomblevelek és gyümölcsök alkotják, melyek fogyasztása szezonális. Naponta két alkalommal 4-4 órán át táplálkoznak folyamatosan és ezalatt a hímek kb. 19, a nőstények 15 kg zöld növényi részt vesznek fel. A fiatalok táplálék választása tükrözi a sok faj esetében ismert válogatási folyamatot (10.TA6), amennyiben azokat a növényi részeket fogyasztják, amelyekből relatíve több esszenciális anyaghoz (foszfor, vas és cink) jutnak. Bár a hímek abszolút mennyiségben több táplálékot fogyasztanak el, mint a fiatalok vagy a nőstények, az utóbbiak testsúly kilogrammra számított fehérje és tápanyag felvétele magasabb. A gorillák jelentősen nagyobb energiafelvételt mutatnak, mint az ember vagy a házi sertés (Rothman és mtsai 2008). A gorillák a vizsgált helyen (Bwindi Nemzeti Park, DNY-Uganda), más főemlősökhöz, de akár a nyugat-afrikai gorillákhoz képest is, egész évben kiegyensúlyozott táplálkozást folytattak. Ezzel ellentétben a borneói orangutánok (*Pongo pygmaeus*) csak a gyümölcsökben gazdag időszakban képesek kellő zsírmennyiség képzésére. Mivel a gorillák étrendje nagy százalékban tartalmaz rostokat, nem meglepő, hogy a nyugati gorilla (*Gorilla gorilla*) ürülékében kimutattak a Neocallimastigomycetes osztályba tartozó anaerob gombákat, amelyeknek fontos szerepük van a növényi rostok lebontásában (Schulz és mtsai 2018).



10/11. kép. Antillai manátusz (*Trichechus manatus*, Trichechidae)
© Ramos Keith, U.S. Fish and Wildlife Service

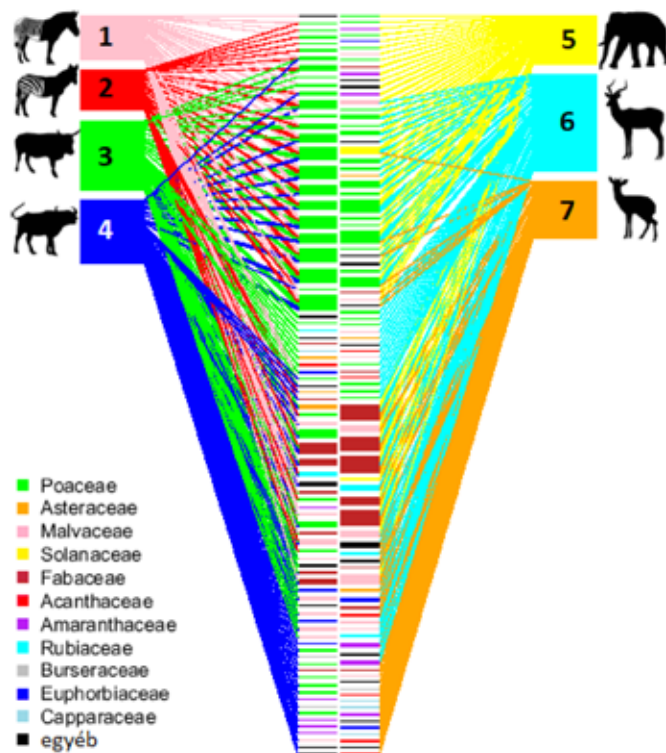
Syringodium filiforme és a *Halophila* genus egyik faja), a vörös mangrove (*Rhizophora mangle*), legalább 3 algafaj (*Ulva*, *Chara* és *Lyngbya* genusok fajai), sőt gerinctelenek (szivacsok és kovamoszatok) is szerepelnek táplálékként (Allen és mtsai 2018).

A nagytetű herbivorok között, a fogyasztott növényfajok számát tekintve, sok **generalista** faj található. Az afrikai és a hátsó indiai elefánt is generalista. Kivételek azonban a nagy vagy közepes testmértűek között is adódnak, mint például a bambuszajtásokon élő bambusz medve vagy óriás panda (*Ailuropoda melanoleuca*), a hat madagaszkári bambuszmakifaj,

vagy az eukaliptuszfajokra adaptálódott erszényes, a koala (*Phascolarctos cinereus*). Jellegzetes **forrásfelosztás** és relatív specializáció mutatkozik a Serengeti síkságon legelésző generalista herbivor emlősök között, amit molekuláris genetikai vizsgálatok is megerősítenek. A szegregációban a testméret meghatározó jelentőségűnek tűnik (10/12. ábra). Nem hagyható

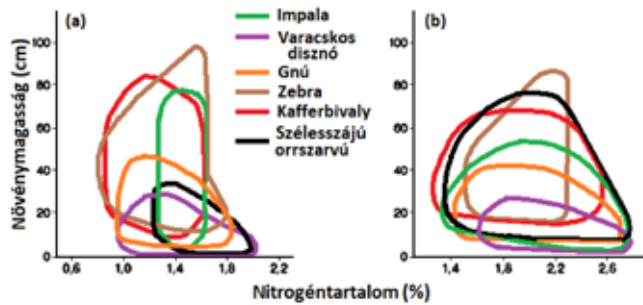


10/12. kép. Arany bambuszmaki (*Haplemur aureus*, Lemuridae)
© R Kramer



10/12. ábra. Legelő fajok (bal oldalon) és csipegetők + elefánt (jobb oldalon) étrendjének összetétele és hasonlósága növénycsaládok szerint. A zebrák (1 és 2) és az elefánt kivételével valamennyi kérődző. A színek megfelelnek a növénycsaládok színjelöléseinek. A vonalak vastagsága és a közepén látható téglalapok vastagsága arányos a növénycsalád fogyasztásával (táplálkozási gyakorisággal). Az ábra elkészítéséhez az állatok ürülékéből vett minták DNS tartalma és a Bray-Curtis hasonlósági index szolgált [Kartzinel és mtsai (2015) nyomán módosítva].

figyelmén kívül az sem, hogy egyes fajok kérődzők, mások nem. A forrásfelosztás szelektív legelés folyamatában valósul meg. Az impala (*Aepyceros melampus*) a fűfélék levéllemeztét és kétszikűek rügyeit, friss levelét és hajtásait fogyasztja (ezek fehérjetartalma legnagyobb); a topi (*Damaliscus lunatus*) a még zöld füvek levéllemeztét legeli és elkerüli a szarát és a levélhüvelyt; a kafferbivaly (*Syncerus caffer*) zöld és száraz, rostos növényi részeket egyaránt fogyaszt. A szelektivitás egyidejűleg úgy valósul meg, hogy jelentősen eltérő testmértű fajok kevert populációi legelésznek



10/13. ábra. A dél-afrikai Hluhluwe iMfolozi természetvédelmi terület szavannáin hat nagytestű herbivor faj elkülönülése két niche-tengely mentén, a növények magassága és nitrogéntartalma alapján (a) a száraz és (b) az esős évszakban. A növények magasságában egyik évszakban sincs jelentős elkülönülés, míg az N-tartalom esetében a két évszak között minden fajnál észlelhető eltérés: az esős évszakban nagyobb N-tartalmú növényeket fogyasztanak [Kleynhans és mtsai (2011) nyomán módosítva].

egymás közelében (Jarman és Sinclair 1979). A fentieket megerősítendő, csak csekély niche-szegregáció mutatkozik szezonálisan két niche-tengely, a táplálék nitrogéntartalma és a fűfélék magassága szerint (10/13. ábra). Azonban a fűfélék sem jelentenek homogén forrást, mert különböznek tápanyag, szilárdító szövet, fitolitek, növekedési gyorsaság stb. tekintetében. Az ismételt legelés ugyanazokon a helyeken azt biztosítja, hogy a magasra növekedő és kevésbé értékes táplálékot adó fűvek ne váljanak dominánssá és árnyékoló hatásukkal ne szorítsák ki a viszonylag jobb minőségű, rövidszárú fajokat. Ausztráliában, az eukaliptuszfajokon élő **specialista** erszényes herbivorok forrásfelosztását az MNA-k határozzák meg, például a szideroxilon előfordulása és mennyisége (az *Eucalyptus sideroxylon* nevéből származik). Három túlnyomóan herbivor erszényesfaj [az óriás sikló erszényes (*Petauroides volans*), a közönséges gyűrűsfarkú erszényes (*Pseudocheirus peregrinus*) és a közönséges rókakuzu (*Trichosurus vulpecula*, Phalangeriformes alrend)], valamint a koala közül a sikló erszényes jobban tolerálja a vegyületet és ezért a *Symphomyrtus* alnembe tartozó fafajok felső levelein is táplálkozhat, amelyet a koala nem ér el. A többi faj csak az *Eucalyptus* alnem fajnál táplálkozik, amelyek a nevezett vegyületet nem tartalmazzák (Jensen és mtsai 2014).

Lehetséges, hogy egyes herbivorok legelésükkel serkentik a fűfajok növekedését (☞ (facilitáció) (14.7.2 és 14/17. ábra) és így alkalmassá teszik őket más fajok számára (legelési szukceszzió, McNaughton 1976). A fent leírt forrásfelosztás a legelő fajok között versenyt is jelenthet, ami fontos szerephez juthat a közösségek szerveződésében. (A herbivorok közötti interspecifikus verseny kérdését lásd a 21.TA4-ben.)

10.5 A NÖVÉNY ÉS HERBIVOR KAPCSOLATA

A mintegy 250 ezer növényfaj filogenetikai pozíció, fajsza és abundancia tekintetében egyaránt rendkívül változatos növényevő közösségeket táplál. Az emlős herbivorok (pl. mezei nyúl, őz) növényközösségekre gyakorolt hatása kísérletes

vizsgálatokkal igazolható. Óriási növényi biomassa növekedést láthatunk a kerítéssel herbivormentessé tett területeken, a herbivorok által legelt területekhez képest. A növényvilágra gyakorolt jelentős hatásuk ellenére azt tapasztaljuk, hogy a szárazföldi és vízi növényzet által létrehozott primer produkció jelentős része megmarad, annak ellenére, hogy nagyméretű növényevő-populációk fogyasztják. Esetenként, bizonyos lokalitásokban és egyes években a primer produkció jelentős hányadát azonban elfogyasztják. Például rovar vagy tengerisünök túlszaporodások (gradációk) alkalmával nagy területeken marad lomb nélkül a növényzet vagy „aljnövényzet” és makroalga telepek nélkül a tengerfenék. Ilyen **tarrágást** (defoliációt) okoz időnként a hazai tölgyesekben az amerikai gyapjaslepke (*Lymantria dispar*) hernyója, sőt az idős fák egy része el is pusztulhat. Szerencsére a **gradációk** ritkák, azonban arra rámutatnak, hogy azok a szervezetek, melyek zöld növényeket fogyasztanak, alkalmanként hatalmas populációméreteket képesek elérni. Miért nem nagyobb mértékű a primer produkció elfogyasztása? Az egyik legnagyobb hatású szakkikk, mely ennek okaira megkísérelt rámutatni (Hairston és mtsai 1960) főként



10/13. kép. A *Strongylocentrotus droebachiensis* tengerisün túlszaporodása egy makroalga (*Laminaria hyperborea*) erdőben Norvégia partjainál © Stein Fredriksen (Norderhaug KM et al. 2021. doi: 10.1007/s13280-020-01362-4)

a herbivor fajok ragadozóinak, parazitáinak és kórokozóinak – mint szabályozó faktoroknak – a jelentőségét hangsúlyozta és jóval kevésbé a növények kémiai és más sajátosságait, melyek a növény–növényevő kapcsolat sarkalatos pontjait jelentik, mert ezekről vajmi keveset tudtak akkor. A ritka gradációk és az elfogyasztott növényi biomassa általában alacsony tömege ellenére szélesen elterjedt felfogás (pl. Coley és Barone 1996), hogy „minden növényi tulajdonság a herbivorokkal való kapcsolat eredménye”. Ez a vélemény, elméleti alapokon állva, Ehrlich és Raven (1964) nagyhatású cikke nyomán és a populációs kölcsönhatások szintjén kapott széles elfogadást (17. fejezet). A növényi evolúcióval foglalkozó szakkönyvek azonban figyelembe sem veszik a herbivorokat mint evolúciós tényezőket és egyéb faktorokat tartanak fontosnak.

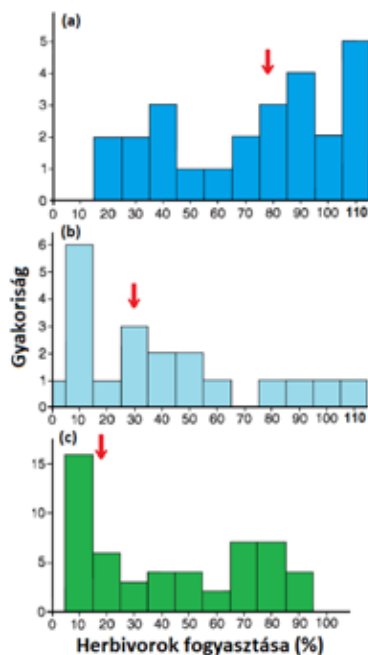
A növény–növényevő kapcsolat – bár legtöbb vizsgálat a populációk szintjén zajlik – valójában növénytársulásokat, így az egész vegetációt érintik. Az élőlényközösségekben egyidejűleg számtalan és különböző mértékben specializálódott herbivor fogyaszt növényeket és egyetlen növényegyeden is tucatnyi herbivor faj fordulhat elő.

10.5.1 A növényre gyakorolt herbivorhatások

A **vizsgálati módszerek** körét általában a növényevők táplálkozásának megfigyelése és mérése jelenti természetes vagy mesterséges körülmények között. Gyakori a herbivor kizárása, a

mesterséges szöveteltávolítás, a szimulált herbivoria alkalmazása is (pl. levelek levágása). Az utóbbiról bebizonyosodott, hogy a hatása nem azonos a herbivorokéval (lásd a 15. fejezetben).

Mai ismereteink azt mutatják, hogy a szárazföldi rendszerekben a növényevő szervezetek a szárazanyagként mért éves



10/14. ábrák. Herbivorok által fogyasztott nettó primer produkció (24.3) három ökoszisztémában. (a) Alga fogyasztás akvatikus rendszerekben, (b) szubmerz és nem víz alatti edényes makrofita növényfajok fogyasztása akvatikus rendszerekben, és (c) a primer produkció fogyasztása teresztris rendszerekben. A piros nyilak a medián értékeket mutatják (79, 30 és 18% az ábrák sorrendjében) [Cyr és Pace (1993) nyomán módosítva].

10.5.1.1 Hatás a növényi architektúrára

Nem a leglényegesebb hatások közé tartozik, azonban egyes biomokban szembevető a **növényi architektúra** megváltozása a herbivorok hatására. A tundra ökoszisztémákban a fűzfajok (*Salix* spp.) növekedési formája lényegesen átalakul a sarki (*Lagopus lagopus*) és a havasi hófajd (*L. muta*), valamint a jávorszarvas (*Alces alces*) csipegető tevékenysége következtében, amely a csúcsrügyekre összpontosul. Ezek 30-55%-át eltávolítják az említett herbivorok és ezáltal 40-60%-kal



10/14. kép. Havasi hófajd (*Lagopus muta*, Phasianidae) nyári tollazattal © böhringer friedrich

több új rügy és kétszer több hajtás jelenik meg a növényeken. Az oldalsó és járulékos rügyek növekedésével a növények bokorszerűvé alakulnak. A növekedésbe fektetett energia azonban csökkenti a virágzásra fordítható mennyiséget (Christie és mtsai 2014). A bokor-jellegű növekedés kedvező a jövőbeli táplálkozás tekintetében.



10/15. kép. Jávorszarvas (*Alces alces*, Cervidae) © Paxson Woelber

10.5.1.2 Növényi rátermettség és károsodás

A károsodás, kártétel antropomorf kategória, amelyet nehéz a természetben meghatározni. Károsodásról akkor beszélhetünk, ha a növényi szövet eltávolítása olyan jellegű (minőségben vagy mennyiségben), hogy befolyásolja a rátermettséget. Ebből az következik, hogy lehetséges olyan herbivor fogyasztási szint, amely még nem minősül károsodásnak. Vannak olyan növényfajták (pl. a paradicsom, *Lycopersicon esculentum*, egyes nemesített változatai), amelyek hatalmas biomasszát hoznak létre, ezért a termésprodukción nem mutatkozik meg a herbivorok hatása (ez a **növényi tolerancia** egy formája).

Az ismételt defoliáció drasztikus hatással járhat. Például a gyapjaslepke (*Lymantria dispar*) által okozott egyszerű defoliálás tölgyállományban kb. 5%-os mortalitást okoz (elsősorban az egyébként is gyenge vagy beteg fák pusztulnak el). Ha a jelenség ismétlődik és a lombzat nagy részére kiterjed, akkor akár 80%-os mortalitás is bekövetkezhet az állományban. Egyetlen defoliálás is végzetes lehet, ha az a csíranövényeket érinti.

A károsodást mérsékelheti a már említett **kompensáció** (15.TA10.3 pont és 15.TA10/1. ábra). A kompenzáción általában a szövetek újbóli növekedésével fejezzük ki, azonban a szénhidrát tartalékok mobilizálása, vagy a még nem sérült növényi részekbe irányuló fokozott tápanyagtranszport is ezt a szerepet tölti be. Fontos, hogy a herbivor tevékenység milyen szövetféleséget érint. Például a kéregfogyasztás jelentéktelennek tűnhet, azonban a fotoszintetikumok szállítása itt történik, ezért a kéreg eltávolítása súlyos károsodást okozhat. **Károsodás** (15.TA10.3 pont és 15.TA10/1. ábra) akkor következik be, ha a herbivorokból keletkező tömegvesztés vagy egyéb következmény nagyobb mértékű, mint a növény kompenzációs képessége.

A herbivorok azonban nemcsak szövetvesztést és az abból eredő rátermettségcsökkenést okozhatnak, hanem passzív (kültakaróhoz tapadt termések) vagy aktív **magterjesztést** is végezhetnek (6.TA3, 13.1.3.2). A termés herbivorok általi elfogyasztása sok esetben növeli az esélyt, hogy a magvak a termő fától nagyobb távolságra kerüljenek. Az exokarpium eltávolítása után a mag sokszor intakt marad az emésztőrendszeren áthaladva és a számára kedvező élőhelyre is kerül. Egyes növénypopulációkban az új egyedek megjelenése szünetelhet, ha a „megfelelő” diszperziós ágens hiányzik. A megfelelő azt is

jelentheti, hogy a magvaknak szüksége van arra a mechanikai behatásra (a külső magrétegek koptatására), amelyben például egy nagyobb testű madár zúzógyomrában van részük (lásd egy speciális eset tárgyalását 27.TA8-ban). A magvakat táplálékként összegyűjtő és elrejtő állatok tevékenysége alapvetően negatív, ellenben mégis segítik a növény terjedését is, mert a magvak nagy részét ugyan elfogyasztják, azonban egy kisebb százalékuk kikel azon a helyen, ahová elrejtették és ezen kívül az anyanövénytől is rendszerint távolabbra kerül.

Az 1970-es évek óta feltételezték, hogy az erdei lombfogyasztó rovarok (pl. a gyapjaslepke, a tölgyilonca (*Tortrix viridana*) és a Geometridae család polifág fajtái) gradációi által okozott esetenként súlyos defoliációk tipikusan N-hiánnyal jellemezhető erdőkben jönnek létre, de nem járnak olyan katasztrofális következményekkel, mint azt gondolnánk. A feltételezés szerint ui. a lehulló (és még sok lebontatlan anyagot tartalmazó) hernyóürülékből származó nagy mennyiségű N újrafelhasználásra kerül, és az újranövekedést serkenti. Ez pedig jóval gyorsabb folyamat, mint a lomblevelek lebomlása. A vízgyűjtő területeken végzett vizsgálatok szerint az ürülékből származó N azonban nem jelent meg a vízfolyásokban nitrátként, tehát helyben maradt a területen. Egy oknyomozó vizsgálat (Lovett és Ruesink 1995) kimutatta, hogy az N valójában hosszú ideig (akár 120 napig is) „nem mozdul”, immobilizálódik és a növény sem veheti fel! Ennek oka az, hogy a magas C-tartalom (kb. 20:1/C:N-arány) serkentően hat a mikrobiális (főként gomba) növekedésre, amely testanyaggá alakítja a jelenlévő N-t, ezáltal időlegesen elérhetlenné teszi a növény számára (14.4.2.2 és 14.TA2). A következő tavasszal az N már felvehető lesz, mert akkorra mineralizálódik. A herbivorok növényekre gyakorolt hatásaival összefüggésben lásd még: (10.TA7).

10.5.1.3 Herbivoria hatása a növényi fiziológiára és a kémiai polimorfizmusra

A herbivoroknak a növényi fiziológiára gyakorolt hatása főként (a) a fotoszintézis folyamatában és a termékeinek eloszlásában, (b) a tartalékok allokációjában, valamint (c) a növényi védekezési mechanizmusok kiváltásában (indukció) mutatkozik meg. Az első esetben a herbivor hatására csökken a nettó fotoszintézis, csökken a nitrogén levéltömegre és felületre eső mennyisége, növekedik a fotoszintetikumok elszállítása és a fenolvegyületek mennyisége a sérült levelekben. Azokat a folyamatokat, melyek során a tápanyagokat a növény olyan szövetféleségekbe juttatja, amelyeket a herbivoria nem érintett, **indukált forrás szekvesztrálásnak** nevezik (Orians és mtsai 2011) (10.5.1.4). A második válasz érinti a nitrogén- és szénvegyületek mozgósítását speciális raktárhelyekről vagy keményítő és cukor, például fruktán, elszállítását amiloplasztokból és allokációját az újranövekedő szövetekbe. Egy másik raktározási forma mobilisabb, a raktárszövetekbe szállított anyagokat (pl. a RuBisCo-t) a folyamatos kicserélődés jellemzi (Thornton és mtsai 2000). A védekezés indukciójához lásd: (15.TA1).

A gyapoton (*Gossypium hirsutum*) élő trópusi lápi bagolylepke hernyójának a rágása 12-szeresére növeli a növény nektártermelését az extrafloralis mirigyekben (Wäckers és mtsai 2001). Az exkrétumban főként a szénhidrát-tartalom növekedik, amelynek mennyisége a napi fotoszintetikum előállításának egy ezrelékét jelenti. Érdekes módon a termelés növekedés csak a rágott levelet és esetleg környezetét érinti, de nem terjed ki az egész növényre.

A **kémiai polimorfizmus** az azonos fajhoz tartozó olyan növénypopulációk sajátossága, melyek egy vagy többféle másodlagos növényi anyag termelésében különböznek.

Ezen populációk előfordulási gyakorisága nagyobb, mint ami a véletlenszerűség alapján várható lenne, ezért feltételezik, hogy fenntartó mechanizmusok működnek. Ilyen előfordulhat például a kerti kakukkfűnél (*Thymus vulgaris*, Labiatae), amelynek linalol, karvakol-timol stb. monoterpénekkal jellemezhető hat kemotípusát a cirádás éticsigák (*Helix aspersa* [jelenleg *Cornu aspersum*]) általi szelektív fogyasztás tartja fenn (Linhart és Thompson 1995). A kakukkfű populációjában mind a hat kemotípus előfordulhat, azonban rendszerint csak egy dominál. A dominancia alapja a csigák preferenciája a linalol iránt és a karvakol kemotípus elkerülése.

10.5.1.4 A herbivor hatása a növényi populációdinamikára

A 9/9. és 9.TA6/5. ábrákon és a 9.TA8-ban bemutattuk a herbivor–növény populációdinamikai kapcsolatot. Itt kiegészítésként további módosításokra hívjuk fel a figyelmet (Crawley 1983, 1989b, 1990, 1998, Crawley és Pacala 1991).

A kapcsolat a herbivor szemszögéből

Ha a herbivor rovar oldaláról szemléljük a helyzetet, akkor az alábbi megállapítások tehetők: (a) A ragadozók a fent említett Hairston és mtsai (1960) által kidolgozott elmélettel („világ mindig zöld”) szemben, sokszor nem korlátozzák a herbivor rovarok számát, ezért rendszeresen előfordulnak gradációk; (b) nem minden zöld növényi anyag ehető, mert az MNA-k gátolják a fogyasztást, és végül (c) mindaz, ami ehető, nem szükségszerűen megfelelő minőségű (alacsony C:N-arány, rostosság stb.) a rovar növekedéséhez, azaz nem a táplálék mennyisége, hanem annak minősége miatt nincsenek megfelelően nagy méretű herbivor rovarpopulációk a növényi populációk szabályzására. A rovar tehát anélkül lehet tápláléklimitált, hogy lényeges forráselvonást okozna a növénynek. Ha ehhez még a természetes ellenségek (parazitoidok) erős hatása is társul, a herbivor rovarnak nincs populációdinamikai kontrolláló hatása.



10/16. kép. Cirádás éticsiga (*Cornu aspersum*, Helicidae)
Fotó: Gazdagh András

Herbivor rovar performancia versus növényi populációdinamika

A **performancia** a növények élettevékenységére a herbivor által kifejtett hatásokat írja le. A hatás megjelenhet a növény növekedésében, virág- vagy magprodukciójában, a levelek fotoszintetizáló képességében, abban, hogy a gubacsok növekedése milyen hatással van magtermésre, illetve, hogy a gyökérrágás milyen mértékben lassítja a növekedést és így tovább. Ezeknek a hatásoknak nincs közvetlen következményük a növényi populációdinamikára és rendszerint nem is kapcsolják ezeket az egedszámváltozásokhoz. A **növény populációdinamikáját** viszont elsősorban a növényi mortalitás és az új egyedek megjelenése befolyásolja. Ez utóbbit a magszám és mikroélőhely limitációs hatása együttesen határozza meg. A **magszám limitáció** azt jelenti, hogy az adott növényi populációnak nem áll elegendő szaporító elem a rendelkezésre a populáció növekedéséhez, mert a magfogyasztók csökkentik a magvak számát. A magpredátorok táplálkozásuk révén tehát képesek szabályozni a növénypopuláció egedszámváltozásait. A **mikroélőhely limitáció** az előbbivel szemben azt jelenti, hogy bár elegendő mag áll rendelkezésre, a magvak nem kerülnek csírázásra alkalmas helyekre, mert ilyenek nincsenek megfelelő számban. Mindkét limitáció vizsgálható egyszerű magvetési kísérlettel. Ha ugyanis a magvetésre növekedik az új egyedek száma, akkor nem állt fenn mikrohely limitáció, de magszám limitáció igen. Az említett limitációk mellett további tényezők is befolyásolhatják az új egyedek megjelenését, például egyes növényfajok **allelópátiás** (15.TA6) hatása másokra, ami a magvak csírázását, vagy a csíranövények növekedését akadályozza.

További faktorok, melyek befolyásolják a növény populációdinamikáját: a **szukcesszió**, amely során egy addig alárendelt populáció növekedését nem a herbivorok gátolják, hanem egy domináns növényfaj jelenléte; a magbank kockázatsztetosztó hatása csökkentheti a herbivor hatását; sokszor igen erős **denzitásfüggés** befolyásolja a növényi méretet (apparenciát) és a magprodukciót (ezzel a regruták számát).

A növényi populáció életmenet-sajátosságai is fontosak. Ezzel kapcsolatban a következő megállapításokat tehetjük: (1) sok növényfaj gyors életmenetű (efemer, egy éves, *r*-stratégista) és a nettó egedszámot majdnem teljes mértékben a csírázási képesség, valamint a külső hatások határozzák meg; (2) mások olyan hosszú élettartammal rendelkeznek (*K*-stratégisták), hogy nem tudjuk megállapítani, milyen dinamikát követnek; (3) olyan tulajdonságok, mint kevés nagyméretű vagy sok kisméretű mag képzése, lassú vagy gyors növekedés alapján más-más lehet a herbivor hatása: a nagy magvúak sérülékenyebbek, mint a kis magvúak, ugyanígy a gyorsan növekedők nagyobb herbivorhatást viselnek el, mint a lassan növekedők.

A herbivoria hatása a növény túlélésére

A populációdinamikai hatás szempontjából a herbivoria mint mortalitást okozó faktor jelenik meg. Súlyos defoliációktól

eltekintve, a lombfogyasztás csak bizonyos mértékű szövetvesztést jelent, ami nem okozza a növény pusztulását (Crawley 1983). Viszont triviális megállapítás, hogy a herbivorok általában számtalan potenciális vagy ténylegesen növekedő növényegységet pusztítanak el magvak, illetve csíranövények vagy magoncok elfogyasz-



10/18. kép. Barna alga (*Lessonia trabeculata*, Lessoniaceae) partra húzott állapotban © D Culbert

bizonyítottak (Perreault és mtsai 2014).

A nagytestű herbivorok szerepe jelentős a félszáraz kelet-afrikai szavannák fás növényfajainak jelenléte és biomasszájuk nagysága szempontjából. A csíranövények és magoncok túlélése azonban a herbivor fajok testméretétől is függ, mert a szelektivitás testméretfüggő (10.4.2). Míg a megaherbivor fajok (afrikai elefántok, zsiráfok) faegyedeket képesek elpusztítani, a csíranövények és magoncok elsősorban a kisebb testtömegű herbivorok, azaz

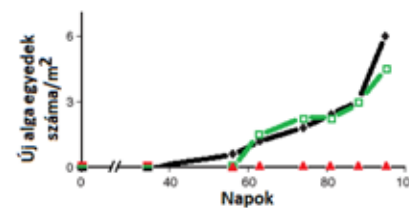


10/18. kép. Törpeantilop (dikdik) pár (*Madoqua* sp., Bovidae) Fotó: Michl Gábor



10/17. kép. A Csendes-óceánban honos fekete tengerisün (*Tetrapygus niger*, Arbaciidae) © Filander Z. és C.L. Griffith. 2014. Afr. nat. Hist. 10, 57-56.

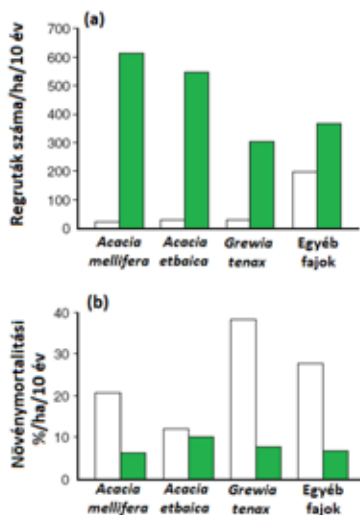
tásával. Az új egyedek megtelepedése kritikus, mert éppen ezek sérülékenysége jelenti az egyik fő mortalitást. Például a Chile óceáni partjainál honos fekete tengerisün (*Tetrapygus niger*) természetes denzitása (10 egyed/m²) megakadályozza egy barnaalgafaj (*Lessonia trabeculata*) megtelepedését (10/15. ábra), amit egy kizárásos kísérlettel



10/15. ábra. A *Lessonia trabeculata* alga új egyedeinek száma a fekete tengerisün (*Tetrapygus niger*) legelése mellett (piros háromszögek) és a nélkül (zöld négyzetek, fekete rombuszok). A legelésmentes területekről egyrészt kerítéssel zárták ki a sünöket (zöld négyzetek), másrészt rendszeresen kézzel távolították el a őket (fekete rombuszok). A 60. nap után a kétféle kizárásos területen szignifikánsan több alga volt, mint a legelt területen [Perreault és mtsai (2014) nyomán módosítva].

azaz részben az impala (*Aepyceros melampus*), nagyobb részben a törpeantilopokhoz tartozó dikdik antilopok (*Madoqua* spp.) táplálkozásának esnek áldozatul. Sankaran és mtsai (2013) egy évtizedek óta tűzciklus által nem érintett területen alakították ki 70x70 m méretű, kerítéssel elzárt (az említett herbivoroktól mentes) és a herbivorok

számára hozzáférhető (kontroll) területeket, ahol az *Acacia*-fajok domináltak. A tüzet a vegetáció alakításában tehát nem kellett figyelembe venni, a herbivoria hatása önmagában volt vizsgálható. Tíz éven át mérték több növényfaj, köztük két



10/16. ábra. Herbivorok hatása a növénypopulációk (2 *Acacia*-, egy *Grewia*- és egyéb fajok) dinamikájára. Kizárásos kísérlettel (3 ismétlésben 10 éven át) vizsgálták kisebb testű herbivorok táplálkozása mellett megjelenő (a) új növényegyedek számát és (b) a növények mortalitását. A zöld oszlopok a herbivoroktól elzárt, a világosak a szabadon használt területekre vonatkoznak [Sankaran és mtsai (2013) nyomán módosítva].

Acacia- (Leguminosae) és egy *Grewia*-faj (Malvaceae) talajfelszín feletti biomaszszámát, az új egyedek számát, mortalitását és megtelepedését. Valamennyi domináns növényfaj új egyedek megtelepedése és mortalitása szignifikánsan különbözött a herbivoriától elzárt és szabad területek között (10/16. ábra). A közhi-eedelemmel ellentétben a csigák, például a ciradás éticsiga jóval nagyobb mértékben pusztította el a csíranövényeket, mint a gerinces herbivorok. A táplálék megtalálásában a növények által kibocsátott monoterpének, például a béta-ocimén, segítette a csigákat.

Jóval bonyolultabb helyzet áll elő, ha (1) eltérő minőségű élőhelyek és (2) többféle herbivor egyidejű hatását kell figyelembe venni. Hulme (1996a) egy összetett kísérletben vizsgálta egy egyszerűbb (csak fűfajokat tartalmazó vegetációban) és egy összetettebb (21 fű- és lágyszárú fajt tartalmazó élőhelyen) a növények túlélését, az egyedszámok és a biomasz változását úgy, hogy közben három herbivorcsoport (rovar, puhatestű és emlős) vagy táplálkozhatott a területeken vagy nem, mert kísérletesen kizárták őket. A herbivorok közül a rágcsálók hatása volt a legjelentősebb: a biomaszát 50%-kal csökkentették és jelentős mortalitást okoztak összehasonlítva a puhatestűek hatásával, melyek szintén okoztak mortalitást, azonban a rágásukat a növények jobban tolerálták. A rovarok csekély hatással voltak a növények túlélésére. A kísérletek azt is megmutatták, hogy a rosszabb minőségű élőhelyen a növények természetes mortalitásában a herbivoria csak elenyésző szerepet játszott. A táplálékhiány volt az, ami a növekedésükre erős hatást gyakorolt.

A herbivorhatások összehasonlítása

Egy áttekintés szerint (Maron és Crone 2006) a nagytestű gerinces herbivorok hatása a vegetációra lényegesen nagyobb,

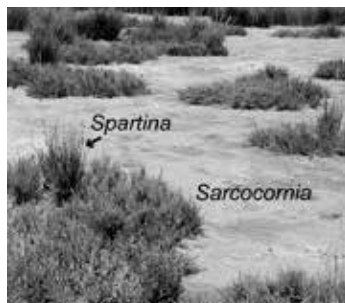
mint a rovaroké. Ez igaz is, ha a növényi regruták, azaz a csíranövények számát tekintjük, de egyáltalán nem áll, ha a növényi bruttó szaporodási rátákat vagy az elfogyasztott biomaszát/energiát vesszük alapul. Ezekben az esetekben a helyzet megfordul és a rovarok hatása nagyobb lesz, mint az emlősöké. Hulme (1994) 17 növényfaj 13 ezer magonc egyedének túlélését hasonlította össze, ugyancsak puhatestű, rágcsáló és rovar herbivorok hatása alatt. Azt tapasztalta, hogy mortalitásnak csak kis részét okozták rovarok, ugyanakkor a puhatestűek a magoncok testszövegeinek nagy részét (kb. 75%-át) elfogyasztották, míg a rágcsálók teljesen elpusztították a magoncokat. A rovarok által felhasznált energiát ($\text{kJ}/\text{m}^2/\text{év}$) is jelentősen, 3-4-szer nagyobbak tartják, mint az emlős herbivorok esetében, amit az alacsonyabb „fenntartási költségekkel” magyarázhatunk (nincs hőtermelés, nyugalmi időszakok stb.). Az észak-amerikai prérin a *Melanoplus sanguinipes* sáskafaj egyedei 1,3-2,3-szor több növényi biomaszát fogyasztottak el, mint az emlősök (Belovsky és Slade 2000). A brazil Cerrado területén, szemben az afrikai szavannákkal, nincsenek nagytestű herbivorok, amelyek ott kb. 25%-nyi biomaszát fogyasztanak el (Costa és mtsai 2008). Helyettük a levélvágó hangyafajok (*Atta* spp.) csökkentik a biomaszát összehasonlítható nagyságrendben (13-17%).

A herbivorok közvetett hatásai

A herbivorok azonban nemcsak közvetlen, hanem közvetett hatásokkal is befolyásolják a növényi populációk dinamikáját. A közvetett hatás azt jelenti, hogy például a **növényfajok közötti versenyt** úgy befolyásolják, hogy az egyik vagy másik faj iránt preferenciát mutatnak, annak biomaszáját vagy egyedszámát csökkentik. Valójában ez azonos a **ragadozó által fenntartott látszólagos versengéssel** (12.5.4). Ilyen helyzetekben azonban mindig több faj kölcsönhatásáról van szó, amelyre a herbivorok áttételes hatással vannak. A versenyen kívül ide sorolható, ha egy növényen több herbivor van jelen és ezek összhangban, vagy éppen ellentétesen befolyásolják a növény rátermettségét. Ide tartoznak a herbivoria által indukált növényi válaszok is.

A herbivorok szerepét a növények közötti versenyben ún. hozzáadásos (additív) és elvonásos (szubsztraktív) kísérletekkel vizsgálhatjuk (12.6.1). A résztvevő populációk egyikének egyedeit ki kell zárni a forrás használatából, hogy kiderítsük a tapasztalt populációméret-változás verseny vagy más hatás eredménye-e. Amennyiben a herbivorok hatását kívánják vizsgálni növényfajok versenyére, akkor az egyik növényfaj eltávolítása mellett a herbivorokat is távol kell tartani. Gyakori a „mesterséges herbivorhatás” alkalmazása is, ekkor a levelek egy részét eltávolítják (15.TA10).

A legegyszerűbb esetben azt vizsgálhatjuk, hogy két feltételezeten versenyben lévő növénypopuláció egyedeire miként hat a herbivoria valamilyen formája. Például Argentínában a tengerparti sós-mocsarak területén foltokban két növényfaj (*Spartina densiflora* és a *Sarcocornia perennis*) kölcsönhatását feltételezhetően herbivorok szabályozzák. A domináns herbivor a tarisznyarákhoz tartozó *Chasmagnathus granulatus* [jelenleg *Neohelice*]



10/20. kép. Egy tengerparti laguna részlete Mar Chiquita-nál (Argentína) a két növényfaj foltjaival

© J Alberti, doi: 10.1890/07-0045.1

verseny alakul ki, amelyben az *S. densiflora* lassan kiszorítja az előbbi, majd a folyamat újraindul a rákok egyedszámától függően (Alberti és mtsai 2008).

Sokkal bonyolultabbá válik a kölcsönhatás, ha – mint ahogy az a valóságban valószínű – a növények

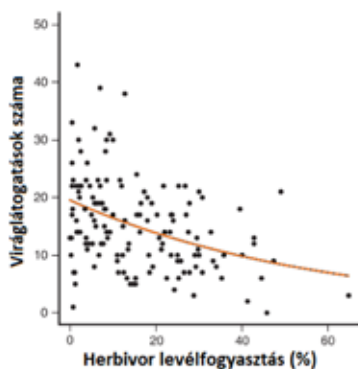
eltérnek (1) tápérték, (2) fogyaszthatóság (pl. valamilyen emésztést csökkentő anyag jelenléte), (3) a növényi védelem kiváltása (indukálhatóság), (4) kompenzációs képesség szempontjából, és (5) ezek a tulajdonságok még negatív kapcsolatban is állnak egymással. Ez utóbbi azt jelenti, hogy például a herbivor elleni védelem érdekében a növény nagyobb ráfordítást tesz vegyületek előállítására, de így a kevesebb energia már nem elég a herbivor által előidézett szövetvesztés kompenzálására.

A herbivorok közvetett hatásai nemcsak a növények közötti viszonyban mutatkoznak meg, hanem a növények egyéb kapcsolataiban is, mint például a patogéneikkel (növényi vírusok és más betegségek okozók), pollinátorokkal (10/17. ábra), mikorrhiza gombákkal fennálló viszonyukban. A patogének kivételével az utóbbiak hatását rendszerint gyengítik.

A herbivorok (különösen a szívó szájszervvel rendelkező levéltetvek, kabócák, poloskák) patogének átvivőjeként, terjesztőjeként (vektorai-ként) funkcionálnak.



10/21. kép. *Neohelice granulatus* (Varunidae) tarisznyarák © Nortondefeis



10/17. ábra. A herbivoria – főként eleinte – csökkenti a beporzó szervezetek (mézlelő méhek és poszméhek) általi viráglátogatók számát. Az uborka (*Cucumis sativus*, Cucurbitaceae) leveleit az *Acalymma vittatum* (Chrysomelidae) levélbogár fogyasztotta [Barber és mtsai (2012) nyomán módosítva].

faj. Tavasszal és nyáron a rákok egyedszáma alacsony, ekkor a növényfajok versenyeznek. Őszi a rákok egyedszáma megnő, a kölcsönhatás facilitáló jelleget ölt. A kedvelt növényfajai. A nagyobb *S. perennis* foltokban fordul elő, és így kisebb a rákok hatása rajta. Ahogy az *S. perennis* foltok növekednek és a rák egyre kevésbé fogyasztja ezeket, a két növényfaj között fokozatosan

Előfordul, hogy az ily módon megbetegített növény fokozott mértékben termel olyan anyagokat, melyek kedvezőtlenül befolyásolják ugyanazon herbivorok fejlődését, amelyeket egyébként az egészséges növényre jellemző anyagokkal vonzanak a növényre (Mauck és mtsai 2010). Ilyen például a zöld őszibarack-levéltetű (*Myzus persicae*) viselkedése az uborka mozaik vírussal fertőzött természetett tőknövényeken.

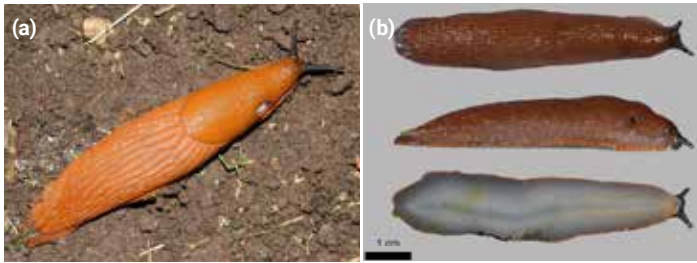
A herbivorok szerepe a növénypopulációk szabályozásában

A szabályozással kapcsolatos hipotézisek ellentmondásosak. A herbivor lehetséges hatásának három típusát különítik el: (a) magpredációt (10.TA4), (b) legelést és (c) szorosabb értelemben vett parazitáltságot, például a gubacsképzést (10.TA8). A magpredátorok csökkentik a növények közötti versenyt. A legelés csökkenti a növények méretét, túlélését és esélyt ad a növényi versenytársaknak. A paraziták a tápanyagok elvonásával csökkentik a növény relatív növekedési rátáját, anélkül, hogy közvetlen hatással lennének a növény méretére. Gyakori, hogy egyéb faktorok, például a csapadék mennyisége, fontosabb a növényi populációdinamika alakításában, mint a herbivoria (Bialic-Murphy és Gaoue 2018). Van olyan, a szabályozással kapcsolatos vélemény is (Crawley 1983), hogy a kapcsolatban fordított a hatás, vagyis a növények populációdinamikai hatása a herbivorokra jelentősebb, mint fordítva.

Ezen a ponton jogos megjegyzés lenne, hogy számtalan sikeres **biológiai védekezést** ismerünk, melyek a herbivorok populációdinamikai hatásosságát bizonyítják, a szabályzási hipotézist erősítik, és néhányat ismertettünk is a 9. fejezetben. Azonban a sikertelen védekezések száma legalább azonos vagy magasabb, továbbá az ilyen eljárások esetében gondosan ügyelnek arra, hogy a természetes ellenségek ne befolyásolják a herbivor rovarok tevékenységét. A sikertelenség akkor is garantált, ha – mint az a süzsanót elleni védekezés során kiderült (9.TA8.1) – a növény olyan hatalmas magbankkal rendelkezik a talajban, hogy az éves magtermelés több, mint 90%-ának elfogyasztása után is jelentős számú csíranövény jelenik meg.

10.5.2 A herbivorra gyakorolt hatások

A 10.3 pontban ismertett kényszerfeltételek körvonalazzák a növények által a herbivorokra gyakorolt hatásokat is. Itt néhány további releváns részletet emelünk ki. Általános megfigyelés, hogy a legelő állatok (a növényevő puhatestűtől a főemlősökig) sok különböző növényt „kóstolnak”, „mintáznak” egymás után, vagyis a növényfajok között és azonos fajú egyedek között is válogatnak (10.TA6). A nem adaptált herbivorok rendszerint elkerülik azokat a növényfajokat, amelyek nagyobb mennyiségű vagy élettanilag hatásosabb MNA-t tartalmaznak. A spanyol meztelencsigák (*Arion vulgaris*) elutasítják a tarlórépát (*Brassica rapa*) magas glükoszínolátartalma miatt és inkább a repcét



10/22. kép. Spanyol meztelencsiga (*Arion vulgaris*, Arionidae)

(a) Narancssárga változat Fotó: Varga András

(b) Barna változat Fotó: Turóci Ágnes

(*B. napus*) választják, ha erre lehetőségük van (Moshgani és mtsai 2014). Az ember ugyanígy viselkedik és ezért nem véletlen, hogy sok növény, főleg zöldségfélék, nemesítése (domesztikálása) éppen az erős érzékszervi és élettani hatású növényi anyagok mennyiségének csökkentésére irányult.

A herbivor rovarfajok viselkedési szinten is megoldhatják a veszélyes mennyiségű MNA-k felvételének elkerülését. Sajátos táplálkozási módot figyeltek meg több rovarfajnál, ha a növény gyanta- vagy latexjáratokkal rendelkezett. Ilyenkor a rovar először a nagyobb ereket rágta át, amivel megakadályozta a növény általi további anyagszállítást, majd egy kisebb körberágott levél-„szigetet” formált, amelyen táplálkozhatott (pl. a selyemkóró cincér).



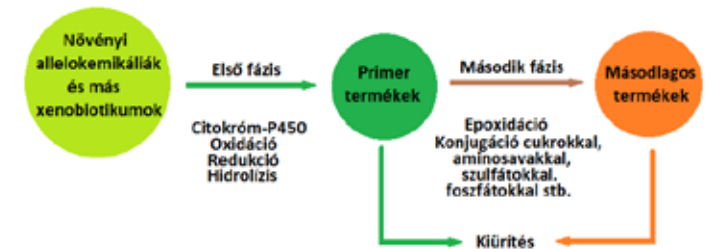
10/23. kép. Négyettyes selyemkóró cincér (*Tetraopes tetraphthalmus*, Cerambycidae) selyemkóró (*Asclepias* sp.) levelén. A képen balra fehér latex cseppek látszanak
© AA Agrawal

10.5.2.1 A növényi anyagok élettani hatása

Tápanyagok. A herbivor rovarok elsősorban a sejtfehérjékhez jutnak hozzá, melyeket szerin-proteinázokkal bontanak le. A szénhidrátok többségét megemésztik. A növényi zsírokat szabad zsírsavakká hidrolizálják. A tápanyagokhoz való hozzáférést jelentős számú extracelluláris szimbionta egysejtű segíti, melyek a bélben vagy a középbéli caeca-ban ún. mycetocitákban találhatóak. A rovarok kilenc aminosavat nem képesek szintetizálni azok közül, amelyek a fehérjeszintézishez szükségesek, ezeket a bennük élő szimbionták állítják elő. Fontos, hogy nem képesek szterolok bioszintézisére sem, azokat főleg a növényekből nyerik (a béltraktusban található szimbionta gombák termelhetnek pl. ergoszterolt). A B vitamin szintén mikrobiális eredetű. Egyes fajok mikroorganizmusok segítségével jutnak nitrogénhez. A cellulóz bontása részben saját, részben bakteriális eredetű cellulázzal történik (Douglas 2009).

Másodlagos növényi anyagcsere termékei. Az adaptált és nem adaptált herbivor milyen módon kerül el a testébe került idegen anyagok (xenobiotikumok) hatását vagy hogyan oldja

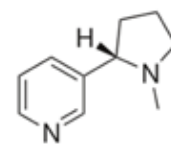
meg a felhasználásukat? A növényvilág többsége nagyon erős élettani hatású MNA-kal rendelkezik. Ezek hatása az adaptált szervezetben és nem adaptált herbivoron egyaránt jelentkezik, de amíg az előbbi (rendszerint specializált) a tápnövényére jellemző speciális növényi anyagokat „kezelem” (lebontja, ártalmatlan vegyületté alakítja át vagy kiüríti), addig az utóbbi esetleg nem képes erre vagy csak nagyfokú azonnali energiárfordítással (detoxifikáló enzimek gyors termelésével). Az enzim rendszer (MFO, multifunction oxidases, de nevezik citokrom P450-nek is) sokféle szubsztrátumhoz kapcsolódik és oxigén atomot juttat a testidegen anyagokba. Brattsten (1992) szerint egy polifág bagoly-lepkék faj (*Spodoptera eridania*) toxinlebontó enzimjei a táplálkozást követő néhány órán belül az aktuális szubsztrátnak megfelelően termelődnek és nagyobb mennyiségben, mint a specialistákéi.



10/18. ábra. Testidegen anyagok (xenobiotikumok) metabolizmusa állapotokban.

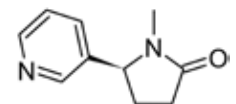
Balról jobb felé haladva az anyagok két lépésben átalakulnak és eközben elsődlegesen lipofil jellegűből hidrofíllé változnak. A növényi és állati forrásokból származó anyagok (allelokemikáliák) az első fázisban olyan primer anyagokká alakulnak, amelyeket a mikroszomális oxidáz rendszer (citokrom-P450), vagy más folyamatok hoznak létre. Egy részük már ekkor elhagyja a testet. A második fázisban hidrofíll csoportokkal kapcsolódva növekedik a polaritásuk és vízoldékonyvá válnak, majd szintén kiürülnek [Williams (1974) nyomán módosítva].

A testbe jutó idegen anyagok általános fiziológiai „kezelési” sémáját a 10/18. ábra mutatja. Látható, hogy a lebontás nem szükségszerű következmény. Egyes fajok a felvett kémiai anyagokat változatlan formában kiürítik, mások ártalmatlan anyagokká változtatják át. Például az amerikai dohányiszender (*Manduca sexta*) faj hernyói (1/19. kép) a tápnövényükben (Solanaceae-fajok) található nikotin nagy részét kotinin-N-oxid formájában kiürítik (Snyder és mtsai 1994). Ismét más fajok (pl. vándorsáskafajok) esetében feltételezik, hogy a nagy molekulású vegyületek az emésztetlen anyagokkal együtt, a bél egy szakaszán akár 20 percenként is újraképződő ún. **peritrofikus membránba** csomagolódnak és kiürülnek (Barbehenn 2001).



10/24. kép. Nikotin szerkezeti képlete

A nagyon kis molekulású vegyületek átjutnak a membránra. Más fajok oxidáció vagy metiláció útján teszik „ártalmatlanná” a felvett másodlagos anyagokat. Sok esetben fordul elő az is, hogy a fitofág rovar a felvett anyagokat, kis változtatással vagy anélkül **tárolja**



10/25. kép. A nikotinból metabolikus átalakítással képződő kotinin

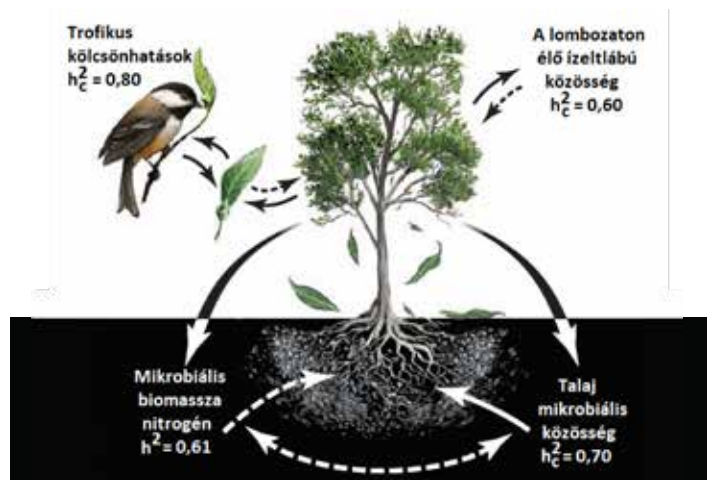
(szekvesztrálja) és a ragadozók elleni védekezés céljaira használja (10.TA6). A spanyol csupaszcsga a növényből a testébe került toxinok nagy részét a folyamatosan termelt nyálka útján a környezetbe üríti.

10.5.2.2 Ökológiai hatások

A herbivor rovarok és a növényi fajgazdagság viszonyát tekintve régi tapasztalat, hogy az egyfajú növényállományok (monokultúrák) forráskoncentrációnak számítanak és sokszor nagyobb herbivor egyedszám mutatkozik rajtuk (Root 1973). Ezzel szemben sokfajú növényállományokban (polikultúrák) kisebb a herbivorok egyedszáma és ez nem a kisebb növénydenzitásnak, hanem a nagyobb fajgazdagságnak tulajdonítható (Bach 1980). Ez könnyen magyarázható azzal, hogy az egyes növényfajok eltérő minőségű tápláléknak számítanak.

10.6 HERBIVOROK A KÖZÖSSÉGEKBEN

A növényi genotípusos variáció jelentősen befolyásolja a herbivorok egyedszámát és a közösségek összetételét, beleértve a magasabb szinteket is. A variáció többféle növényi tulajdonságra (kémiai anyagok, rostosság, mechanikai képletek stb.) vonatkozhat és kialakítja az ökoszisztéma fenotípust. Whitham és mtsai (2008) szerint mindez a **közösségi heritabilitást** határozza meg, azaz azt a tendenciát, hogy rokon egyedek hasonló közösségeket hoznak létre és ez összeköttetést jelent az ökológiai folyamatok és a genomika között. Ezzel lehetővé válik a közösségi genetika vizsgálata (10/19. ábra).



10/19. ábra. Egy növényfaj egyetlen egyedének genotípusa meghatározza a rajta kialakuló patogén, növényevő rovar, azok ragadozóinak stb. közösséget. A kapcsolatokat széles értelemben örökölhetőséggel (heritabilitással, h^2) jellemezhetjük, amely megmutatja, hogy a növényi tulajdonságok milyen mértékben befolyásolják a közösség szerkezetét és az ökológiai folyamatokat. Az ábrán magas heritabilitás értékeket látunk, amelyek jelentős hatásokra utalnak. A folytonos nyílak bizonyított, a szaggatottak lehetséges kapcsolatokat jelentenek. A talajban zajló mikrobiális folyamatok növelik a növények rátermettségét. A „c” első index jelentése „közösség” (community) [Whitham és mtsai (2008) nyomán módosítva].

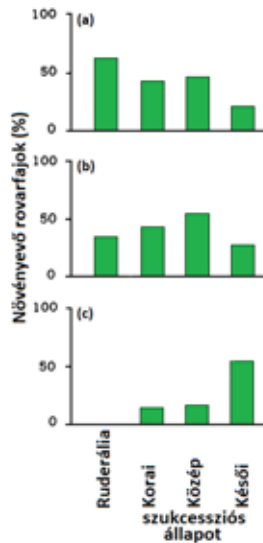
A herbivorok a természetes közösségek elemei és sokrétű szerepük lehetséges. Fontos szintjét alkotják az **ökológiai hálózatoknak**, amelyek egyrészt táplálékukat az első produkciós szintről (növények) nyerik, másrészt maguk energiát szolgáltatnak a felsőbb szinteknek (ragadozók). Részletesebben a könyv közösségökológiai fejezeteiben foglalkozunk a herbivor közösségek szerveződésével, az alternatív közösségi állapotok kialakításában játszott szerepükkel és az energia, valamint anyagok áramlásának befolyásolásával.

10.6.1 A herbivorok hatása a közösségek szerkezetére

A közösség szerkezetének megváltozásán fajok lecserélődését, térbeli újrendeződésüket és kapcsolatrendszerük időbeli átalakulását értjük. Az általánosan ismert jelenségek, mint az alkalmankénti tarrágások erdőkben, nagyobb faállományok elpusztítása a lepke- és szüzbogárfajok által, a hódok gátépítései, az erdő és szavanna állapotok váltakozásának elősegítése, rágcsálótelepek földalatti járatrendszerének kialakítása, a fényviszonyok megváltozása legelés következtében stb. Ezek olyan hatások, amelyek a vegetáció és egyben az egész közösség szerkezetét megváltoztatják. A vizsgálati módszerek általában ún. kizárásos technikán alapulnak, melynek során egyszerű eljárással távol tartják a herbivorokat és megállapítják a különbségeket a herbivorok által szabadon látogatott és az előlük elzárt területek között.

10.6.1.1 A vegetációszerkezet változásának befolyásolása

Az 1970-es évektől a herbivorok által az ökoszisztémákban **elfogyasztott növényi biomasz mennyisége alapján** az a – egyébként reálisnak tűnő – felfogás alakult ki, hogy **hatásuk nem jelentős**. Ez összhangban volna azzal, hogy abundanciájukat a ragadozók és nem az elérhető táplálék mennyisége korlátozza (Hairston és mtsai 1960, Strong és mtsai 1984, Polis és Strong 1996). Bár ez alapvetően igaz állítás, az ebben a fejezetben leírtak alapján már ismert, hogy korántsem ilyen egyszerű ez a kapcsolatrendszer. A herbivorok, közöttük a növényevő rovarok is, esetenként képesek jelentős hatást gyakorolni növényközösségekre és megváltoztatni a **szukcesszió folyamatát** is. Ezt a kérdést növényevő rovarokkal Brown és munkatársai (1985) vizsgálták részletesen az 1980-as évektől kezdve az angliai Silwood Park területén és azon a véleményen voltak, hogy a rovarok hatása a szukcesszió befolyásolásában, konkrétan a másodlagos szukcesszió lelassításában, összehasonlítható a gerinces herbivorokéval. Az alábbi vizsgálatban korai (felszakított gyep), közép (legelő) és késői (erdő *Betula*-fajok dominanciájával) szukcessziós fázist mutató területeket jelöltek ki. Az eljárás általában az, hogy „kontroll” és „kezelt” területek sorozatát használják, amelyek a szukcesszió különböző stádiumaiban vannak. A kontroll területeken a rovarok szabadon



10/20. ábra. A növényi szukcesszió különböző fázisaiban eltérő specializáltságú növényevő rovarfajok (Heteroptera) vannak jelen. (a) Generalisták, (b) szélesebb értelemben oligofág fajok (egy családon belül több növénygenust fogyasztanak), (c) szűkebb értelemben oligofág fajok (egy genuson belül több növényfajt fogyasztanak). A legtöbb specialista faj a késő szukcesszionális fázisban volt található [Brown (1985) nyomán módosítva].



10/26. kép. Fekete farkú prérikutya (*Cynomys ludovicianus*, Scuriidae) © S Polkinghorne

ákat alkotó prérikutya fajok (*Cynomys* spp.). Az utóbbiak betelepítése egy területre és az intenzív legelésük **oltos vegetáció szerkezetet** alakít ki és ez kedvezővé válik a bölény számára. A prérikutyák a növényeket néhány cm-es magasságra rágják le és folyamatosan ezen a szinten tartják. Emiatt idővel átalakul a vegetáció és a fűfajok helyett lágyszárúak és törpe bozótosok jelennek

tevékenykedhetnek, a kezelteken pedig gyorsan lebomló rovarölő szerekkel távolítják el a rovarokat. A táplálkozás módja szerint levélragók, levélaknázók, gubacs képzők és növényi nedveket szívók voltak jelen. A 10/20. ábra azt mutatja be, hogy különböző mértékben specializált rovarok milyen eloszlást mutattak az egyes szukcessziós fázisokban. A korai fázisban főként generalisták, a későiben főként specialisták voltak jelen. A hatásuk a növényi közösségre (a kontrollhoz képest) elsősorban az új fajok kolonizációjának akadályozásában és a növényi borítás csökkenésében jelentkezett. Volt különbség a füvek és lágyszárúak arányában is. A kontroll területen nagyobb arányban voltak a fűfajok, és ugyanígy a virágok és a termés képzés korábban és nagyobb arányban történt. Tehát a herbivor rovarok közösségátalakító hatása jelentősnek tekinthető.

Az adott ökoszisztémában aktuálisan legelő herbivorok saját környezetük szerkezeti megváltoztatásával más fajok számára is alkalmassá teszik azt. Az észak-amerikai füves pusztaságok (préri) jellegzetes herbivor együttese a vándorló amerikai bölény (*Bison bison*) és a kolóni-



10/27. kép. É-Amerikában endemikus villásszarvú-antilop (*Antilocapra americana*, Antilocapridae). Valójában nem antilop, legközelebbi rokona a zsiráf és az okapi © Alan D. Wilson

meg és válnak dominálóvá. Ez megnöveli más herbivorok jelenlétét, például a villásszarvú antilop (*Antilocapra americana*) pontosan az utóbbi vegetációszerkezetet részesíti előnyben. A föld alatt is változások zajlanak, a fonálférgek abundanciája jelentősen emelkedik a prérikutya által elfoglalt területeken és az éves nettó gyökérprodukción csökken (Whicker és Detling 1988).

A herbivorok egy másfajta jelentőségére utalva, Zimov és mtsai (1995) valószínűsítik, hogy a (10-12 ezer évvel korábbi) késő-pleisztocén tundra-sztyepp átmenetet az ún. **kulcsfaj megaherbivorok** (mamut, gyapjas orrszarvú és mások) okozták Beringiában (a mai ÉK-Szibéria) taposásukkal és fűfajok elterjesztésével, melyek a mohák által uralt tundra helyén, jóval nagyobb párologtatással a talaj szárazulását, majd a sztyepp megjelenését eredményezték (22.3.2).

10.6.1.2 Hatás a növények fajgazdagságára és a fajon belüli változatosságra



10/28. kép. Kontroll (balra) és permetezett (jobbra) parcellák Carson és Root (2000) kísérletében © W Carson

rovarok kizárásának hatását. Harminc 5x4 m méretű parcellát véletlenszerűen alakítottak ki egy felhagyott mezőgazdasági területen, ahol az endemikus aranyvessző (*Solidago altissima*) dominanciája mellett még 12 más növényfaj is jelen volt. Tizenöt parcellát rovarölő szerrel permeteztek 10 éven át, 15 parcellát pedig kontrollként használtak. A kísérleteket az Egyesült Államokban végezték, ahol az aranyvesszőn összesen 103 rovarfaj fejlődik ki, ezek között 17 családba tartozó 42 specialista faj van, melyek közül négy hajlamos gradációra. A kísérleti időszak végére a permetezett parcellákon *Solidago* által dominált állományok alakultak ki és hét növényfaj volt jelen, a kontroll parcellákon pedig 12. A kontroll területeken a kísérleti időszakban a *Microrhopala vittata*

Legalább háromféle helyzetben várhatunk változást a növényi fajgazdagságban: (1) egyetlen herbivor faj gradációja során, (2) egy specialista herbivor szelektív növényfogyasztásakor és (3) generalista fajok legelése esetén. Az első kettő esetet egyidejűleg bizonyítja Carson és Root (2000) munkája, amelyben hosszú távon vizsgálták herbivor



10/21. ábra. A dél-afrikai Krüger Nemzeti Parkban, a késő vegetációs időszakban végzett kísérlet eredménye. A kafferbivaly egyedüli, illetve 14 nagytestű herbivor faj együttes hatását mérték a növényi fajegyed diverzitásra, melyet a Shannon indexszel fejeztek ki. Az eredmények azt mutatták, hogy herbivorok nélkül és több herbivor faj hatására a növényi fajdiverzitás alacsonyabb volt, mint amikor egyetlen faj volt jelen [Burns és mtsai (2009) nyomán módosítva].

levélbogár (Chrysomelidae) tömegesen volt jelen és csökkentette a növény növekedését és magprodukciónak és így megszűnt a *Solidago* dominanciája. Root (1996) egy másik vizsgálatában a herbivor rovarok aranyvesszőre kifejtett hatását csekélynek tartotta, de arra elegendőnek, hogy az eltérő genotípusok közötti szelekciós hatást eredményezzen. A tapasztalatok szerint egyetlen nagytű legelő faj szignifikánsan növelheti, több faj jelenléte pedig csökkentheti a növényi fajdiverzitást (10/21. ábra).

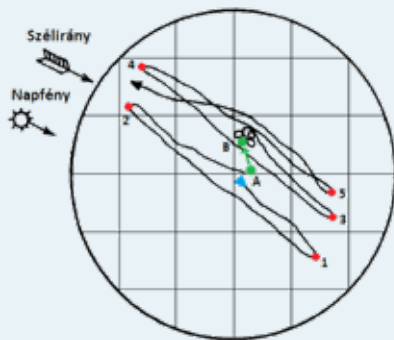
A nagytű herbivorok (pl. amerikai bölény, szarvasmarha) legelésének hatását több hipotézis is magyarázhatja (Bakker és mtsai 2003, Bakker és Olff 2003). Az első azt feltételezi, hogy a legelés növeli a forrás (fény, nitrogén) elérhetőséget. A második szerint a legelés fokozza a forrás elérhetőségének térbeli heterogenitását és segíti a növényfajok együttélését. A harmadik pedig a nagyobb mértékű fajkicserélődést (turnover), azaz megnövekedett kolonizációt és kipusztulást jósol. A kísérleti körülmények között folytatott legeltetés nyolc év alatt 25%-kal növelte a fajgazdagságot és az eredmények az első és a harmadik elképzelést támogatták inkább. Növekedett a fény elérhetősége és nagyobb volt a fajkicserélődés (évente akár 30%-os). A legelés foltokat hoz létre, ahol a kolonizációs ráta és a csírázás magasabb lett. A szarvasmarha ürüléke hatékonyan segíti foltok képződését, viszont egyúttal segíti azok újbóli benépesülését,

mert sok élő magot is tartalmaz. A fajgazdagságra gyakorolt hatás függ a terület produktivitásától is: a nagyobb produktívus helyeken a legelés növeli, az alacsonyabbakon csökkenti a fajgazdagságot (22.3.2).

A növények genetikai diverzitása a nyersanyagot jelenti a természetes szelekció számára. A herbivorok rágása, legelése szelekciós hatású, mert bizonyos genotípusoknak előnyt (pl. ellenállóképesség kifejlesztését), másoknak hátrányt (pl. szaporodási sikerük csökkenését) jelent. A szelekció akkor valósul meg, ha a növényi fenotípus öröklődik és rátermettségi különbséget hoz létre a genotípusok között. Parker és mtsai (2010) az *Oenothera biennis* ligetszépe fajjal és specialista rovarokkal, a közönséges rétipocokkal (*Microtus pennsylvanicus*), valamint a fehér farkú szarvassal (*Odocoileus virginianus*) végeztek kizárásos kísérleteket. A növényi genotípusok változatossága csökkentette a pocok által okozott biomasszavesztést. Szintén csökkent a magvesztés specialista rovarok esetében. A szarvas és a pocok együtt három-négyszeresére növelte a növények teljes élettartam alatti szaporodási sikerét a pocok egyedül okozott hatásához képest. Az eredmények háttérben az áll, hogy herbivorok szelektíven fogyasztották az eltérő genotípusú egyedeket, ami a szelekció alapja. Megjegyezzük, hogy több herbivor faj együttes hatása ún. **diffúz szelekciót** jelent, ami nem szükségszerűen eredményez azonos irányú növényi válaszokat.

10.TA1 TÁPNÖVÉNYVÁLASZTÁS NÖVÉNYEVŐ ROVAROKNÁL

10.TA1.1 Tájékozódás a napfény iránya szerint

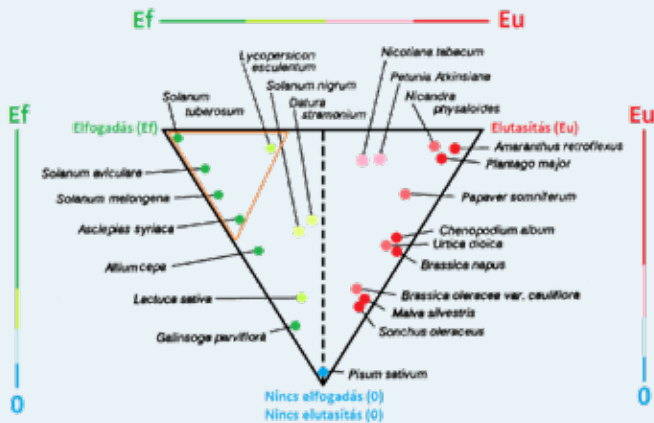


10.TA1/1. ábra. A talajfelszínen mozgó rovarok napfényirány-szerinti egyenes vonalú haladásának és olfaktorikus ingerekre adott válaszána kimutatása (az ún. Santschi-féle teszt alkalmazása). A rovar egy forgatható asztal lapján gyalogol. Az első vizsgálatban csak a fényirány hatását vizsgálták. A kiindulási pont a belső, kék színű nyíl, a rovar mozgásának útvonalát a fekete vonalak mutatják. Amikor a rovar az asztallap széléhez közeledik, a számozott piros pontok sorrendjében, 180 fokkal elfordítják az asztalt. A rovar a piros pontokon megfordul és az előbbi útvonalal párhuzamosan ismét a napfény irányában halad tovább. A második tesztben az A zöld pontnál egy tápnövénynek levelét tartják a szélirányba és lassan, a zöld nyíl mentén húzzák a rovar előtt B pont irányába. Ekkor az a levelet követi a növény illatának hatására, majd, amikor a levelet a B zöld pontnál eltávolítják, megáll és forgó, kereső mozgásba kezd. Egy idő után ismét gyalogolni kezd a korábbi irányt megtartva a 3, 4 és 5 pontokat érintve [Jermy (1961a) nyomán módosítva].

A napfény iránya szerinti tájékozódás (fotomenotaxis) nagyjából egyenes vonalú mozgás fenntartását jelenti talajon mozgó rovarok esetében. Az egyenes vonalú haladás jelenti a tápnövény legnagyobb valószínűségű megtalálását. Az egyenes vonalú mozgás során érzékelik a nap elmozdulását, de ezt a változó szöveget kompenzálva, fenntartják az eredeti irányt. Erről az ún. Santschi-féle tükörkísérlettel bizonyosodhatunk meg. A gyalogoló rovar forgatható asztalra helyezik, majd a haladási irányára 180 fokkal elfordítják, amikor az asztal peremének közelébe ér (10.TA1/1. ábra). A rovar ugyanazt az irányt tartva halad tovább (Jermy 1961a). Sok rovarfaj rendelkezik a polarizált fény érzékelésének képességével, amely lehetővé teszi a napirány szerinti tájékozódást borult égbolt ellenére is (Horváth és Varjú 2003).

10.TA1.2 A burgonyabogár „preferencia-háromszöge”

A burgonyabogár (*Leptinotarsa decemlineata*, Chrysomelidae) oligofág herbivor rovarfaj, amely a Solanaceae növény család fajain való táplálkozásra specializálódott. A növény család gazdag szteroid glükóalkaloidokban (solanin, demissin, chaconin, tomatin stb.), melyek a föld feletti részekre koncentrálnak (a burgonya gumóban csak akkor fordulnak elő, ha azokat nem takarja föld) és mint jelző anyagok elősegítik a tápnövény azonosítását a bogár számára, továbbá egyesek serkentik, mások gátolják a táplálkozását. Jermy (1961b) alkalmas módszerrel feltérképezte a bogár **relatív preferenciáját** [bináris választási tesztben, ahol a burgonya (kontroll)



10.TA1/2. ábra. A burgonyabogár (*Leptinotarsa decemlineata*, Chrysomelidae) „preferencia-háromszöge”. A bal oldalon (a szövegben leírt preferencia kísérletben) elfogadott (zöld és árnyalatai), a jobb oldalon (ún. szendvics-tesztben) a visszautasított (piros és árnyalatai) növényfajok láthatók, melyek elfogadási és visszautasítási mértéke az árnyalatok szerint változik a kék színnel jelölt „semleges” borsóig. Figyelemre méltó több Solanaceae családba tartozó faj (pl. *Nicotiana*, *Petunia*) elutasítása, és más nem-tápnövények, például a selyemkóró (*Asclepias syriaca*) elfogadása a másodlagos tápnövények között szereplő paradicsomhoz képest (sárga háromszög) [Jermy (1961b) nyomán módosítva].

és egy tetszőleges másik növényfaj szerepelt] és a növényfajok **abszolút gátló hatását** [ekkor egy ún. szendvics formájában két burgonyalevél közé helyezte az idegen növény levelét]. A kapott válaszok alapján egy preferencia-háromszöget szerkesztett (10.TA1/2. ábra), amelyben semleges (pl. borsó, *Pisum sativum*), kedvelt (pl. burgonya, *Solanum tuberosum*) és gátló (pl. szilkesark, *Nicandra physaloides*) növényfajok fordultak elő. A meglepő az, hogy a többé-kevésbé gátló hatású növényfajok



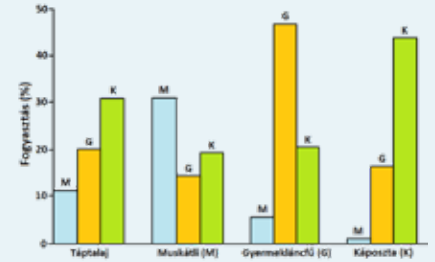
10/29. kép. Szilkesark (*Nicandra physaloides*, Solanaceae)
© ArtMechanic

egy része (a szilkesarkot is beleértve) a Solanaceae-családból került ki, például paradicsom, fekete csucor, csattanó maszlag és mások. Ugyanakkor egészen távoli növénycsaládok tagjai esetenként csak gyengén gátolták (káposzta, *Brassica oleracea*), vagy éppen serkentették (kerti saláta, *Lactuca sativa*) a táplálkozást. A következtetés az volt, hogy a nem tápnövények túlnyomó

többsége táplálkozást gátló anyagokat tartalmaz, beleértve egy sor, a burgonyafélék családjába tartozó növényfajt. A normális táplálkozás kiváltásához nemcsak a gátló anyagok hiánya, hanem meghatározott mennyiségű táplálkozást serkentő anyag jelenléte szükséges. Az utóbbiak sokfélék lehetnek: a primer növényi metabolizmusból származó egyszerű cukrok, aminosavak, de akár szeretlen ionok is. A Solanaceae családra jellemző szteroid glükokoalkaloidok csak az ide tartozó növényfajok jelzőanyagai a burgonyabogár számára és nem játszanak döntő szerepet a táplálkozás kiváltásában (Jermy 1994).

10.TA1.3 Tanulás a tápnövényválasztásban

A tanulás, a megszerzett tapasztalatok jelentősége közismert a gerincesek között. Sokkal kevésbé nyilvánvaló a (herbivor) rovarok körében, pedig itt is nagy jelentősége van. Valamennyi egyszerű tanulási forma (szenzitizáció, habituáció és az asszociatív tanulás) kimutatható (Papaj és Prokopy 1989, Szentesi és Jermy 1990). Szembetűnő, hogy a specializálódott herbivor rovarfajok kevésbé képesek például habituálódni, mint a polifágok. Ezt talán a genetikailag rögzült *versus* tágabb tápnövénykörrel magyarázhatjuk. Előfordul azonban különleges tanulási forma is, az **indukált preferencia** (10.TA1/3. ábra), melyet leginkább a bevésoedéshez (imprintálás) hasonlíthatunk. Lényege, hogy például lepkehernyókban, egy korai fejlődési stádiumukban fogyasztott növény „vonásai” olyan

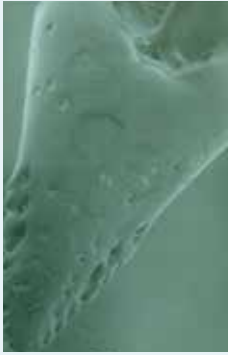


10.TA1/3. ábra. Indukált preferencia kísérlet eredményei, melyet a polifág *Heliothis zea* (Noctuidae) bagolylepke hernyóival végeztek. A hernyókat a 3. fejlődési stádiumig mesterséges táptalajon nevelték. A 4. stádiumban csak táptalajon, vagy csak muskátlin (*Pelargonium hortorum*), csak gyermekláncfűvön (*Taraxacum officinale*), vagy csak káposztán (*Brassica oleracea*) tartották. Az 5. stádiumban ismét táptalajot kaptak, majd vedlés után a 6. stádiumban preferencia tesztet végeztek velük, amelyben mindhárom növény jelen volt egyidejűleg. A hernyók szignifikánsan azt a növényfajt kedvelték, amelyen a 4. stádiumban táplálkoztak [Jermy és mtsai (1968) nyomán módosítva].

mértékben rögzülnek, hogy több vedlést követően, egy későbbi fejlődési stádiumban felkínált (akár jobban) kedvelt tápnövények közül is a korai lárvastádiumban tapasztalt növényt fogja választani (Jermy és mtsai 1968). A növény sajátosságai olyan erősen „bevésoednek”, hogy a hernyó inkább éhen pusztul, minthogy egy másikat választana, ha az imprintált táplálék nincs jelen. Ugyanezek vonatkoznak a tojásrakási hely kiválasztására is, főként azon fajok esetében, melyek kifejlett korban nem táplálkoznak a gazdanövényükön és a lárvakorban alkalmas növény kiválasztását a tojócsövükön található érzékszervekkel végzik.

10.TA1.4 Elméletek az ingerek központi idegrendszeri feldolgozására

A növényevő rovarokat látási, szaglási és a növény közvetlen közelében rövidtávra ható kémiai ingerek vezetnek taxisok formájában táplálékukhoz (Tinbergen 1976). Szaglási érzékszervek az antennákon, kémiai érzékszervek a tapogatókon, a lábakon és a tojócsövön találhatóak. Ahogy a 10.TA1/1. ábrán látható, kedvező inger jelenlétében kereső mozgás kezdődik, ami a **központi idegrendszerben izgalmi állapotot hoz létre** és a tápnövény megtalálásával végződik, amelyen a táplálkozás elkezdődik. Ha táplálkozás közben olyan növényi anyag jut az



10/30. kép. A karib-tengeri gyümölcslégy (*Anastrepha suspensa*, Tephritidae) tojócsovának csúcsa kémiai ingerek felfogására alkalmas érzékelő gödröccel
© P Greany

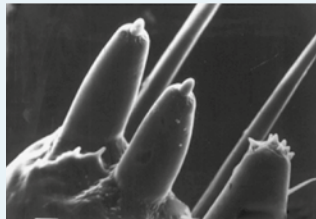
érzékszervekre, amely megakadályozza a további táplálkozást, akkor **központi gátlási állapot** alakul ki, amely hosszú ideig tarthat és a növény elhagyására kényszeríti rovarot. A receptorokon keletkező ingerületek **elektrofiziológiai** vizsgálata kimutatott ún. gátló (deterrens) neuronokat a selyemlepkében (*Bombyx mori*) és más fajokban (Schoonhoven és mtsai 1992).

A növényből származó ingerek (lényegében a táplálékválasztás alapján) egyszerű modellje a „**kulcs-zár**” **elmélet**, amely szerint a



10/31. kép. A répalepke (*Pieris rapae*) protorakális lábának distális belső oldala érzékelő szőrökkel
© E Städler

táplálékválasztás során a táplálékhoz való hozzáférést meg kell feleltetni az (ízlelő) receptor kötőhelyének és a központi idegrendszeri templátnak, ahogy a kulcs beleillik a zárba. Ez pontosabb illeszkedést jelent a specialista, és „lazábbat” a generalista fajok esetében. A receptorok által a központi idegrendszerbe közvetített impulzusok értelmezésére a „kombinált ingerek” (across-fibre), valamint a „egyedi inger” (jelölt-vonal) elméletek szolgálnak. Az első szerint több ízlelő receptortól származó



10/32. kép. A *Spodoptera littoralis* (Noctuidae) trópusi lápi-bagolylepke lárvája galeája 2 *sensilla stiloconica*-val (balra), melyek apikálisan egypórusú receptorok, és az állkapcsi tapogató egy részével, melyen 8, 9, 10. oldalán sokpórusú *sensilla basiconica* található
© WM Blaney

kombinált ingerület szinkron értelmezése történik, a második elmélet olyan ízlelő receptorokat tételez fel, amelyek speciális növényi anyagokra érzékenyek és az azokból származó inger „értelmeződik” az agyban (Schoonhoven és mtsai 1992). Sperling és Mitchell (1991) eredményei alapján mindkettő érvényesül a burgonyabogár táplálékválasztása során: az első a szélesebb növényközösség, a második a Solanaceae-családon belüli választást segíti, bár éppen ennél a bogárfajnál

mindezidáig speciális, a táplálkozást kiváltó anyagot a burgonyából nem sikerült kimutatni.

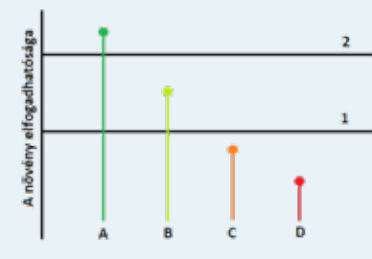
10.TA2 HERBIVORIA – AHOGY KEZDŐDHETETT

A növényfogyasztás (vízi vagy szárazföldi) rendkívül ősi létfenntartási mód, amelyről már Theophrastus (i.e. 340)

leírásokat közölt (pl. gubacsok képződéséről, mérgező növények és állatok kapcsolatáról és másokról) (Thanos 1994). A szárazföldi rovar herbivoriának legkorábbi nyomai a késő-szilur–kora-devon időszakban (kb. 400 millió év) találhatók (Labandeira 2007), mely növényi szárazon, sporangiumokon jelentkezett. Kb. 75 millió évvel későbbi korból gyökér, levél, fa és magfogyasztás is kimutatható. A perm időszakban (kb. 250 millió év) rovarrágás a levélfelület 3-4%-án jelentkezett a Gigantopteridaceae családba tartozó fajokon (Beck és Labandeira 1998). A késő-triász és kora-jura időszakban (kb. 200 millió év) élt prosauropodák (pl. a *Plateosaurus* sp.) főként növényevők lehettek (Barrett 2000). A késő-kréta korban (kb. 90 millió év) élt sauropodáktól származó megkövesedett ürületekben (koprolitokban) legalább négy kihalt fűfaj (Poaceae), továbbá kétszikűek, fenyők és pálmák szilícium-tartalmú növényi szövetrészeit (fitolitokat) találták, ami azt bizonyítja, hogy növényi étrendjük változatos volt (Prasad és mtsai 2005). Filogenetikai vizsgálatok szerint az emlősök nettó diverzifikációs rátája a trofikus életmód szerint változott és a herbivoroké volt a leggyorsabb (Price és mtsai 2012), ami jelentős mértékű fajgazdagsághoz vezetett.

10.TA3 A PREFERENCIA-PERFORMANCIA PARADOXON

A tapasztalatok azt mutatják, hogy a herbivor rovarok tápnövényekre hierarchikusan elrendezett (ez a táplálkozásra és tojásrakásra egyaránt érvényes). A mindig kedvelt („optimális”) tápnövények mellett kevésbé kedveltek (szuboptimálisak) is találhatóak. A hierarchia úgy jelenik meg, hogy amíg a kedvelt tápnövény (amely a lárvafejlődés szempontjából is a legjobb) jelen van, addig nem raknak tojásokat (vagy csak nagyon kis számban) a kevésbé kedveltekre (10. TA3/1. ábra). Például a különböző Apiaceae-fajokon élő fecskefarkú lepke (*Papilio machaon*) egyes egyedei ilyen hierarchiát mutatnak, mások az alacsonyabbrendűekre is raknak tojásokat, ha azok az optimális tápnövény-nyel együtt fordulnak elő (Wiklund 1981).

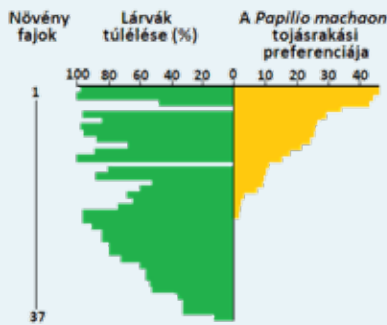


10.TA3/1. ábra. Herbivor rovarok növényválasztásának hierarchikus küszöbmodellje. Az elfogadhatóságnak két szintje van. Az 1-es szintet el kell érni, hogy egyáltalán elfogadható legyen egy növény. A 2-es szint a belső, genetikailag meghatározott preferenciaszintet jelzi, amely fölött egy növényt mindig elfogad egy rovar. Egy rovarfajnak az ábrán látható négy növényfajt (A, B, C, és D) kínálják fel kísérletben. Az A-növény a rovar tápnövényköréhez tartozik és olyan ingereket szolgáltat, amelyek alapján táplálkozik rajta vagy tojásokat rak rá. A B-növény meghaladja az elfogadhatósági küszöböt, de hierarchiában A alatt marad és csak A hiányában választja a rovar. C és D egyre növekvő mértékben visszautasított, ezért nem minősül tápnövénynek [Courtney és mtsai (1989) nyomán módosítva].



10/33. kép. Fecskefarkú lepke (*Papilio machaon*, Papilionidae) nyári orgona virágzatán Fotó: Szentesi Árpád

szélesebb, mint az anyai preferencia (Wiklund 1975, Jermy és Szentesi 1978). Ez arra mutat, hogy a nőtény „maximalizálni” próbálja a rátermettségét a lárvák fejlődéséhez legalkalmasabb növény választásával. A rátermettség maximalizálás bizonyított (pl. Wiklund és mtsai 2018), azonban a nehéz kérdés az, hogy miért szélesebb a lárvális tápnövénykör (performancia), mint az anyai preferencia? Az bizonyos, hogy a szélesebb lárvális tápnövénykör nem tükröz fiziológiai kényszereket. Ugyanakkor



10.TA3/2. ábra. A fecskefarkú lepkével (*Papilio machaon*) végzett „preferencia” (egy növényfaj kedveltsége tojáskelésre) és „performancia” (a lárvatúlélés ugyanazon a növényfajon) kapcsolat vizsgálata azt mutatta, hogy a nőtény lepke kb. feleannyi növényfajra rak tojásokat (sárga mezők) kísérleti viszonyok között, mint amennyin hernyói sikeresen kifejlődtek (zöld mezők). A növényfajok nem egyenértékűek a tojáskelés és fejlődés szempontjából. A vizsgált 57 növényfaj közül 37 fajon fejlődtek ki hernyók [Wiklund 1975] nyomán módosítva].

eltérő gének szabályozzák (Berenbaum 1990), és míg az előbbire közvetett (mert az új preferencia gyakorlásáig a lárvá performancia döntő), az utóbbira közvetlen szelekció hat (mert a lárvá vagy túlél, vagy sem) (Pilson 1992).

Egy metaanalízis (Gripenberg és mtsai 2010) az alábbiakat állapította meg:

- az utódok magasabb túlélési arányt mutatnak a tojáskelésre preferált növényeken,
- a nőtények több tojást raknak olyan növényekre, amelyeken a lárvák sikeres fejlődése magasabb arányt mutat,
- a nőtények preferenciája a jobb minőségű tápnövény iránt erősebb a specialistáknál, mint a polifágoknál sorrendben.

A herbivor rovarok körében a lárvakori tápnövényt a tojáskelés nőtény rovar határozza meg választásával. A nőtény preferenciaspektruma rendszerint szűkebb, mint a lárvá képessége, hogy más növényfajokban is felnövekedjék (10.TA3/2. ábra), azaz ha kísérletesen vizsgálják azon növények körét, amelyen a lárvá kifejlődni képes, az jóval

a természetben az is tapasztalható, hogy a nőtény nem minden esetben dönt jól és a kedveltségi rangsorban jóval alacsonyabb szinten lévő növényekre is rak tojásokat. Ez a kockázat szétosztásaként (5.TA14) vagy a tápnövénykör kiterjesztésének kísérleteként is felfogható. Napjainkra több, mint 500 ilyen, a „**nőtény preferencia–lárvá fejlődési képesség**” körébe sorolható vizsgálatot végeztek. Kiderült, hogy a kifejlett nőtények preferenciáját és a lárvális performanciát

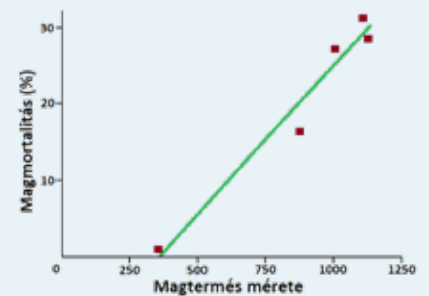
A valóság persze sokkal változatosabb és a kialakult képet bonyolítja az ún. „**Hopkins-féle gazdanövény választás-elv**”, amit a szakirodalomban HHSP-nek szoktak rövidíteni. Hopkins (1917) cincér- és szúfajokkal végzett vizsgálatai alapján azt állította, hogy egy kevés tápnövényt használó (oligofág) fajnak az adott növényfajból kikelt nőténye **ugyanarra** a növényfajra helyezi tojásait a **tápnövénykörön belül**, amely(b)en lárvakorban fejlődött. Az azóta elvégzett majdnem százza tehető hasonló vizsgálat, egy-két kivételtől eltekintve, Hopkins állítását nem tudta megerősíteni, vagyis nem látszik megalapozottnak. A probléma gyökere részben technikai, mert rendkívül nehéz vagy szinte lehetetlen „naiv” egyedek preferenciáját vizsgálni. A felnőtt egyed ui. már kikéltése előtt vagy annak folyamán érintkezik lárvális tápnövénye nyomaival és preimaginális vagy imaginális kondicionáláson (imprintálódást) megy át. [Ezzel szemben a „gazda-imprintálás” a parazitoidok körében bizonyított, és ezt „kémiai örökségnek” nevezik (Corbet 1985). A hártýásszárnyú ekto- vagy endoparazitoid ugyanis az elpusztított lárvá testében vagy az általa képzett gubóban (kokonban) bábozódik, majd onnan kikéltés közben a gazda testanyagának kémiai jellemzőit érzékeli (imprintálja) és tojáskelés alkalmával a gazda azonosítására használja.] Ha a Hopkins-elv igaz lenne, szinte csak monofág herbivor rovarfajok léteznének. Ezzel szemben, a tápnövényhasználat nagyfokú konzervativizmusa ellenére azt tapasztaljuk, hogy a nőtény rovarok a kedveltségi rangsorrendben raknak tojásokat a genetikailag rögzült tápnövénykörben található növényfajokra (10.TA5.2).

10.TA4 MAGFOGYASZTÓ SZERVEZETEK

A magpredáció alapvetően ragadozó–zsákmány kapcsolat és a 9. fejezet részét képezné. Az a sajátosság, hogy élő növényi szöveten (mag) valósul meg, indokolja a tárgyalását ezen a helyen.

A magvak koncentrált tápanyagnak tekinthetők, ezért számtalan gerinctelen (rovar) és gerinces (madár, rágcsáló, nagytestű herbivor) állatfaj

fogyasztja, melyeket **magpredátoroknak** nevezzük. Speciális magfogyasztók a főemlősök körében a Pitheciinae alcsalád (sátánmajmok) fajai. A termésprodukción a növény számára költséges, ezért más fiziológiai folyamatokkal (pl. testanyag építése) negatív korrelációt mutathat (5/4. ábra), vagyis minél nagyobb a termésprodukción, annál kevesebb energiát fordíthat



10.TA4/1. ábra. A magmortalitás arányosan növekedik a magtermés nagyságával a süzsanótnál (*Ulex europaeus*, Leguminosae). A magmortalitást elsősorban magfogyasztó szervezetek okozzák [Crawley (1983) nyomán módosítva].

növekedésre. A nagy termés sok fogyasztót vonz. A magpredátorok a nagyobb magtermelésből nagyobb részt fogyasztanak el (10.TA4/1. ábra), ami denzitásfüggő hatásra utal (Crawley 1983). A növény a magvakba a tápanyagok mellé másodlagos növényi anyagcsere termékeket is juttat, melyek a predátorokkal szembeni védekezés fontos elemei, de a magonc táplálására is szolgálhatnak lebomlásuk folyamán.

A **magpredáció**nak két formája van: **pre- és posztdiszperziós magpredáció** (pre-DMP, illetve poszt-DMP). A pre-DMP a magvak szétszóródása előtti fogyasztást jelenti, amelyet elsősorban specialista magpredátor rovarok okoznak. A poszt-DMP a magvak kiszóródása után következik be és főként a generalista hangyák és rágcsálók tevékenységének eredménye. A magpredáció igen jelentős hatású egyes élőhelytípusokban és a vegetáció szerkezetét befolyásolja. A felsívatagi és sívatagi életközösségekben elsődleges táplálékforrást jelent a mag. Fontos összefüggésre utal az is, hogy a száraz területeken élő kis testű emlősök sem fiziológiai alapon (emésztőrendszer mérete), sem az elérhető vegetáció minősége következtében nem képesek kizárólag zöld növényi anyagon megélni. További kényszer, hogy a kisebb testűek nagyobb alap anyagcserét követel, ezért



10/34. kép. Tömpeorrú barkó (*Rhinocyllus conicus*, Curculionidae) © Jacob Jilg

a szervezet a magasabb értékű tápanyagot igényli. Ezt biztosítják a növényi magvak! Emiatt a magpredátorok populációdinamikai hatása egyes esetekben szembetűnő, amit a kártevők elleni biológiai védekezésben is felhasználnak. A *Carduus nutans* egyedszámát az USA egyik államában, a *Rhinocyllus conicus* ormányosbogár felhasználásával, 95%-kal csökkentették.

Azonban számtalan más esetet is ismerünk, amikor a magfogyasztás ellenére sincs populációdinamikai hatás, például egynyári növények magbankképzése következtében (Szentesi és Jermy 2003).

Janzen (1969-től) igen sokat foglalkozott a közép-amerikai lombhullató erdőkben fontos magpredáció jelenségével és arra következtetésre jutott, hogy a magméret és a mag kémiai összetevői a magpredátor által okozott szelekciós nyomás eredményeként alakulnak. Így a magdiszperziós szervezetek tevékenysége igen jelentős az új növényegyedek helyfoglalása és biztonságos felnövekedése szempontjából. Úgy látszik, hogy a magpredáció mértéke a mérsékelt égövi területeken is számottevő lehet, de a magpredátorok nem határozzák meg a magméret evolúcióját és a növény populációdinamikájára gyakorolt hatásuk is attól függ, hogy a növény magszám- vagy mikroélőhely limitált-e. Ha az előbbi nem, az utóbbi nagyon jelentős lehet és még elegendő magszám esetén sem jelentkezik új egyed. Még fordított esetben (ha magszám limitáció van) sem bizonyos a negatív következmény a növényi populációra nézve, mert előfordulhat, hogy például egy klimax társulás hatalmas magtermelése ellenére sincs lehetőség arra, hogy az anyanövények mellett egy új egyed

felnövekedjék. Másrészt, a vegetatív szaporodással rendelkezők, mégoly jelentős magpredáció esetén is, képesek az állomány növelésére föld alatti hajtások képzése (sztolonizálás) útján.

10.TA5 GENERALISTA ÉS SPECIALISTA TÁPNÖVÉNY PREFERENCIA

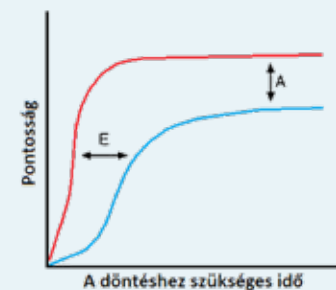
10.TA5.1 A tápnövény-preferencia kialakulása a herbivor rovaroknál

A herbivor rovarok 70-75%-a specialista (mono- és oligofág). Azonban a specialista és generalista táplálkozási stratégia egyaránt sikeres. Evolúciós értelemben hosszú idő óta léteznek egymás mellett és az általános felfogás szerint a generalista rovar herbivorია az ősi



10/35. kép. V.G. Dethier (1915-1999), amerikai entomológus, aki fontos eredményeket ért el a rovarok viselkedésének, valamint szaglásának és ízérzékelésének elektrofiziológiai vizsgálatában © Univ.Massachusetts

jelleg, mert a legkorábbiak ismert rovarcsoportok, elsősorban a szájszerv morfológiája alapján, ezt a jelleget mutatják (Dethier 1954). Ezekből alakultak ki a specialisták, ahogy a növényvilág fajgazdagsága is növekedett evolúciós időben. Mindkét csoportot sajátos vonások jellemzik. A **specialisták** tápnövény megtalálása és kiválasztása a neurális hipotézis (Bernays 2001) szerint gyorsabb és pontosabb, ugyanakkor kevésbé plasztikus;



10.TA5/1. ábra. Egy specialista (piros vonal) és generalista (kék vonal) herbivor rovar tápnövényre vonatkozó döntési képességének modellje. A telítődési jellegű görbék alakja azt jelzi, hogy genetikai és tapasztalati (tanulási) képességek következtében más-más maximumokhoz tartanak. Az A távolság a pontosságbeli, az E a hatékonyságbeli (azaz a döntéshez szükséges időtartamra vonatkozó) különbségeket jelent a komplex információ feldolgozása során. A generalista faj a pontosság és időtartam tekintetében is hátrányban van [Bernays (1998) nyomán módosítva].

a másodlagos növényi anyagokat speciális detoxifikációs rendszerük semlegesíti; az adaptációjuk a tápnövényhez szorosabb, ritkábban váltanak át más növényfajokra (10.TA5/1. ábra). A **generalisták** döntései lassúbbak és pontatlanok, mert sok növényi-eredetű inger közül kell választaniuk, de jobb tanulási képességekkel rendelkeznek. A növényi toxinok lebontásához a poliszubsztátumú monooxigenáz (PSMO) rendszerüket indukálják (Brattsten 1992); gyakran képeznek lokálisan specialista populációkat (10.TA5.2), amit

szignifikánsan nagyobb genetikai diverzitásuk tesz lehetővé (Jaenike és Grimaldi 1983, Pavlicek és Nevo 1995).

A tápnövényválasztás alapvetően viselkedési folyamat, amelyet sok gén együttes hatása alakít ki. Emiatt egy korábban nem használt új tápnövényre való átváltás (host shift) komplex változásokat igényel, többek között a szenzorikus rendszerben (Jermy 1994). A herbivor rovarok evolúciója során a gazdaváltások gyakoriak voltak, azonban változatlanul specialistákat eredményeztek, mert egy növény családon élő fajok általában kémiai rokonságot mutató családokra települtek át. A specializáltság konzervatív tulajdonság, a gazdanövény kört nagymértékben az evolúciós múlt határozza meg (Cripps és mtsai 2016), amit evolúciós **niche konzervativizmusnak** nevezünk. Újabb vizsgálatok (Leonardo és Muiru 2003, Tsuchida és mtsai 2004) azonban kimutatták, hogy az intracelluláris szimbióta baktériumok (*Buchnera*, *Regiella*) nemcsak esszenciális aminosavakkal látják el rovar gazdáikat, hanem tápnövény specializációjukat is befolyásolják. De a testméret és a specializáltság is összefügg: a kisebb testméretű fajok egy családon (pl. az araszoló lepkék, Geometridae) belül szűkebb tápnövénykörrel rendelkeznek (Davis és mtsai 2013). Egy további feltételezés, az ún. **oszillációs elmélet** (Janz és Nylin 2008) szerint a fajgazdagság növekedése során ciklikusan a specialistákból polifágok, majd ezekből ismét specialisták lesznek. Forister és Jenkins (2017) szerint a specializáció térben elkülönült fogyasztó–forrás kapcsolatokra ható sztochasztikus diverzifikáció eredménye.

10.TA5.2 Herbivor rovarfajok lokális specializációja

Említettük, hogy a tápnövénykör pontos leírására nézve nincsenek megfelelő kategóriáink. Emiatt hasznosnak bizonyultak azok a törekvések, amelyek az anyai preferenciát és utódfejlődési képességet (performanciát) kísérik meg figyelembe venni egyidejűleg és ugyanazon specializáltsági szinten (10.TA3). A tápnövényre a nőtény rovar tojást rak, és az utódok is kifejlődnek; a tápnövénynek nem minősülő növényre is történik tojásrakás, azonban a lárva mortalitás magas. A rovar lokális adaptációját tekintve a két kategória közötti ún. „elfogadható nem tápnövény” fontos szerepet játszhat. A kifejezés oximoronnak tűnik, azonban a megkülönböztetését az indokolja, hogy vannak növények, melyek valójában fogyaszthatók a herbivor számára, de különféle okok (földrajzi elkülönülés, ritkaság, a preferenciális rangsorban betöltött hely stb.) miatt eddig nem, vagy csak ritkán volt erre alkalmuk. Így például a burgonya-bogár számára a burgonya (*Solanum tuberosum*) nem szerepelt tápnövényként, mert Mexikó félsivatagos területein foltokat képző *S. rostratum* csucsorfajon élt. Első alkalommal a burgonyával az 1850-es években találkozott az Egyesült Államokban, ahová behurcolták. Átváltott rá, amit a genetikai és fiziológiai konstitúciójában már meglévő vonások tettek lehetővé (Jermy 1994). A jelenség hátterében az ún. **preadaptáció** áll (Janzen 1985a). Ez azonban nem minden populációra vonatkozott és mai is található az USA-ban olyanok, amelyek más *Solanum*-fajon szaporodnak és nem fogyasztják a burgonyát.

A genetikai differenciálódással járó lokális adaptációkat poli- és oligofág fajoknál egyaránt kimutattak. A polifágok esetében az ilyen részpopulációkat **tápnövényrassznak**, az oligofágoknál **démnek** nevezik. Ilyen példa a már említett *Rhagoletis pomonella*, amely kettő (Feder és mtsai 1988), vagy az *Aphis gossypii* levéltetűfaj, amely öt szimpatrikus tápnövényrasszt képez (Carletto és mtsai 2009).

A lokális differenciálódás természetes szelekció és genetikai sodródás alapján keletkezhet. Az első esetben adaptív, a másodikban nem. A lokális adaptáció a szimpatrikus fajképződés „előszobája” lehet, de azt nem tudjuk eldönteni, hogy a nőtény rovar választása a tápnövénykör kiterjesztését vagy a speciációs „hajlamot” jelenti-e. A rassz vagy dém keletkezését az azon belüli egyedek asszortatív párzása segíti. Boecklen és Mopper (1998) szerint úgy keletkezik, hogy egy hosszú életű, táp- és védekezési anyagok vagy fenológiai tulajdonságok tekintetében variabilis növényi populáció megélhetést biztosít egy rövid életű, viszonylag specializált rovarpopulációnak. E közben szoros genetikai megegyezés keletkezik a tápnövény fenotípus és a herbivor részpopuláció között azon az áron, hogy az így megjelenő rassz vagy dém rátermettsége kisebb lesz az új fenotípuson, mint az eredetin, amelyről a herbivor származik. A gazdanövényvel összefüggő genetikai diverzifikációt ma már molekuláris genetikai módszerek is megerősítik. Heard és Mlynarek (2018) egy polifág levélaknázó légyfajban (*Nemorimyza posticata*), amely Asteraceae-fajok levelében él, nemcsak növényfajok szerinti, hanem élőhelyeknek megfelelő differenciálódást mutattak ki mitokondriális gének vizsgálatával. Bonyolítja vagy megakadályozza lokális specializáció kimutatását, ha ugyanazon a térléptéken divergens szelekció zajlik két különböző növényi tulajdonság (pl. szőrözöttség és N-tartalom) között ugyanabban a növénypopulációban. [Polifág fajok lokális specializációja fakultatív endoszimbióta hatására is létrejöhet (Wagner és mtsai 2015)].

A már említett korlátozott diszperzió valószínűsége a lokális tápnövényrassz kialakulásában különösen nagy olyan polifág fajoknál, mint a pajzstetvek (Coccidae), amelyek nőténye a letelepedés után már nem képes elhagyni az esetlegesen „rosszul választott” (nem elsődleges) tápnövényt sem, míg a szárnyas hímek bizonyos mértékű diszperzióra képesek. Emiatt csaknem fáról-fára, sőt egyetlen fán belül, ágak között differenciáció és eltérő genetikai struktúra alakulhat ki a pajzstetű-populációban. Ilyen például az amerikai gesztes fenyőn (*Pinus ponderosa*) élő *Nuculaspis californica* (Diaspididae) pajzstetűfaj, mely ezen kívül még további 11 nyitvatermőfajon megtalálható (Alstad 1998). Ha az anya a megfelelő tápnövényen telepszik meg, megerősítést kap a növénytől, ha nem, akkor viszont más növényi fenotípusok



10/36. kép. A *Nemorimyza posticata* (Agromyzidae) levélaknázó légy lárvakamrái Solidágo-leveleken © Afrobrazilian

sorával, vagy ún. „elfogadható nem tápnövényen” találja szemben magát generációkon keresztül. Azonban mégsem az egyedi növény genotípusa a lényeges: a pajzstetvek maguk elősegítik a differenciálódást a gazdanövény megbetegítésével („sárgítás”), a szelekciós hatást megváltoztatva. A beteg fákon – szemben az egészségesekkel – a pajzstetvek magas izoenzim variabilitása mutatható ki, vagyis inkább a rovarok fenotípusának és nem a növény genotípusának hatása érvényesül.

A herbivor rovarok fajképződését tárgyaló könyvtárnyi irodalomban a fent körvonalazott megfigyelések alapján nagyjából háromféle mechanizmus jelenik meg a herbivor specializációjának kialakulására: a **növény és rovar koevolúciós kapcsolata** (Ehrlich és Raven 1964, 17. fejezet), a **mutációk** (Dethier 1954, Jermy 1993) és az ún. **ökológiai speciáció**, amely különböző környezetekbe kerülő populációk közötti divergens szelekciót és az abból következő reproduktív izolációt (Nosil 2012) tekinti a legfontosabb hajtóerőknek.

10.TA5.3 A tápnövényre történő herbivor specializáció genetikai háttere

A növényevő rovarok és tápnövényeik kapcsolatának filogenetikai vizsgálata azt mutatja, hogy az evolúció során igen sok tápnövényváltás következett be. Emiatt ezek a rendszerek különösen alkalmasak a tápnövényváltás genetikai hátterének vizsgálatára. Azonban viszonylag kevés konkrét adat áll rendelkezésre, aminek részben az az oka, hogy rendszerint sok gén által meghatározott tulajdonságokról van szó, melyek analízise nehéz.



10/37. kép. Hessian légy
(*Mayetiola destructor*, Cecidomyiidae)
© Scott Bauer, ARS

Van néhány kivétel is, például az Európában már kipusztult hesszeni légy (*Mayetiola destructor*, Diptera), ahogy a latin neve (*destructor*) is jelzi, jelentős kártevő, amelynek lárvája a búza gyökérnyakánál gubacsszerű szövetgyarapodást, elágazásokat és törpe növekedést okoz. Az egyes, a légynek ellenálló búza változatokat az ember szelektálja, ellenben a légy egy recesszív allél által biztosított képessége követ-

keztében egy idő után egy új búza változaton is megél, emiatt a szelekciós munka kezdődhet előről. A kapcsolatot a rovar és a növény egymásra hatásában szerepet játszó gének ismétlődő megváltozása miatt nevezik **gén-génért** kölcsönhatásnak.

Genetikailag is jól feltárt példa a *Drosophila sechellia* tápnövényváltása (Matsuo 2008). Míg más *Drosophila*-fajok elpusztulnak a *Morinda citrifolia* (Rubiaceae)



10/38. kép. Nomífa
(*Morinda citrifolia*, Rubiaceae) termése
© Wilfredor

toxinjaitól, addig a *D. sechellia* több lókuszt érintő mutációk segítségével erre a növényre specializálódott. Az eredmény a növényi illatanyagaihoz való fokozott vonzódás és a növényi toxinok metabolikus kezelése. A folyamat a korábban a növény toxinjának elkerülését biztosító, a toxinok jelenlétét érzékelő ízlelő receptorokat kódoló gének funkciójának **elvesztésével** zajlott.

A tápnövény-preferencia populációs átlagától való eltérést (divergenciát) néhány pár nagyobb hatású gén szabályozza. Például a *Nilaparvata lugens* (Delphacidae) sarkantyúskabóca-faj (6/6. kép) egyedei a *Leersia hexandra* (Poaceae) vizes környezetben élő növényfajon és a természetett rizsnövényen (*Oryza sativa*, Poaceae) egyaránt élnek és morfológiailag megkülönböztethetetlenek (kriptikus fajok). A vizsgálatok alapján néhány domináns gén okozta az előzőről a rizsre történt átváltást (Sezer és Butlin 1997). Az ilyen esetekben komplex változásokra van szükség, amely a receptor-színtől a detoxifikációs szintig terjed, és a kifejlett egyed tápnövényválasztását is meghatározza. Hasonlóan az előbbihez, csak kevés gén hatását tételezik fel a már említett amerikai almalégy szimpatikus tápnövényváltása esetében, amely galagonyáról váltott almára (Feder és mtsai 2003) és egy inverziós polimorfizmust foglalt magában, amely a nyugalmi állapotot (diapauza) érintette és lehetővé tette különböző időben érő gyümölcsökre telepedést, majd a szimpatikus speciációt. Ahhoz, hogy a természetes szelekció hatása érvényesülhessen, egyedek közötti genetikai változatosságra volt szükség a tojásrakás, lárvatúlélés stb. tekintetében.

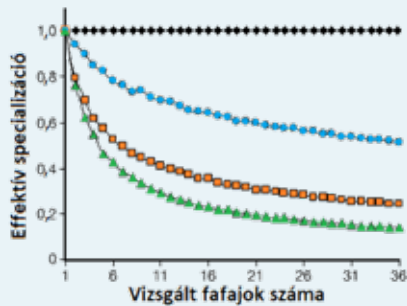
10.TA5.4 A specialista és generalista herbivor rovarfajok gyakorisága a trópusokon

A trópusi esőerdei területeket a legfajgazdagabb ökoszisztémáknak tartjuk. Ennek okát:

- a történetiségükben,
- a klimatikus és szerkezeti sajátosságokban,
- a stabilitásban,
- a gyors generációváltásban,
- a vegetáció – mint forrás – folyamatosan elérhető jellegében,
- ugyanakkor a fogyasztásra nem alkalmas vagy toxikus anyagok magas százalékában, amellyel a herbivoroknak meg kell küzdeniük és amely szelekciós faktorként működhet,
- a fogyasztók közötti versenyben,
- a fajképződés gyakoriságában

látjuk, csak néhány faktort kiemelve. Az 1950-es évektől kezdve sokáig tartotta magát az a felfogás, hogy a fenti okok következtében a trópusi területek kedveznek a specializált-ságnak és ezért magasabb az ilyen herbivor rovarfajok száma, mint a generalistáké. Ez a kép azonban nem erősödött meg Erwin (1982) fajgazdagságot célzó kutatásai során, aki ugyan rendkívül specializált rovarfajokat talált Panamában a *Luebea seemannii* (Malvaceae) trópusi fafaj 19 példányáról gyűjtött

rovaregyüttesek vizsgálatakor, mégis a gazdaspecialista fajok aránya csak 20%-nak adódott. Basset (1992) szerint a polifágok aránya a vártnál nagyobb és ezt meg is erősítette Novotny és mtsai (2002) Pápua Új-Guineában végzett kutatása, ahol 900 herbivor rovarfaj specializáltságát vizsgálták 51 növényfajon. Természetesen igen nagy számban voltak specializált fajok, azonban ezek közel rokon növényfajokon éltek. Az ún. **effektív specializáció**, amely az éppen vizsgált fán talált összes herbivor rovarfaj száma osztva az egyes rovarfajokhoz tartozó tápnövény fajok számának összegével, csökkent a vizsgálatba vont fák



10.TA5/2. ábra. Az effektív specializáció egy vizsgált növényfajon található lombfogyasztó herbivor rovarfajok száma osztva a rovarok által táplálékként használt összes növényfaj számával. Pápua Új-Guineában a vizsgált fajok számával az effektív specializáció mértéke csökkent az egyenesszárnyúaknál (zöld háromszögek), a bogaraknál (narancssárga négyzetek) és a lepkeknel (kék telt körök). Utóbbiak közül kivételt jelentett a Papilionidae család fajai (fekete rombuszok), ahol nem változott az effektív specializáció mértéke. A kutatók 935 rovarfaj 50 ezer egyedét vizsgálták [Novotny és mtsai (2002) nyomán módosítva].

növényi fajgazdagságnak tulajdoníthatóan. Crawley (1983) szerint a mérsékelt égövön azért van sok specialista faj, mert gyakoribbak a monospecifikus növényállományok, emiatt a tápnövény keresésének költsége alacsonyabb. Mindazonáltal a lokális növényi fajgazdagság fontos szerepet játszik a specializációban, ahogy azt a braziliai Cerrado biomban (8/2. ábra) 39 lepkecsaládba tartozó 377 lepkefaj esetében is kimutatták: a közeli rokonságban lévő növényfajokon rokon lepkefajok élnek (10.TA5/3. ábra). Amint azonban a növényi fajgazdagság növekedik a lepkefajok a nem rokon növényfajokon is új fajokká alakulhatnak. A lepkefajok 70%-a egyetlen növénycsalád növényfajain él (Morais és mtsai 2011).

10.TA5.5 Gerinces herbivorok szelektív táplálkozása

Miért ritka a specializáció a gerinces herbivorok között? A fejezet különböző részeiben megállapítottuk, hogy a gerinces herbivorok között gyakori a generalista táplálkozási stratégia. Ez részben a környezeti foltosság eredménye, részben pedig a nagytestű állatok anatómiai sajátosságaiból (pl. nagyméretű,

széles száj) következik, amely a szelektivitást megnehezíti. Azok a gerinces herbivorok, amelyek keskeny szájjal rendelkeznek, például a juh, határozott szelektivitást mutatnak. Ezeknél a fajoknál a foltok fajgazdagsága

már jelentősen befolyásolja a szelektivitásukat. A specializációt korlátozza az a tény is, hogy az emlős detoxifikáló rendszer nem alkalmas egyetlen növényben előforduló nagy mennyiségű (hasonló) toxin lebontására. A rendszer sokkal hatékonyabb több növényből származó, kisebb mennyiség semlegesítésére, vagyis a növényi toxinok jelenléte fontosabbnak tűnik a táplálék értékénél (Dearing és mtsai 2000). Általános ellenérvként említik még (bár ez a rovarokra is igaz), hogy egyetlen növény sem képes teljes értékű táplálékot szolgáltatni, ezért szükséges a többféle növény fogyasztása.

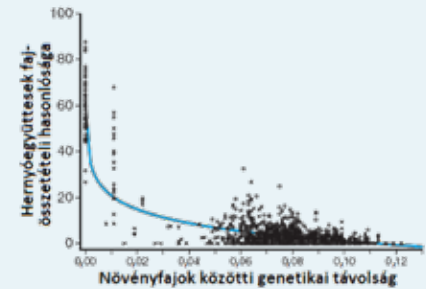
10.TA6 A GERINCES HERBIVOROK TÁPLÁLKOZÁSÖKOLÓGIÁJA

Az egyik legfontosabb megvárgyalandó kérdés a herbivorok alkalmazkodása az alacsony minőségű (igen rossz C:N arányú, valamint a lebontásnak nagyon ellenálló) táplálékhoz.

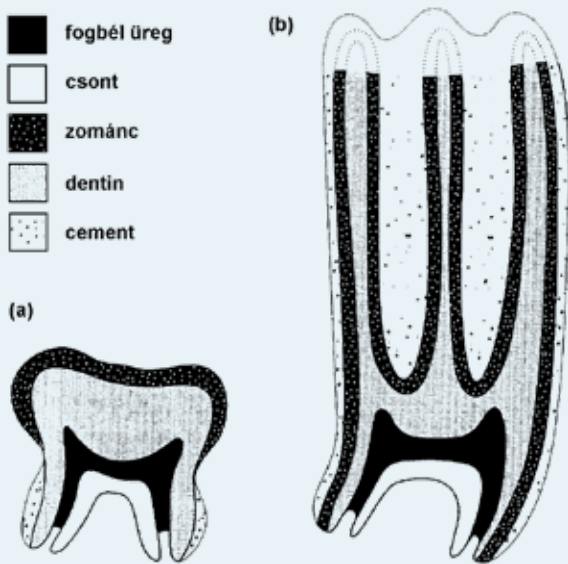
10.TA6.1 Anatómiai sajátosságok

10.TA6.1.1 Általános vonások

Gerinces herbivorok már 300 millió évvel ezelőtt léteztek a Földön. Ezek erdei vegetációt fogyasztottak, mert füves puszták csak jóval később, mintegy 270 millió évvel ezután, az Oligocén közepén terjedtek el (MacFadden 1997). A mai pázsitfű-félék a kb. 2×10^{12} tonna/év primer produkciójukkal az erdei biombok után a második legnagyobb szerves anyag hozamot jelentik. A herbivorok legelő guildjének megjelenése ehhez a hatalmas mennyiségű forráshoz kapcsolható. A miocén elejétől-közepétől (kb. 20-23 millió év) tapasztalható **anatómiai változások** egy sor emlőscsoporton valószínűvé teszik a füves területekhez kötött életmód kialakulását. Ezek (emésztőrendszeri, mozgásszervi stb. módosulások) közül a fogtípusok átalakulása jellegzetes. A **magas koronájú** (redős v. hypsodont) fogtípus



10.TA5/3. ábra. A braziliai Cerrado biomb lepkehernyő együttesének hasonlósága (a Bray-Curtis index alapján) csökken a hernyók gazdanövényei közötti genetikai távolság növekedésével. Ez azt jelenti, hogy diverz lokális flóra esetében a lepkefajok specializálódnak [Morais és mtsai (2011) nyomán módosítva].



10.TA6/1. ábra. (a) Gumós (brachydont) zápfog (ember) és (b) redős (hypselodont) zápfog (ló) hosszmetzeti rajza. Az első esetében a zománcréteg a fog felületén, a másodiknál a fogtestben található több rétegben. A redős zápfog szerkezete lehetővé teszi a növényi anyag rágását a fogak folyamatos kopása ellenére is [Janis és Fortelius (1988) nyomán módosítva].

a legelésző herbivorokra jellemző (10.TA6/1. ábra). Egy másik típus a **folyamatosan növekedő** fogazat (hypselodont), mely a rágcsálóknál található meg (Janis és Fortelius 1988).

A növények fogyasztásához kapcsolódó testrészek és szervek jellegzetességei:

- A **legelő**k (kafferbivaly, bölény, szarvasmarha stb.) szája széles, a **csipegető**ké (zsiráf, jávorszarvas, őz stb.) keskeny (a pofa is széles, illetve keskeny). Intermediér típus (gímszarvas, havasi nyúl, kecske stb.) az, amely a táplálék szezonális elérhetőségétől függően mindkét módon táplálkozik, télen csipegető, nyáron legelésző.
- A csipegetők nyálmirigye nagyobb, mint a legelőké.
- A bélrendszer táplálékot tárol és a táplálék fermentációját, valamint a tápanyagok felszívását elősegítő részei is különböznek a két táplálkozási módnál, és nagy változatosságot mutatnak.
- A füves pusztákhoz adaptálódott legelő életmóddal kapcsolatosak a meghosszabbodott végtagok is.
- A magas koronájú fogazat a fűfélék fogyasztásában igen jelentős innováció és összefügg a savanna bióm kialakulásával (Beerling és Osborne 2006). A fűfélék leveleiben jelenlévő mikroszkopikus méretű SiO₂ fitolitok koptató hatása rendkívül nagy. A hypselodont fogakban található redős zománc a folyamatos fogkopás ellenére is hatékony rágást biztosít. A vegetáció eleinte teljes egészében C3-as növényfajokból állt, ehhez adaptálódott a legelőguild. A miocén utolsó 7-10 millió éves időszakában jelentős légköri CO₂-tartalom csökkenés és növekvő szárazodás, kifejezettebb szezonális mutatózott a bolygón. A változások

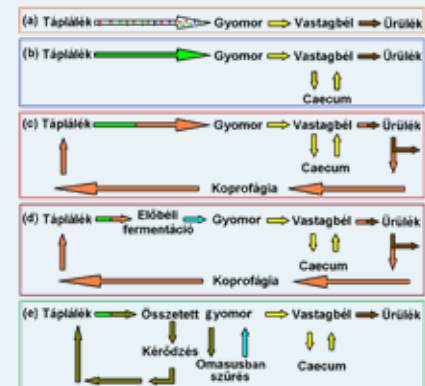
a korábban csak alig kimutatható C4-fajok elterjedésének kedveztek, mert ezek nagyobb mértékben szárazságtűrők. A C4-es növényekben ugyanakkor olyan anatómiai változások is jelentkeztek, mint például a hüvelyparenchima (10/2b. ábra), amely az emészthetőséget és ezáltal a kivonható energia mennyiségét csökkentette. A legelő és csipegető fajok a C3- és C4-fajok használatában különbség van. A C3-at fogyasztó herbivorok lehetnek legelők és csipegetők, de C4-seket fogyasztók mindegyike a legelők közé tartozik, csipegető C4-et fogyasztó fajok ezidáig nem ismertek.

10.TA6.1.2 Emésztő-rendszer típusok

Két fő típust különböztetünk meg (lason és van Wieren 1999): az első az **előbéli fermentáló** (pl. patások, főemlősök, 10.TA6/2e. ábra), melynek anatómiailag legfejlettebb változatát a kérődzőknél találjuk meg (a kb. 176 patásfaj közül 145 kérődző).

Ezeknél a gyomor négy részre tagolódik: a bendő (rumen), a recésgyomor (reticulum), a leveles gyomor (omasus) és oltógyomor (abomasus). Az első két rész élettanilag együvé tartozik és a funkciójuk tápláléktárolás, illetve a bejutott táplálék durva darabolása; a táplálék innen még visszakerül a szájüregbe, ahonnan az ismételt rágás (kérődzés) után egy rövidebb útvonalon az omasusba jut. Az omasusban előemésztés folyik.

A másik típust az **utóbéli** (posztgasztrikus vagy kolonális-cekális) **fermentálók** képezik [pontosabban, a vastagbél elülső része (caecum) és maga a vastagbél (colon) vesz részt ebben, 10.TA6/2b-d. ábrák], melyen belül két csoportot találunk: a lófélék, disznófélék, elefántok és újvilági majmok képezik az **első**t, ahol **nincs koprofágia**, más kifejezéssel **cekotrofia** (10.TA6/2b. ábra), azaz az ürülék újra elfogyasztása és emésztése (ezek vastagbél-fermentálók), valamint a **második**, mely a rágcsálókat és kiemelten a nyúlfeleket foglalja magában, ahol **van ürülékfogyasztás** (10.TA6/2c,d. ábrák, Danell és Bergström 2002). Az utóbbiak cekális fermentálók, amelyek



10.TA6/2. ábra. Nem kérődző (a-d) és kérődző (e) emlősök emésztőrendszer típusai. Példák: (a) ember, kutya, macska (a nyíl színes pontjai a vegyes táplálékot jelképezik az ember esetében), (b) posztgasztrális emésztés: sertés, ló, elefánt, madarak, újvilági majmok, (c) posztgasztrális emésztés + cecotrofia: egyes rágcsálók és Lagomorpha, (d) pre- és posztgasztrális emésztés + cecotrofia egyaránt előfordul: rágcsálók, kenguru, majmok, és (e) pre- és posztgasztrális emésztés egyaránt előfordul, de jelentősebb a pregasztrális: zsiráf, sok antilop, szarvasmarha, gímszarvas, juh stb. Az ábra az emésztőrendszer típusok különbségeire helyezi a hangsúlyt és nem törekszik valamennyi anatómiai részlet bemutatására [Danell és Bergström (2002) nyomán módosítva].

kemény és lágy székletet képeznek; az elsőbe a rostos növényi részek, a másodikba a részben fermentált és vitaminokban is



10/39. kép. Kaliforniai üvegteknős (*Gopherus agassizii*, Testudinidae)
© Tigerhawkvok

(*Uromastix aegyptia*) is (Foley és mtsai 1992). Valamennyien mikrobiális szimbiontákra támaszkodnak a növényi anyagok lebontásában, ellenben a közönséges levesteknős ragadozó életmódot is folytat. A növényevő madarak erőteljesen fejlett caecum-mal rendelkeznek, amelyben bakteriális fermentálás zajlik.



10/40. kép. Egyiptomi tuskésfarkúgyík (*Uromastix aegyptia*, Agamidae)
© מרפ ותיר

További lényeges különbségek még: az előbbeli fermentáló fajok először fermentálják a felvett táplálékot, vagyis a sejtartalomhoz a cellulóz és származékai lebontásával jutnak, az utóbbeli fermentálók pedig éppen fordítva, először enzimatis bontás zajlik, majd a durva sejtfal és más strukturális elemektől szabadulnak meg, és a fermentáció csak ezután következik (10.TA6/3. ábra). A növényevő madarak (pl. a legelő ludak) különösen hatékonyan oldják meg, amennyiben csak a sejtek tartalmát használják fel és a sejtfalat a növényi szövet összezúzása után gyorsan kibocsátják. Az emlősökhöz képest magasabb energia-igényüket (lásd még a következő bekezdést) ugyanakkor azzal kompenzálják, hogy 2,4-szer hosszabb időt töltenek táplálkozással (van Gils és mtsai 2007).

A két fő emésztési típuson (előbbeli és utóbbeli) kívül egyéb változatok is ismertek. A hoacin (*Opisthocomus hoazin*) esetében az előbbeli fermentáció a begyben és a disztális oesophagus szakaszban

zajlik, a táplálék áthaladása lassú, összevethető a nagytestű herbivorokéval (Grajal 1995). Hasonló apparátussal képes lombfogyasztásra a kakapo (*Strigops habroptilus*) is (7/6. kép). A lombfogyasztó gyíkfajok meghosszabbodott bélrendszerrel és a vastagbélben olyan „zsilipekkel” rendelkeznek, melyek lassítják a tápanyag haladását és meghosszabbítják a fermentációt, a baktériumok bontási folyamatát (Cooper és Vitt 2002). Különlegesség a dél-amerikai falakó Liolaeminae alcsalád (Tropiduridae család) gyíkfajainál az, hogy az előbb leírt zsilipes módosulás mellett, a vastagbélben igen nagy egyedszámban fonálférgék találhatók (gyíkegyedenként akár 15 ezer is), melyek az emésztést segíthetik (O’Grady és mtsai 2005).



10/41. kép. Hoacin (*Opisthocomus hoazin*, Opisthocomidae)
© Bill Bouton

10.TA6.1.3 Lebontási folyamatok

A kérődzők által ismételtlen megrágott tápanyagból a levelesgyomorba (omasus) kb. 5 μ l térfogatú részecskék kerülnek. A 10^{10} - 10^{11} /ml egyedszámban előforduló baktériumok és 10^5 - 10^6 /ml egyedszámban jelen lévő egycsejtűek kezdik a táplálékot bontani. Az igazi emésztés helye az oltógyomor, ahol pepszintermelő mirigyek is találhatóak. Ebben a gyomorrészben a pH rendkívül kiegyensúlyozott, amit 100-140 mM bikarbonát és 10-50 mM foszfát puffer biztosít. A strukturális szénhidrátokat bontani képtelen kérődzőknél szimbionta baktériumok segítik az emésztési folyamatot: a *Bacteriodes succinogenes* cellulózbontó, a *Ruminococcus* spp. cellulóz, cellobióz, xylóz bontók, a *Clostridium* spp. cellulóz és keményítő bontók, de további fajok is találhatóak ebben a gyomorrészben. A szintén jelen lévő ostoros egycsejtűek, holotrichidák és entodiniomorphák közül csak kevés képes cellulózt bontani, a legtöbb szimbionta baktériumokkal táplálkozik.

10.TA6.1.4 Testméret és béltraktus mérete közötti összefüggés

Az egyik legismertebb allometrikus kapcsolat az élőlények metabolikus igénye és testtömege között áll fenn, ahol a hatványparaméter értéke 0,75 (1.2.1). A nagyobb testtömeg számos előnnyel járhat (5.5.1). A növényevőkre vonatkozóan széles körben tett megállapítás, hogy testtömegük nagyobb, mint az ugyanabba a taxonómiai kategóriába tartozó rokon, nem növényevő szervezetekéi. A bélrendszer meghosszabbodása kedvezően hat az alacsony értékű növényi táplálék feldolgozására, hosszabb tartózkodási időt és ezáltal hatékonyabb a feldolgozás (Clauss és mtsai 2003). Ez a kistermetű növényevők esetében ellentmondásos helyzethez vezet, amennyiben éppen ezek között találunk rostos anyagokat hasznosítani képes fajokat, annak ellenére,



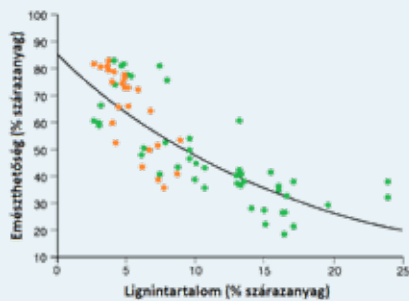
10.TA6/3. ábra. A hörcsögfélék (*Microtus*, *Lemmus* és más genusk fajai) (szürke négyzetek) rendelkeznek azzal a képességgel, hogy az emészthetetlen rostanyagokat azonnal eltávolítsák a vastagbél összehúzódásai által, szemben a mókusfélékkel (*Sciurus* és más genusk fajai) (piros négyzetek), melyek erre nem képesek. A mókusfélék sokkal kevesebb nem emészthető táplálékot vesznek fel [Iason és van Wieren (1999) nyomán módosítva].

hogy az egységnyi tömegre vonatkoztatva nagyobb az energiaigényük, de ez nem jár együtt lényeges bélhossznövekedéssel. Például egy mezei pocoknak (25 g testtömeg) kb. 12-szer több tápanyagot kell felvenni testsúly kg-ra számítva, mint egy 26 ezerszeres testtömegű lónak. A többlet tápanyag emésztése már az előbélben megkezdődik egy hatékony enzimatis bontás révén, amely független az utóbéli fermentációtól.

10.TA6.2 Fiziológiai sajátosságok

A nagytestű gerinces herbivorok túlnyomó többségükben **generalista** szervezetek. Ez abban is megnyilvánul, hogy a gyakran toxikus táplálékból felvett káros anyagok mennyiségét minimalizálják azáltal, hogy sok növényfajból csak kisebb mennyiséget fogyasztanak. A toxinok tápláló értékkel nem rendelkeznek, ellenben eltávolításuk vagy lebontásuk szükséges lépés. Semlegesítésüket szimbiota mikroorganizmusok és a generalista herbivorokra jellemzően aktív mikroszomális oxidációs rendszer végzi, amely a szóban forgó vegyületsoport által indukálható (lásd alább). A széles táplálékbázison való táplálkozás azért is kedvező, mert egyetlen növény sem képes az összes tápanyagot biztosítani, ezért a nagytestű herbivorok táplálkozása nem egyfajú homogén növényállományokban történik. A nagy test jelentős energiaigényt is jelent, amit alacsony emésztési hatékonyság mellett kell kielégíteni.

10.TA6.2.1 Emésztés és detoxifikáció



10.TA6/4. ábra. Minél nagyobb a táplálék lignintartalma, annál kisebb mértékű az emészthetősége. Az ábrán a narancssárga pontok fűfajok, a zöld pontok fafajok lombja szárazanyag-tartalmának *in vitro* emészthetőségét mutatják. Az *in vitro* emészthetőséget tehénbendő folyadék felhasználásával mérték [Iason és van Wieren (1999) nyomán módosítva].

eltér, mert annak ellenére, hogy a fűfélék sokkal több sejtfallal rendelkeznek, kevésbé lignifikálódtak, mint a fás hajtások, ágak és levelek, melyeket a csipegetők fogyasztanak. A fermentáció lassú folyamat, a megfelelő energia és N-tartalom megszerzéséhez nagy mennyiségű növényi anyagot kell elfogyasztaniuk, amelynek áthaladása 20-80 órát is igénybe vesz. Például a háromujjú lajhár (*Bradypus tridactylus*), egy kiadós lombfogyasztás

után akár 10 napig is emészt a felvett növényi anyagot. Az alacsony energiata tartalmú táplálékot hosszabb ideig kell emésztetni, mint a magasabb minőségűt (10.TA6/5. ábra). Az emésztés, a felvett táplálék minőségétől függően optimalizációs kényszerek alatt áll (16.4.1.3). A nagytestű herbivorok emésztési (asszimilációs) hatékonysága (24.8) ugyanakkor nagyon alacsony,

mindössze kb. 50-60%-os, ami azt jelenti, hogy ürülcükben sok a lebomlatlan növényi rész, melyek miatt további felhasználásra alkalmas (pl. a ganajtúró bogarak által).

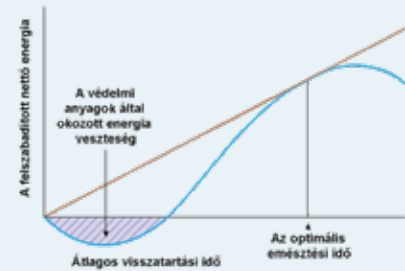
A növény emésztésének a végterméke zsírsavak (főként propionsav), ammónia és metán. A zsírsavakból a szarvasmarhák kb. 70%-nyi energiát nyernek, a metánnal viszont kb. 10%-os veszteség keletkezik. A sarki hófajd (*Lagopus lagopus*) fermentáció útján kapott energianyeresége csak 30%-os (Crawley 1983). A napi energia szükségletének a házi sertés 34%-át, a nyúl 37%-át kapja a fermentációval képződött zsírsavakból. Az utóbélben történő fermentálás energetikailag és N-nyereség szempontjából is 10-20%-kal hatékonyabb, mint az előbbeli (Danell és Bergström 2002).

10.TA6.2.2 N-elérhetőség

Az egyes növényi részek N-tartalma jelentősen eltér. Mint ismeretes, a ragadozók és táplálékuk kalóriaértéke és N-tartalma durván azonos, mert önmagukhoz hasonló forrásokat (herbivorokat) fogyasztanak. Ezzel ellentétben, a herbivoroknak testük kalóriaértékét 1,5-szeresére (16,7-ről 25,1 kJ/g testanyagra), az N-tartalmat pedig 2,5-szeresére kell emelniük (4-ről 10%-ra, szárazanyag-tartalomra számítva) az alacsony minőségű növényi táplálék miatt. Az N-visszatartás mechanizmusa az **urea** (karbamid) visszairányítása a véráramból az emésztő rendszerbe.

10.TA6.2.3 Kiürülési folyamatok

A felvett táplálék mennyisége és emészthetősége között az előbbeli fermentálók esetében pozitív, az utóbéli fermentálóknál negatív összefüggés áll fenn. Ennek oka, hogy amiként az előbbieknél az emészthetőség csökken, úgy csökken a táplálékfelvétel is, mert ezt a nem emészthető anyag kiürülési sebessége határozza meg. Az utóbbiaknál a viszony fordított, a felvétel növekedik, ha az emészthetőség csökken, mert a nem



10.TA6/5. ábra. A növényi táplálékból kinyerhető nettó energiamegyenérték (kék vonal) az emésztési idő függvényében. A cellulóz-, hemicellulóz-tartalomnövelés az emésztési időt, mint ahogy a másodlagos növényi anyagok közömbösítéséhez szükséges energiavesztés is. Az optimális emésztési időt a görbe pontjaihoz húzható egyenes (barna vonal) maximális meredeksége jelöli ki az idő tengelyen [Iason és van Wieren (1999) nyomán módosítva].

emészthető anyag gyors eltávolításáról speciális mechanizmus gondoskodik. Ilyen a kétféle ürülék és a cektrofia a kistestű herbivorok, például a pocokok esetében, mint a Brandt-pocoknál (*Lasiopodomys brandtii*), de hiányzik a mókus- és egérféléknél. A nyulak és a pocokok esetében fokozott Na-ürítést figyeltek meg. Terpenoidok elfogyasztása következtében fokozódik a vízürítés (diurézis).

10.TA6.2.4 A másodlagos anyagcsere termékeinek hatása

Az MNA termékekkel való kapcsolat a herbivor részéről nem „minden vagy semmi”-jellegű válasz, hanem a növények tulajdonságaitól függően különböző mennyiség elfogyasztását jelenti. Sokféle hatást és választ válthatnak ki (Iason 2005):

Toxinok. A szervezetbe került toxinokat az első lépésben a lipofil vegyületek oxidációjára alkalmas mikroszomális oxidáz rendszer (P450) a toxinmolekulához funkcionális csoportot köt, amellyel elősegíti és gyorsítja a kiürülést, vagy a bélbe való visszajutást. A második lépésben konjugációra kerül sor, amikor más molekulák hozzákötésével növekszik a toxinmolekula polaritása. A leggyakrabban kimutatott és vizsgált konjugátum a glükuron-savval képzett toxinmolekula. A mikroszomális oxidáz rendszer igen hatékony például a spanyol meztelencsigában (*Arion vulgaris*), ami lehetővé teszi, hogy az MNA-kban gazdag táplálékot fogyasszon. Az alkaloidok detoxifikálása olyan intenzív, hogy az LD₅₀ értéke (azaz a populáció 50%-át elpusztító dózis) 10-20-szor magasabb, mint a gerincesek esetében (Aguilar és Wink 2005). Például a melegvérűekre nagyon mérgező kinolizidin alkaloidokat a még ki nem fejlett csigák 1-2 g/testtömeg kg mennyiségben is tolerálják.

Emésztéscsökkentés. Általában a tanninokkal összefüggő tulajdonság, de más vegyületek is okoznak hasonló hatást. A csersavak fehérjebontó enzimekkel képeznek komplexeket, így az emésztést gátolják. Ugyanakkor olyan fajoknál, melyek tanninban gazdag táplálékot vesznek fel, mint például az európai őz (*Capreolus capreolus*), amely optimális körülmények között 4%-os csersavtartalmú táplálékot fogyaszt, a csersav megkötése már a szájban a nyállal megtörténik, így az emésztő enzimek mentesülnek ettől (Verheyden-Tixier és Duncan 2000). Több növényevő emlősnél kimutattak ilyen képességet, ami elsősorban csipegető herbivorokra jellemző, de három orrszarvú- és egy pocokfajban is bizonyították. Természetesen a nyállal lenyelt csersav–fehérje komplex további metabolizálást igényel. Másoknál speciális baktériumok gondoskodnak a csersav–fehérje komplex szétbontásáról. Ugyanez a folyamat pozitív lehet alacsony tannin koncentráció mellett, ha a komplexképződés megakadályozza a fehérjék bakteriális lebontását



10/42. kép. Ürömfajd (*Centrocercus urophasianus*, Phasianidae) him
© Bureau of Land Management

(saját testük felépítését), mert a komplex a vékonybélbe jutva az eltérő pH környezetben már elbomolhat. Egyes monoterpének (borneol, kámfor, 1,8-cineol) madarak emésztő enzimjeit gátolják, de például az ürömfajokat (*Artemisia* spp.) fogyasztó ürömfajd (*Centrocercus urophasianus*) enzimjeit csak kevésbé.

Belső paraziták elleni hatás. Növényi anyagok (pl. kondenzált tanninok) esetenként immunválasz erősítő hatással rendelkeznek, így segítik a paraziták elleni védekezést.

10.TA6.2.5 A detoxifikációs mechanizmusok

Ismereteink alapján a méregtelenítési folyamatok a májsejtek endoplazmatikus retikulumában zajlanak és az anyagok mozgása passzív transzportáción alapul. A farmakokinetikai történéseket jelentősen megváltoztatta az ún. **efflux transzporterek** felfedezése és az ennek nyomán kidolgozott aktív transzportáción alapuló **szabályozott abszorpció** koncepció. Lényege, hogy a vékonybél bolyhok villusain a hám alatt megtalálható enterociták a bélüreg féle továbbítják az exogén kémiai anyagokat, ezáltal csökkentve az abszorpciójukat (Sorensen és Dearing 2006). Az aktív visszazállítás ún. ABC-(ATP-Binding Cassette)-transzporterekhez kötött, mint amilyen a permeabilitás glükoprotein.

10.TA6.3 Viselkedési sajátosságok

10.TA6.3.1 Táplálékválasztás

Az előző pontokban leírtak fényében tehát úgy tűnik, hogy a gerinces herbivorok nem válogatnak a növényi táplálékban. Ez azonban nem így van. Több tényező hozzájárul, melyek között a legfontosabbak a toxikus anyagok. A táplálékválasztást több elmélet magyarázza. Az egyik szerint növényi **gyakoriságtól függő** választás történik, azaz a herbivor általában a leggyakoribb és nem toxikus növényfajt fogyasztja. Egy másik hipotézis a **toxinok elkerülését** tartja fontosnak a választásban. Ekkor azzal szembeül a legelő állat, hogy a toxikus hatás csak utólag tapasztalható, ezért kétféle taktikát alkalmazhat: egyrészt a harapásméretet kicsinyek lesznek, másrészt keveri (hígítja) más növényekkel az esetlegesen elfogyasztott toxinokat. A toxikus növényvel való későbbi viszony az utólagos hatásokon és ezeknek a növényvel való összekapcsolásán alapul (averziós tanulás). Míg egyes vegyületek segítik bizonyos növények elkerülését, más növényeket viszont energiát adó anyagaik vagy ásványi tartalmuk miatt keresnek fel a herbivorok. A táplálékválasztás módja a koegzisztenciát is lehetővé teszi és lehetséges, hogy interspecifikus verseny eredménye.

A mezei nyúl (*Lepus europaeus*) magas zsír- és fehérjetartalom alapján választ táplálékot és elkerüli a túl sok rostot tartalmazó növényeket. A preferencia azonban nem pusztán a nyers zsírtartalommal, hanem a legmagasabb zsírtartalmú növényi részekkel korrelál. 349 növényfaj közül 47-t fogyasztottak és ebből 10 volt a preferált. Télen a cukorrépa (*Beta vulgaris*) és lucerna (*Medicago sativa*), tavasszal a szója (*Glycine max*), ősszel ismét a cukorrépa volt a kedvelt

táplálék (Schai-Braun és mtsai 2015). Ezek közül a szója talaj feletti része magas zsírtartalmú, a másik kettőnél csak a gyökerek ilyenek.

A növényfajok **gyakoriságától függő** válasza háromféle helyzetet eredményezhet a generalista herbivorok esetében (Bergvall és Leimar 2005):

- 1) Pozitív denzitásfüggő válasz keletkezik, ha a) a növény gyakorisága növekedik és nem toxikus, b) ha a ritka fajok egyedszáma növekedik, és c) ha a növények relatív toxikussága eltér (a foltok távolságától is függ).
- 2) Negatív denzitásfüggés jelentkezik, ha a) toxikusság vagy ritkaság miatt csökken a fogyasztás, és b) a növényevő fogyasztása kétféle növény gyakoriságváltozása ellenére sem növekedik, mert egy meghatározott táplálékarányhoz ragaszkodik.
- 3) Denzitásfüggetlen a fogyasztás, ha egy növény gyakoriságváltozása ellenére sem változtatja meg a herbivor az éltrendbeli arányt.

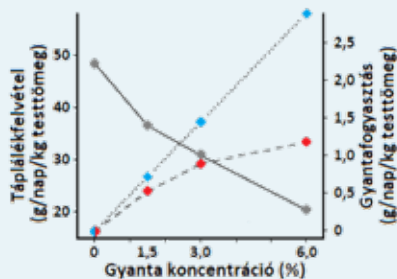
Megfigyelésekkel és kísérletekkel kimutatható, hogy a toxinok hatásának csökkentését elősegíti, ha a generalista herbivorok kevert táplálékból többet fogyasztanak, mint egyféleből (Wiggins és mtsai 2006). A herbivorok a Poaceae család tagjainak legelése közben ezzel nem szembesülnek, mert ezek hidroxám-savak mellett ritkán tartalmaznak toxinokat, inkább a mechanikai, Si-alapú védelem a jellemző.

A királydinnye-félékhez (Zygophyllaceae) tartozó kreozotcserje (*Larrea tridentata*) szárazanyagra számítva 11-26%-ban tartalmaz gyantát (bi- vagy triciklikus terpéneket). A *Neotoma lepida* (Cricetidae), egy sivatagi faj, a természetben olyan *Larrea*-mennyiséget fogyaszt, amelyben a gyanta 1,5-6%-os koncentrációban van jelen. Sorensen és mtsai (2005) egy kísérlet során ugyanebben a koncentrációso-

rozatban táptalajba adagolva a gyantát jelentős csökkenést tapasztaltak a táplálékfelvételben (10.TA6/6. ábra). A tolerálható mennyiségek térbeli eloszlása is szempont



10/43. kép. Bozótpatkány (*Neotoma lepida*, Cricetidae)
© J Jardinier



10.TA6/6. ábra. Az USA Mojave-sivatagában élő *Neotoma lepida* kisemlős a kreozotcserje (*Larrea tridentata*, Zygophyllaceae) levelét fogyasztja, melynek jelentős fenoltartalmú gyantája van. A várt gyantafogyasztást (kék pontok) olyan táplálékmenyiségre számították, amelyben nincs gyanta. A tényleges gyantafogyasztás (piros pontok) azonban jelentősen csökkentette a táplálékfelvételt (szürke pontok) [Sorensen és mtsai (2005) nyomán módosítva].

lehet a bozótpatkány táplálkozása során. A gyantatartalom növényenkénti variációja mellett az is számít, hogy a *Larrea*-bokrok kb. 3-méteres távolságban találhatók, egyéb növényfajokkal elválasztva egymástól. A detoxifikálásnak és az elkerülésnek egyaránt van költsége és feltehető, hogy e két stratégia között számos átmeneti stratégia is megtalálható (10.TA6/7. ábra).

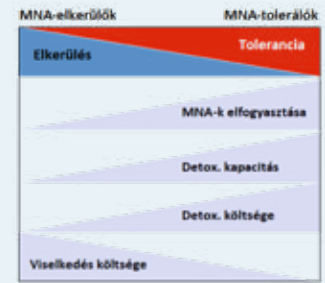
10.TA6.3.2 Optimális táplálékkeresés a herbivoroknál

A herbivorokra vonatkozó első modellek (Belovsky 1978) egyszerű, lineáris összefüggéseket használva jól leírták az állat táplálkozási tevékenységének hatékonyságát egyetlen forrást (energia vagy fehérje) tekintve, akár többféle korlátozó kényszer esetén is (16. fejezet). Az optimális táplálékösszetételt a kinyerhető maximális nettó energiamennyiség jelentette. Az optimalizációs modellek 1960-as évek végén való megjelenését hamarosan követték a kritikák is. Ennek történelmi okai is vannak, ugyanis az első modelleket ragadozó–zsákmány kapcsolatra dolgozták ki, viszont Crawley (1983) szerint a ragadozó–zsákmány modellek nem alkalmazhatóak a nagytestű, generalista herbivorok táplálékkeresésére a következő okok alapján:

- a) herbivor nem eheti csak a preferált növényt annak csökkent mennyisége következtében,
- b) nem éri meg válogatni, mert a keresés és a kezelés energia-kiadása nagyobb, mint a megtérülés,
- c) nem bizonyos, hogy a legtöbb energiát szolgáltató növény egyben a teljes tápanyagszükségletet is fedezi, ezért más növényfajokat is fogyasztani kell,
- d) a növények abundanciális és minőségi változása nincs összhangban, ami folyamatos váltást (switching) tesz szükségessé, és
- e) a növényfajok túlnyomó része bizonyos mértékben toxikus, ezért csak kis mennyiségben fogyaszthatók.

Mai ismereteink alapján a kritikák egy része megalapozott volt annyiban, hogy a nagytestű herbivorok tápláléka tipikusan több növényfajból áll és ezek energetikailag, mennyiségben és toxicitás tekintetében nem biztos, hogy teljesítik a modellek feltételeit, továbbá a fent felsorolt szempontokat a modellek nem vették figyelembe.

Az alapvető optimalizációs probléma, melyet a gerinces herbivoroknak meg kell oldaniuk tehát az, hogy elegendő energiát és tápanyagot nyerjenek, és közben minimalizálják a toxinok, más káros hatású anyagok és strukturális növényi alkotórészek felvételi arányát, valamint a predációs veszélyt is



10.TA6/7. ábra. Két hipotetikus herbivor stratégia (sötétkék és piros) szélsőséges elemei a másodlagos növényi anyagok (MNA) elkerülés–tolerancia kontinuumán mentén. Amikor az egyik típus megvalósul, a másik hiányzik. Mindkét stratégia költséges. Detox. = detoxifikáció [lason és Villalba (2006) nyomán módosítva].

figyelembe vegyék. Bár a herbivorokra vonatkozó modelleken jelentős változtatásokat végeztek az 1980-as évek során és a 90-es évek elején, a szkepticizmus mára sem szűnt meg.



10/44. kép. Ostorfarkú gyík
(*Cnemidophorus murinus*, Teiidae)
© P Asman & J Lenoble

Dearing és Schall (1992) egy, a karib-tengeri szigeteken honos, generalista növényevő futógyíkfaj (*Cnemidophorus murinus*) táplálkozási szokásairól adatokat gyűjtött és megállapította, hogy a gyíkok által fogyasztott növényi táplálék tápértékben igen variábilis a ragadozó gyíkok érendjéhez képest. Ráadásul igen sok

növény toxint is tartalmaz, melyek semlegesítése (konjugáció endogén anyagokhoz, pH homeosztázis fenntartása) nagyon költséges. Azaz nem lehet egyetlen tápanyagot használni a táplálék általános minőségének kifejezésére. Emiatt három optimalizációs modell közül próbálták meg kiválasztani a viselkedést legjobban leíró változatot. Az első Belovskyék „egyetlen tápanyagot maximalizáló”, a második a „toxint elkerülő”, a harmadik a fenti „c” pont szerinti (több növény egyidejű fogyasztása) modell volt. Maguk is kifejtik, hogy a modellek hangsúlyokban térnek el és inkább kiegészítik, mint kizárják egymást. A kapott eredményeik az utolsó modellt támogatták, amely azt jelenti, hogy a



10/45. kép. Galléros császármadár
(*Bonasa umbellus*, Phasianidae)
© USFWSmidwest

gyík több növényfaj fogyasztásával, kiegyensúlyozott táplálékot keres, miközben elkerüli a növényi toxinok veszélyes szintre emelkedését. Szintén szelektív táplálékkeverés tapasztalható az észak-amerikai galléros császármadár (*Bonasa umbellus*) esetében is (Guglielmo és mtsai (1996). A gerinces herbivorok táplálkozását lineáris modellekkel is közelítették különböző mértékben toxikus növényi táplálékok esetén (15.TA7).

10.TA6.3.3 Tanulás

Bizonyosak lehetünk abban, hogy az emésztés és detoxifikáció fiziológiás folyamatai nem elszigetelten zajlanak, hanem visszacsatolási (feedback) mechanizmusokon keresztül integrálódnak a táplálékkeverési viselkedéssel. Egy ilyen visszacsatolás a tanulás. A táplálkozás szembevető sajátossága a tanulási folyamatok eredményeként megjelenő viselkedésváltozás. Ez egyaránt érvényes gerinctelen és gerinces herbivorokra. A köztük lévő különbség az idegrendszeri plasztikusságában van, a gerincesek sokkal gazdagabb tanulási repertoárral rendelkeznek. Az igen sokféle változata közül csak az asszociatív tanulás három formáját említjük röviden:

a) **Táplálék-imprintálás** történik üregi nyúl (*Oryctolagus cuniculus*) utódoknál, amikor az anyatejben megjelenő

specifikus növényi anyagok (pl. *Juniperus*- vagy *Artemisia*-terpének) az egyed egész életére behatárolják azokat a növényfajokat, melyek fogyasztása a környezetükben biztonságos (Altbäcker és mtsai 1995).

b) **Genetikailag rögzült tápanyag igény és válogató viselkedés.** Egyfajta komplex kognitív folyamat, melyet az állat aktív keresés útján próbál kielégíteni. Bizonyítható, hogy valamilyen tápanyagban hiányos növény fogyasztását követően, a kísérleti állat a választási tesztben azt a táplálékot fogja előnybe részesíteni, amely a korábban hiányzó alkotórészt is tartalmazta. Fontos, hogy míg a rovarok több fajánál (pl. Waldbauer és Friedman 1991) és a *Cnemidophorus murinus* futógyíkfaj esetében is kimutatták, az emlős herbivoroknál nem valószínű a megléte. Helyette egyszerű szabályok uralkodnak, amely színeken, méreten, szagokon stb. alapul (Cassini 1994). Lehetséges, hogy a tápanyagválogató viselkedés megnyilvánulása maga a preferencia, ezért a kettő nem elválasztható. Erre utal Lobel és Ogden (1981) eredménye is, akik egy tengeri herbivor papagájhalfaj (*Sparisoma radians*) táplálékválasztását vizsgálták. A hal szigorú kedveltségi rangsort tartott fenn 9



10/46. kép. Papagájhal
(*Sparisoma radians*, Scaridae)
© Feitosa J.L és BP Ferreira (2014),
doi: 10.1111/maec.12154

tengerifü- és algafaj esetében függetlenül attól, hogy a növények denzitása milyen mértékben változott.

c) A negatív hatásokat (pl. megbetegedést) eredményező növény elfogyasztása után a mérgezést túlélő állat a továbbiakban elkerüli azt a növényt. Az **averziós tanulás** speciális vonása a feltételes és feltétlen inger utólagos (a betegség állapotában történő) összekapcsolása. Széles körben ismertek az emlősökön végzett kísérletek (Lindroth 1988), de polifág rovarlárvaik esetében is kimutatták (Dethier 1980) az averzió megmaradását. Az idősebb, tapasztalt japán erdeiegér (*Apodemus speciosus*) egyedei a nagyobb csersavtartalmú részt hagyják meg a *Quercus serrata* tölgyfaj terméséből, a naiv egyedek azonban még kevésbé szelektívek.

10.TA6.4 Ökológiai sajátosságok

A nagytestű herbivorok biomasszáját (amely része az ún. **másodlagos produkciónak**) az elérhető primer produkción keresztül alapvetően a csapadék mennyisége határozza meg (24/29. ábra).

10.TA6.4.1 Növények alkalmazkodása a legeléshez

Valószínű, hogy a fűfajok, melyek a szavanna, sztyeppe vagy préri ökoszisztémákban gyakoriak, alkalmazkodtak a legeléshez. A szelekció során a növesztő szövet (merisztéma) lesüllyedt a

gyökérnyak magasságára, emiatt nem sérül legeléskor, ellenben képes folyamatos levélképzésre. Ugyanezt tartja Seligman és Perevolotsky (1994) a mediterrán ökoszisztéma növényfajairól is, amely a két kutató szerint a háziállatok intenzív legeléséhez adaptálódott rendszer és téves feltételezés degradálódott állapotúnak tekinteni.

10.TA6.4.2 A táplálék elérhetőséget befolyásoló tényezők

Nincs lehetőségünk valamennyi hatás részletezésére, azonban könnyen belátható, hogy a predátorok, a növényi szomszédság (az ún. asszociációs ellenálló képesség, 15.TA10.4), a növényi abundancia és térbeli eloszlás, a nagytestű herbivorok talaj-tömörítő hatása és mások, mind fontos szerepet játszanak a tápnövények elérhetőségében. A táplálék térbeli eloszlásának jelentőségét a herbivorok szelektivitásában csak kevésbé ismerjük. A táplálék foltos előfordulása növeli a szelektivitást. A kisléptékű foltok nem változtatják meg, de a nagy, például tájleptékű heterogenitás igen. Ezen a léptéken a döntések növényközösségek és tájtípusok alapján történik. A kérődzők esetében feltehetően nem pillanatnyi, hanem napi időlépték a realisabb a táplálék optimális összetételének becslésekor, és a táplálék minősége és mennyisége közötti kapcsolatokat is érdemes figyelembe venni (WallisDeVries és mtsai 1999).

Cech és mtsai (2008) megállapították, hogy a magasfűvű szavannákon, ahol a csapadék megfelelő, a táplálék mennyiségét és elérhetőségét komplex kölcsönhatás-rendszer befolyásolja: a tűz, a herbivorok és a légköri N-fixáció mértéke. Ezek egymással összefüggésben működnek. A tűz jelentős tápanyagvesztést okoz (22.2.1) a nagyon gyors N-felszabadítás által, ami egyben a szavanna N-limitáltságának az alapja. A herbivorok élőhelyhasználatával, azaz a legelési és defekálási helyek eloszlásával a források „újra rendezését” eredményezi a lokális forráskimerítés és trágyázás folyamatában. Ezek a helyek tápanyagban potenciálisan gazdagok, ugyanakkor az N jelentős része elvész párologás (ammónia) és elmosódás által, ami általában relatív foszforfelesleghez is vezet. Másfelől, az a tény, hogy a herbivorok táplálkozásuk során a zöld növényen N-t vesznek fel, végső soron pozitív magára a vegetációra nézve, mert az N nem a tűz martaléka lesz. Végezetül a szavannákon a gyakori *Acacia*-fajok képesek az N-fixációra. Ezen növények terjesztését egy sor nagytestű herbivor segítheti.

A

10.TA6/8. ábra. A vegetáció szukcesszionális átalakulása a sós-mocsarakban, és az örvös lúd (*Branta bernicla*) területhasználatával és növényfogyasztásával. A szukcessziós folyamat és a ludak legelése csak akkor következhet be, ha a mezei nyúl télen lerágja a domináns *Atriplex maritima* és *A. portulacoides* fajokat, amelyek így nem képesek a még nem kolonizált területeket elfoglalni. Ezek a helyeken kezdetben ritkás és alacsony növényzet (egy, a *Salicornia* genusba tartozó növényfaj dominanciájával) található, amit 10 éven belül lecserélnek a ludak kedvelt tápnövényei (*Plantago*, *Puccinellia*, *Triglochin* és *Festuca* genusok fajai). Ezeket további növényfajok szorítják ki fokozatosan, amelyeken a lúd legelése csökken. A ludak számára vonatkozó adatokat ismétlődő, egy nap hosszúságú megfigyelésekkel gyűjtötték 15-40 év alatt egy hollandiai szigeten (Shiermonnikoog) [van der Wal és mtsai (2000) nyomán módosítva].

nettó primer produktiót hoz létre a *Puccinellia phryganotes* fűfaj és a *Carex subpathavea* sásfaj legelésével (Jefferies 1988).

10.TA6.4.3 Nektárfogyasztás

Korábban említettük, hogy a **nektárfogyasztás** is herbivoriának minősül. Ebben az összefüggésben érdemes azt a meglepő tényt kiemelni, hogy nektárfogyasztó madárfajok jól elkülönült preferenciát mutatnak különböző cukorfajták irányában, holott valamennyi cukor, amely a gyümölcsökben és nektárban előfordul (szacharóz, fruktóz és glükóz) azonos energiataralommal rendelkezik.

10.TA6.4.4 Legelő és csipegető rendszerek és a nitrogén körforgása

A szavanna és tajga biotopokban **visszacatolási mechanizmusokat** tételeznek fel, amelyek a gerinces herbivorok táplálkozásán keresztül az ökoszisztémák fenntartását célozzák.

Ismeretes, hogy a Serengeti Nemzeti Parkban délről észak felé haladva szezonálisan eltérő csapadékmennyiségekkel jellemezhető füves pusztaságokon több millió legelésző állategyed vándorol évente, melyek többségét három faj, csíkos gnú, zebra

és Thomson-gazella (*Eudorcas thomsonii*) alkotja. A tajga területeken territóriumot tartó szolitáris csipegető faj, a jávorszarvas (*Alces alces*). Míg a legelésző fajok táplálékát zömmel fűvek jelentik, melyek fiatal részeiben 3% is lehet a nitrogéntartalom, a jávorszarvas főként lombhullató fajok (nyír, fűz és nyár) hajtásvégeit (3-5 mm vastagságig) fogyasztja, jóval alacsonyabb nitrogéntartalommal. A legelészők kb. 1,6% nitrogént tartalmazó ürülékével összehasonlítva a jávorszarvas a lehető legtöbb nitrogént tartja vissza, ezért ürüléke „fűrészpor”-jellegű. A vizelet a legelészők esetében magasabb nitrogéntartalmú, mint az ürülék és mindkettő növeli a produktivitást, ahol a talajra jutnak. A tajga biomban viszont a jávorszarvas visszautasított anyagai nem befolyásolják a produktivitást. Így a nem preferált fajok (fenyők) nem csak nagyobb teret nyernek, de lassan bomló avarjuk csak alacsony produktivitást és nitrogén szintet eredményez.

A leírtakból az körvonalazódik, hogy a herbivorok hatása az ökoszisztémákban legalább két szélsőséget mutat: **tápanyag-ciklus gyorsítást** és **lassítást** (Pastor és mtsai 2006), amelyek ekkor már a dekomponáló szinthez való viszonyt is magukban foglalják. A visszacsatolás az egyik vagy másik mechanizmust kapcsolja be, amelyben két tényező játszik közre: egyrészt, az ürülékkel kiürített nitrogén mennyisége lineárisan emelkedik a táplálék nitrogéntartalmával, másrészt, a vizelettel kiürített nitrogén négyzetes összefüggést mutat a testtömeggel. A **szavanna** (legelésző) rendszerben a felvett táplálék nitrogéntartalma nagyobb, mint 1,5%, ezért az állatok egy kritikus nitrogénszükséglet feletti részt a vizelettel (urea formájában) eltávolítják. Ez szinte azonnal felvehető a növények számára és magasabb produktós szintet hoz létre. A **tajga** (csipegető) rendszerben a felvett növényi anyag 1,5% alatt tartalmaz nitrogént, ezért a lehető legtöbb nitrogént megtartják és csak az ürülékkel kerül vissza valamennyi, ami viszont csak lassan mineralizálódik és a produktivitást is alacsony szinten tartja. A teljesség kedvéért említjük, hogy a tundra biomb legelő faja, a rénszarvas (*Rangifer tarandus*) egy köztes stratégiát képvisel, néha növeli, máskor csökkenti a nitrogénciklust és produktivitást.

10.TA6.4.5 Ciklikus legelés

A tapasztalat szerint több nagytermetű herbivor (kafferbivaly, gnú és mások) egyedei rendszeresen visszatérnek ugyanarra a területre legelni. A kafferbivaly esetében az átlagos visszatérési idő 5,1 nap volt a csillagpázsit (*Cynodon dactylon*, Poaceae) foltokra (1 folt kb. 20 ha). Kísérleti körülmények között végzett „legelés”, azaz a növények mesterséges lecsipkedése azt mutatta, hogy ez a gyorsan növekedő fűfaj 5 nap alatt valóban lényeges növekedést mutat, de korántsem a maximális. Azaz a bivalyok mindig korábban térnek vissza, mint a maximális hozam (Prins 1996). Valószínű, hogy ezt a más fajok (pl. elefánt) részéről lehetséges verseny motiválja. Természetesen, a biomb sajátosságaitól függő ciklusokról van szó, mert például a pézsmatulok (5/14. kép) esetében a ciklus nagyobb, mint egy év. Az újraleelési szakaszok fontosak a közösség szerkezetének fenntartásában. Erről

kizárásos kísérletekben bizonyosodhatunk meg. Nemcsak nem kedvelik a legelő állatok az előregedett növényi anyagot, hanem szukcesszionális változások is bekövetkezhetnek. A rénszarvas legelésének vizsgálata során az is felmerült, hogy a ciklikus legelés szezonális időléptékű fenntartható produkcióhoz vezet. Ciklikus legelés nemcsak nagytestű emlős herbivorok esetében, hanem növényevő madaraknál (pl. ludak) is előfordul.

A ciklikus legelés egyik hajtóereje a nagy mennyiségű exkrétum (vizelet, ürülék), melyet a nagytestű (50 kg-nál nehezebb) herbivorok a környezetbe juttatnak. Kísérletek a szavanna ökoszisztémában bizonyították (Veldhuis és mtsai 2018), hogy a tápanyagok újra eloszlását a ganajtűró (Scarabaeidae) (14/15.-14/18. képek) bogarak közvetítik, azonban a herbivor táplálkozási típusától függően eltérő módon. A legelő szélesszájú orrszarvú (*Ceratotherium simum*) (5/3. kép) tápanyag exportja a legelők felől a kevésbé értékes területekre irányul, vagyis negatív a táplálkozási helyet tekintve. Az 50-600 kg testtömegű legelők és csipegetők nettó N visszajuttatók a legelőkn, azonban P-ből az elfogyasztott mennyiségnek csak kevesebb, mint fele jut vissza a növényekhez.

10.TA6.4.6 Szigetbiogeográfiai összefüggések

Érdekes kapcsolat tapasztalható a herbivoria gyakorisága és a szigetjelleg *versus* szárazföld között. Janzen (1973) 25 Costa Rica-i és karib-tengeri szigeten végzett mintavételezéssel megállapította, hogy ezeken a szigeteken a lombozaton élő rovarfajok száma alacsonyabb volt, mint a hasonló méretű szárazföldi területeken (lásd ezt a témakört a 23. fejezetben). Egy másik vizsgálat (Case 1978) pedig arra a következtetésre jutott, hogy egyes családokba és genusokba tartozó, szigeteken élő gyíkfajok nagyobb testméretűek, mint a szárazföldiek. Van Damme (1999) irodalmi adatok alapján vizsgálta nyakörvösgyíkfélék (Lacertidae) 52 faja 97 populációjának gyomortartalmát és ürülékösszetételét. Herbivornak tekintette azokat a fajokat, amelyek étrendjében növényi részeket talált, bár egyértelmű volt, hogy egyetlen faj sem táplálkozott kizárólag növényekkel. Megfelelő filogenetikai módszerekkel kiküszöbölte a függetlenségi problémát (→ Filogenetikai kontroll). Megállapította a testméretüket is. Eredményként azt kapta, hogy nemcsak a herbivor fajok száma, hanem azok testmérete is nagyobb volt a szigeteken, mint a szárazföldi rokon fajok esetében. A valószínű magyarázat az, hogy a herbivoria „kifizetődőbb” stratégia lehet a szigeteken (ez egyben nagyobb testméretet is követel) az alacsonyabb rovar fajgazdagság miatt. Ugyanakkor, a szigeteken előforduló kevesebb ragadozó következtében a gyíkok veszélyeztetettségi szintje is alacsonyabb volt, ami közrejátszhatott a több nagyobb termetű herbivor gyík előfordulásában.

Miközben kialakult az az általános felfogás, hogy a növényevő gyíkok, de más növényevők (pl. a madarak) testmérete pusztán a növényi anyag emésztéséhez szükséges béltraktus nagyobb mérete következtében növekedett meg, egy irodalmi áttekintés (Olesen és Valido 2003) a gyíkok gyümölcsfogyasztását tipikus szigeti jelenségnek nyilvánította, ami szerintük



10/47. kép. Panay-varánusz (*Varanus mabitang*, Varanidae)
© Maren Gaulke In: Koch A et al. 2013.
Herpet. Conserv. Biol 8
(Monograph 3):1-62.

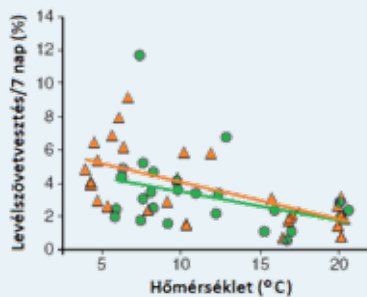
független a testmérettől. Ebbe a képbe illik bele, hogy az alapvetően omnivor vagy ragadozó Varanidae családban az egyetlen kizárólag gyümölcssevő faj a ritka Panay-varánusz (*Varanus mabitang*). A Panay-szigeten (Fülöp-szigetek) fordul elő és nagyobb testmérettel rendelkezik, mint a vele rokon varánuszfajok. Jamaica szigetén élő gyík-fajok vizsgálatakor is azt

találták, hogy a nagyobb testméret a gyümölcssevővel (frugivoriával) függött össze (Herrel és mtsai 2004). A gyümölcssevő Polychrotidae családba tartozó leguánok esetében pedig a testméret nem különbözött a szárazföldön és a szigeten.

10.TA6.4.7 Herbivoria intenzitása szélességi fokok szerint

Széles körben elfogadottá vált Coley és Barone (1996) felfogása, mely szerint sarkoktól az Egyenlítő felé haladva egyre nagyobb mértékű, herbivorok általi levévesztéssel számolhatunk. Ugyanakkor a kérdés ellentmondásos, pro és kontra is vannak bizonyítékok. Például Pennings és Silliman (2005) egy sor megfigyelést és kísérletet végzett a sós-mocsarakban domináns növényfaj, a *Spartina alterniflora* herbivorok általi fogyasztásának mértékére az USA atlanti-óceáni partvonal mentén. Azt tapasztalták, hogy az alacsonyabb szélességi fokok mentén található növényi populációk jóval nagyobb herbivorragást és alacsonyabb primer produktót mutattak, mint az északibb populációk. A délieket a *Littoraria irrorata* csiga és az *Orchelimum fidicinum* szöcske, az északiakat *Melampus bidentatus* csiga és a *Conocephalus spartinae* szöcske fogyasztotta. Sem a herbivorok denzitásában, sem a fajgazdagságban nem volt különbség a szélességi fokok mentén.

A fentiekkel ellentétben, Ausztráliában Andrew és Hughes (2005) nem talált lényeges különbséget levélaknázó molyok növényfogyasztásának mértékében szélességi körök szerinti 1150 km távolságban lévő *Acacia falcata* (Fabaceae) növényeken. Egy másik vizsgálatban inverz összefüggés mutatkozott 4 lombhullató fajon mért levélfogyasztás és szélességi körök tekintetében is (10.TA6/9. ábra), vagyis



10.TA6/9. ábra. A *Fagus grandifolia* levelein mért szövetvesztés változása 17 szélességi fok mentén Észak-Amerikában. A levélfogyasztás mértékét május és július között, egy-egy hét alatt és a szélességi fokok szerinti lombfakadás különbsége miatt időben eltolva állapították meg. A szélességi fokok közötti különbséget a februári átlag hőmérséklettel fejezték ki. A háromszögek a 2006-ban, a körök a 2007-ben végzett felmérések adatai [Adams és Zhang (2009) nyomán módosítva].

a herbivorok hatása észak felé növekedett (Adams és Zhang 2009).

10.TA7 ELŐNYÖS-E A HERBIVORIA A NÖVÉNY SZÁMÁRA?

Sok irodalmi anyag foglalkozik – kellő megalapozottság nélkül – azzal, hogy a herbivoria milyen „kedvező” hatásokkal jár a növényre nézve, melyeket nagyrészt a **facilitáció** fogalma fogja össze. Ez természetesen nemcsak herbivor–növény, hanem más kontextusra (növény–növény, herbivor–herbivor) is értendő. Például egy herbivor faj egyedeinek letelepedése olyan foltokat hoz létre, ahol a növények versengése csökken az egyik növényfaj egyedszámának csökkenése következtében és ezzel az eddig alárendelt faj felszaporodhat és elérhető lesz egy másik herbivor faj számára. Crawley (1987b) megjegyzését azonban érdemes szem előtt tartani: egy darwini alapokon álló ökológus nem teszi fel azt a kérdést, hogy a herbivor általi defoliáció, előnyös lehet-e a növénynek és növelheti-e rátermettségét. Milyen körülmények hozhatnak létre egy olyan evolúciósan stabilis stratégiát, amelyben a növény saját maga (el)fogyasztására „invitálja” a herbivort? Crawley leszögezi, hogy az ún. „előnyök”, melyek a herbivoriából erednek a **csoportszelekció** esetei, vagyis nem lehet a darwini megközelítést alkalmazni. Ilyen például a meggyőzően nem bizonyított megnövekedett tápanyag ciklizálás a levélragó lepkehernyók ürülékétől, vagy a talajban élő mikroszervezetek megnövekedett N-fixálása, amit a levéltetektől lehulló mézharmat táplál. Szerinte csak arra van esély, hogy egy negatív hatás nettó pozitív eredményként jelenjen meg, amikor egy másik, erősebb negatív folyamattal együtt zajlik.

A kritika ezért is lehet elfogadható, mert valójában – minden részletében – nem tudjuk megmondani, hogy mi is történik a növényvel a herbivor hatására. A kísérletes munkák nem eléggé hosszú időtartamúak és a különböző herbivor fajok nem ugyanazt a hatást okozzák a növénynek. A bizonyítékok súlya azt sugallja, hogy a herbivorok valószínűleg sohasem növelik a növény rátermettségét.

A fenti érvelést azért kell szem előtt tartani, mert a természetben nem ismerünk fajok közötti **altruista** magatartást, például különböző fajokhoz tartozó herbivor–herbivor viszonyban. Ez ellentétes lenne a darwini felfogással (lásd a 13. fejezet mottóját). Amikor facilitációról van szó, az valószínűleg azt jelenti, hogy például a herbivor élőhelyén a növényfajok jelentős része pozitívan reagál a herbivor vizeletében jelen lévő nitrogénre. Számtalan példa van erre és a vizelet kétségkívül rendkívül fontos nitrogénforrás, egyes esetekben ez nagy területeken fenntartja azt a vegetációt, amit a herbivor tápláléként fogyaszt. Például Barthelemy és mtsai (2018) ¹⁵N izotópot tartalmazó ureát juttattak ki a tundra biomban a rénszarvas táplálékterületén és ezt a kriptogám és száraz–leveles növények nagyon gyorsan felvették. A mohák és zuzmók még egy év után is jelentős mennyiséget tartalmaztak. Mindez azonban nem jelent sem célszerű együttműködést, sem mutualizmust a

növények és rénszarvasok között. Pusztán a források kihasználásáról van szó. A facilitáció kifejezés a leírtak alapján csak **serkentést** jelent.

10.TA8 SPECIÁLIS NÖVÉNY–HERBIVOR KAPCSOLATOK

A tölgyfajokon a herbivor rovarok által létrehozott növényi **gubacsok** nagymértékben specializáltak, de parazitizmusnak minősíthető kapcsolatot mutatnak. A gubacsképző rovarok megváltoztatják a növényi szövet fejlődését oly módon, hogy tumorszerű növekedést indukálnak. Ebben a szövetben talál táplálékot és menedéket a parazita herbivor lárvája. A gubacs fejlődése csak a kikelő lárv hatására indul meg, a nőtény rovar tojásrakására még nem. Különböző gubacsképző szervezetek ugyanazon a növénygazdán teljesen eltérő alakú gubacsokat hoznak létre. A legtöbb ilyen gubacsképző faj a Trombidiformes rend gubacsatkafélék családjában (Eriophyidae, kb. 2000 faj), és a Diptera, valamint a Hymenoptera rendekben él. A gubacs szerkezete általában legbelül a tápláló rétegből, kifelé haladva egy keményebb, szállítónyalábokkal átszőtt rétegből, az utána következő parenchimból, majd legkívül az epidermiszből áll. A rovar által adott stimulus természete,



10/48. kép. Magyar gubacsdarázs nőténye (*Andricus hungaricus*, Hymenoptera)
Fotó: Csóka György

amely a gubacsképzést beindítja pontosan nem ismert. A rovar által kiválasztott anyagokon túl azt is feltételezik, hogy az egy bizonyos mutualisztikus plazmidot vagy viroidot injektál a szövetbe, amely a növényi genomba kerül és a génszabályozást megváltoztatva szövetburjánzásra kényszeríti a növényt. A magyar gubacsdarázs (*Andricus hungaricus*) Európa legnagyobb gubacsait hozza létre kocsányos tölgyön (*Quercus robur*).



10/49. kép. A magyar gubacsdarázs által képzett gubacs
Fotó: Csóka György

10.TA9 NÖVÉNYEVŐ EMLŐSFAJ OPTIMÁLIS TÁPLÁLÉKTÍPUS VÁLASZTÁSA ÉS ANNAK LÉPTÉKFÜGGŐSÉGE

Az optimális táplálékválasztás azt jelenti, hogy az adott helyzetben rendelkezésre álló tápláléktípusok közül melyik elfogyasztása szolgáltatja a legnagyobb nettó energiamentiséget időegység alatt. Az optimalizációs modellek nem foglalkoznak

azzal, hogy a **herbivorok általában szuboptimális táplálékon élnek** (10.3.5 pont)!

A táplálkozási stratégiák és többek között az **optimális tápláléktípus választásának** elmélete (Stephens és mtsai 2007) azt mondja ki, hogy az egyedek a legkisebb költségek mellett maximalizálni szeretnék energiafelvételüket. A táplálék felkutatása és kiválasztása közben az állat egy sor döntési helyzetbe kerül, amely során a tápláléktípust, a táplálékfoltot, az ott eltöltendő időt és a foltbeli keresési útvonalat kell meghatároznia. A leírtak elsősorban oligofág vagy polifág populációk egyedeire vonatkoznak, amelyek többféle növényfajjal találkoznak táplálkozásuk során és el kell döntenüik, vajon elfogyasztják-e a rendelkezésre álló növényeket, milyen útvonalon közelítsék meg a foltot és mennyi ideig tartózkodjanak ott, egyrészt a forrás kimerülése miatt, másrészt a predáció veszélyének kitéve. Az állatoknak képeseknek kell lenniük az egyes tápláléktípusok megkülönböztetésére azok **profitabilitása** alapján, azaz az egységnyi, ún. **kezelési időre** eső nettó energiataralom alapján. (A kezelési idő a táplálék megpillantásától annak lenyeléséig eltelt időt jelenti. A herbivorok esetében a növény megközelítését, leszakítását, egy falat leharapását, megrágását és lenyelését jelenti.) Emlős herbivorok táplálkozására az ún. II. típusú funkcionális görbe (16/2. ábra) érvényes, amely esetében a kezelési idő hossza nem változik, állandónak tekinthető. Természetesen, az optimális tápláléktípus választásának a táplálék minőségére, a növényi toxinok mennyiségére és a ragadozók általi veszélyeztetettségére való tekintettel kell megvalósulnia, melyek csak az összetettebb modellek vesznek figyelembe.

A vizsgálatok alapján az emlős herbivorok egyszerű döntési szabályokat követnek: „az ismerős ingerekre válaszolj legerősebben” és „az ismeretlen táplálékot kerül el”. Míg az első szabály tanult, a második (neofóbia) veleszületett tulajdonság. Ha például juhokat kondicionáltak ízgradiensre, akkor a választási tesztekben gyengébb koncentrációt választottak, mint amire kondicionálták az állatokat. Ennek hátterében az averzió tanulás lehet: adott íz-intenzitással toxikus hatást asszociálnak és, még ha nem is betegednek meg, alacsonyabb intenzitást választanak. Vagyis ismét egyszerű ökológiai szabályt használnak: „választás esetén kerül az erős ízeket”.

10.TA9.1 Az optimális tápláléktípus választásának léptékfüggősége

Az optimális tápláléktípus vizsgálatát általában egy adott **térbeli léptéken** végzik. Amennyiben a térbeli lépték egyezik az állat mozgáskörzetével, akkor szelektíven a legprofitábilisabb növénytípust választja (ha annak elérhetősége egy küszöbérték felett van). Amint a legprofitábilisabb növény mennyisége (a növényvel való találkozás valószínűsége) bizonyos érték alá csökken, a válasz foltelhagyás, vagy – mert polifág herbivorról van szó – a táplálékösszetétel kiterjesztése lesz.

Foltos környezetben a foltok közötti választás függetlenné válik a növény folton belüli előfordulási gyakoriságától. Kérdés, vajon a tápláléktípusok eloszlása megmagyarázza-e az állatok

eloszlását? Ennek megválaszolására többféle léptéken kell vizsgálatokat végezni.



10/50. kép. *Carex atherodes*
(Cyperaceae)
© Valerii Glazunov

Az amerikai bölény (*Bison bison*) egyedeinek eloszlását a foltokban előforduló fás- és gyepevetáció mozaikossága határozza meg. Nyáron és télen az állatok a maximális energiát a *Carex atherodes* sásfaj legelésével veszik fel, és ez a növény képezi táplálékuk legnagyobb részét. Viszont nem ismert, hogy jóval kisebb térbeli léptéken, hogyan választanak az állatok. Fortin és mtsai (2003) feltételezték az

optimális tápláléktípus-választási elmélet alapján, hogy ha a táplálék a legfontosabb meghatározója az állatok eloszlásának, akkor (1) a bölények mindig a sást választják, függetlenül a növény lokális denzitásától, (2) a foltválasztás összefügg a sás jelenlétével.

A mintegy 220 bölény mozgását és táplálkozását 25 préri részleten (legelőn), a növényfajok előfordulását és mennyiségi viszonyait egyenletesen kihelyezett 1 m²-es kvadrátokkal vizsgálták. Az állatok táplálékfelvételét vizuálisan és az ürülék alapján kvantifikálták. Tíz nőstény bölényt GPS-es nyakörvvel is elláttak mozgásuk követésére. Megállapították, hogy az egyes legelőkön előforduló 16-62 növényfajból csak nyolc faj dominált a bölények táplálékában (több, mint 90%-át tették ki a tápláléknak). A rövidtávú maximális profitabilitást (kJ/percben mérve) két növényfaj biztosította: a *C. atherodes* és a *Scolochloa festucacea* (Poaceae).

A mérések alapján a bölények nyáron a *C. atherodes*-t választották, télen ez kiegészült két másik fajjal. Az állatok valamennyi területet bejárták, és annak valószínűsége, hogy egy adott legelőn előforduljanak, a kedvelt tápláléktípus jelenlétéhez kötődött, vagyis a fenti várakozások teljesültek. A mozgási körzetükben (az egyes legelők között) a tápláléktípus választása gyakoriságfüggetlen volt. Ez azt mutatja,

hogy egyéb kényszerek (víz, ragadozók, speciális tápanyagok igénye, a mozgási energia mennyisége) lényegesen befolyásolták az energiafelvétel dinamikáját. Nagyobb léptékek felé haladva a jelenlétük már nem kötődött a kedvelt tápnövényekhez és az abiotikus faktorok egyre meghatározóbbá váltak.

Az optimális tápláléktípus választásában szerepet játszhat az **időkényszer** is. Fortin és mtsai (2002) szintén bölényekkel végzett vizsgálatban megállapították, hogy ellentétben az optimális táplálékválasztási elmélettel, amely azt jósolja, hogy az állatok hosszú távon maximalizálják az energiafelvételt, a bölények a rövidtávú energiamaximalizálásra törekedtek, azonban úgy, hogy az táplálkozási időtartamot minimalizálták a felvehető energiamentiség rovására (10. TA9/1. ábra)

A már említett kényszerek (pl. ragadozóveszély elkerülése) következtében eltérő növényi minőséget tartalmazó élőhelyek között kell választani. Ha két táplálkozási hely áll rendelkezésre, ahol az elérhető emészthető energia mennyisége e_1 és e_2 és a herbivor a két helyen u_1 , illetve u_2 mértékű veszélynek van kitéve, a táplálék elfogyasztására fordítható idő pedig h_1 és h_2 , akkor azon az élőhelyen való tartózkodás jelenti az optimális élőhely választását, ahol az egységnyi idő alatt elfogyasztható táplálékmenyiség és a veszély hányadosa nagyobb. Ha ez az 1-es élőhely, akkor fennáll, hogy

$$\frac{e_1/h_1}{u_1} > \frac{e_2/h_2}{u_2},$$

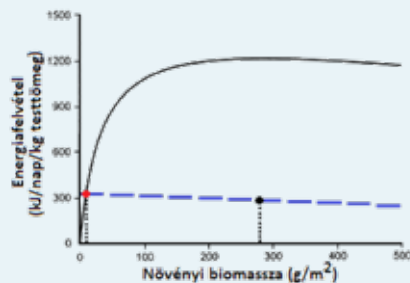
tehát a herbivornak az 1-es helyet kell választania (Fortin és mtsai 2015 után módosítva).

A fentiekkel egyező eredményeket kapott van Beest és mtsai (2010) is 32 GPS-nyakörvvel felszerelt jávorszarvas csipegető táplálkozásának vizsgálata során Norvégiában: léptékfüggő negatív korreláció mutatkozott a táplálék minősége és mennyisége között. **Tájléptéken** a jávorszarvasok nagy mennyiségű és alacsony minőségű, **mozgáskörzet léptéken** éppen fordítva, magas minőségű, de kisebb mennyiségű táplálékot nyújtó élőhelyeket választottak.

10.TA10 A HERBIVOR–NÖVÉNY POPULÁCIÓDINAMIKAI MODELL ÉS A VALÓSÁG

10.TA10.1 Egy herbivor–növény populációdinamikai modell (Crawley 1998)

Teljesen megegyezik a ragadozó–zsákmány Lotka–Volterra szorzatos modellel (9. fejezet), az alábbi jelölésekkel, H = herbivor mennyisége (H azonos a P ragadozó jelöléssel), N = növény mennyisége (azonos az N zsákmány jelöléssel). Ugyanakkor érdemes kitérni a specifikus részletekre, – a ragadozók többé-kevésbé általános generalista jellegével szemben – a herbivorok esetében külön modellek tárgyalják a



10.TA9/1. ábra. Az amerikai bölény (*Bison bison*) energiafelvétele (folytonos vonal) a növényi biomassa elérhetőségének függvényében. A felvett energia meredeken nő a biomassa növekedésével. A felvételi görbe vége lehajlik, mert egyre több, nehezen emészthető növényi anyag kerül a táplálékba. A szaggatott vonal az emésztési kényszerekre utal és az emésztési hatékonyság csökkenését mutatja. A két vonal metszéspontja adja meg a leghatékonyabb nettó energiafelvételt rövid távon (piros pont): ez az érték 10 g/m² biomasszával maximális. A ragadozás veszélye és a táplálékba kerülő nehezen emészthető növényi anyagok miatt a bölény – hosszú távon – a fekete pontnál minimalizálja a táplálkozási időt, ha az a folt, amelyben tartózkodik 279 g/m² biomasszával rendelkezik [Bergman és mtsai (2001) nyomán módosítva].

specialista (kis testméretű, főként rovar, pl. a burgonyabogár) és a generalista (nagytestű, pl. a kecske) herbivorok táplálkozását.

A **specialista** herbivor esetében egy fogyasztó és egy fogyasztott populációról van szó, ami analóg a ragadozó és zsákmány kapcsolattal. Ekkor az alábbi egyszerű modell szerint a herbivor mennyiségének változását fa és q viszonya határozza meg

$$\frac{dH}{dt} = faNH - qH.$$

Az egyensúlyi állapot (ha nincs időbeli változás)

$$0 = faNH - qH.$$

Az egyensúlyi állapotot az

$$N^* = \frac{q}{fa}$$

összefüggés jelölheti ki, vagyis a növény egyensúlyi populációmérete a herbivor szaporodási és mortalitási rátájának arányától függ, de maga a növényi egyensúlyi populációméret nem befolyásolja a növényi növekedési rátát vagy a herbivortól mentes egyensúlyi abundanciát. A növény egyensúlyi egyedszámát egyedül a herbivor születési és mortalitási értékei határozzák meg! A növény populációmérete növekedik, ha nagyobb a herbivor mortalitás és csökken, ha a herbivor szaporodási ráta növekedik. Mivel a herbivor specialista és ezért táplálék-limitált, valamint a saját denzitásfüggése nem befolyásolja, minél gyorsabban növekedik a növényi populáció, annál többet fogyaszt a herbivor. Vagyis a növekvő növényi szaporodási ráta növeli a herbivor egyedszámát, de nincs hatással a növény egyensúlyi biomasszájára.

A **generalista** herbivor esetében az egyensúlyi állapot valamivel bonyolultabb, mivel egy fogyasztó több fogyasztott populációval áll kapcsolatban. A többféle táplálék miatt herbivor egyedszámát nem határozza meg az éppen táplálékul szolgáló növény egyedszáma. Emiatt konstans herbivor fogyasztással számolhatunk (mert az egyik táplálék elfogyása után a herbivor a másikra tér át), vagyis a fogyasztás független a növényi biomasszától. Ekkor csak a növényi populáció változásával kell számolnunk (ami realiztikus esetben limitált növekedési egyenlettel közelíthető). A növekedési ráta

$$\frac{dN}{dt} = rN \frac{(K-N)}{K} - g,$$

ahol g a herbivor bizonyos konstans fogyasztása (legelés, grazing), r a növény növekedési rátája, K pedig egy a legeléssel kapcsolatos telítődési érték, amely megfeleltethető a környezet eltartóképességének, vagyis a maximális herbivordenzitásnak. A növénynek a legeléssel kapcsolatos egyensúlyi abundanciáját az előbbi differenciálegyenlet baloldalának 0-vá tételével, adódó N -re vonatkozóan, másodfokú egyenlet adja meg:

$$N^* = \frac{rK \pm \sqrt{r^2K^2 - 4rgK}}{2r}.$$

Reális megoldás az r , K , g paraméterek megfelelő relációja mellett létezik. Két megoldás van, ha $rK \geq 4g$.

Ebben az esetben az egyensúlyi növényi abundancia (biomassza) függ a növényi szaporodási rátától, vagyis minél gyorsabban növekedik a növény populációmérete, annál magasabb lesz az egyensúlyi populációméret.

10.TA10.2 Herbivorok populációdinamikai hatása a kísérletekben és a természetben

A legtöbb vizsgálat a herbivorok hatását tanulmányozza valamilyen növényi tulajdonságra nézve (növekedés, termelés, reprodukció stb.). Ezt „performancia” vizsgálatnak nevezik. A 10.5.1.1 pontban leírtak alapján populációdinamikai kísérleteket nehéz kivitelezni. Az első és egyébként lényeges stádiuma az ilyen munkáknak a herbivorok kizárása egy környezetből és a növény(zet) változásának kvantifikálható mérése, például a borítás, a növénymagasság, szaporító szervek számának megálapítása. A populációdinamikai hatás csak hosszabb időtartamban (évek alatt) mérhető és rendszerint rendkívül sokrétű, mert különböző szempontok szerint értékelhető és gyakran többféle hatás (pl. lomb-, virág- és magfogyasztás) egyidejűleg jelenik meg, és intenzitásuk is eltérő lehet.

Néhány **kizárásos vizsgálat** is ismert a tengerifű (*Zostera muelleri*) által dominált tengeri élőhelyeken (pl. Ebrahim és mtsai 2014). A kutatók több, testméret szerint elkülönülő (kicsi, közepes, közepes-nagy és nagy) vízi herbivort vizsgáltak a kísérletben. A tengerifű (amely egy virágos növény) által borított területek (elsősorban a déli félteke kontinentális



10/51. kép. Tengerifű (*Zostera muelleri*, Zosteraceae) virágzatából kinyúló bibeszálak © Tracey Burton In: de Kock W et al. 2016

sekély tengereiben) rendkívül fontosak a CO₂ megkötése szempontjából, valamint azért, mert speciális ökoszisztémáknak tekinthetők, amely halak, rákok, tengeri emlősök táplálkozási és szaporodó helyei. A tengerifűvel borított területek megszűnését a növényre települő epifita algák okozzák. A szubtropikus indo-pacifikus kelet-ausztráliai partvidéken végzett 5 hetes kizárásos kísérlet azt mutatta, hogy sok vízi herbivor szervezet táplálkozik ezeken a helyeken és testméretük szerint eltérő mértékű hatással rendelkeznek. A legkisebbek (felemászlábú rákok és fiatal garnélák) kizárása a tengerifűveken az epifita algák 233%-os növekedését okozta, vagyis ezek legelése nagyon fontos a tengerifűves állapot fenntartásában. A közepes testméretű halak és a garnélák kizárása 10%-kal növelte a tengerifű felszínét, 53%-os szárnövekedést és 29%-kal nagyobb szársűrűséget okozott, mert ezeknek a herbivoroknak a tengerifű a tápláléka. A felnőtt halak és a nagytestű herbivorok [tengeri teknősök és dugongok (*Dugong dugon*)] viszont nem játszottak lényeges szerepet.

Maron és Crone (2006) 30 **populációdinamikai vizsgálatot** értékelt, amelyből 15 rovar herbivorokkal, kilenc nagytetűlegelő fajokkal, két pocok és/vagy egér, két csigafajokkal és két további növényi szövetek mesterséges eltávolításával volt kapcsolatos. Értékelésük szerint a vizsgálatok összehasonlítása (azaz a herbivorok relatív hatása) lenne az egyik fontos szempont, azonban ez szinte lehetetlen a növényi életciklusok és a herbivor hatások különbözősége következtében. Az egyényári növényeken végzett vizsgálatok csak egy-egy növényi tulajdonságot tartottak szem előtt, a hosszú életű növényeken végzetek pedig elsősorban a növényi közösség összetételére koncentráltak. Emiatt a sok közvetlen (fogyasztói) és közvetett (növények közötti) hatás szétválasztása nehéz.

A legtöbb növényre, akár performancia, akár populációdinamika szempontjából, egyidejűleg több herbivor faj is hatással van. Hatásuk gyakran összeadódik. Például a kaliforniai parti dűnéken és a szárazföldi homokos területeken endemikus bogáncsfajt (*Cirsium occidentale*, Asteraceae) legalább kilenc herbivor faj, továbbá gombabetegség támadja: nyugat-amerikai üreginyúl (*Sylvilagus bachmani*, Leporidae), tasakospatkány (*Thomomys bottae*, Geomyidae), széleslábú vakond (*Scapanus latimanus*), három lepkefaj, melyek lárvái a szárban, gyökérben és a virágzatban rágnak, egy ormányosbogárfaj, valamint levéltetű- és poloskafajok. Az emlősfajok (a gombafertőzéssel együtt) és az egyik lepkefaj (*Pyrausta nubilalis*) a növény pusztulását okozták, míg a többi faj a magvesztést, a növekedési intenzitást és a szaporodás idejét befolyásolta. Együttesen jelentős populációdinamikai hatást fejthettek ki. Ez azonban csak ritkán valósul meg, mert a növény foltos előfordulása, így herbivorjainak is különböző élőhelyekhez való kötöttsége és időben változatos jelenléte, rendkívül variábilis hatásokat eredményezhet (Palmisano és Fox 1997).



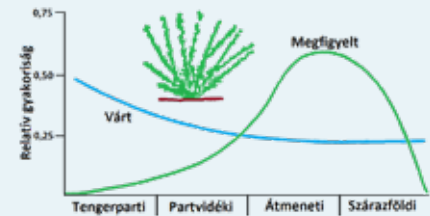
10/52. kép. *Hazardia squarrosa*
(Asteraceae)
© wikipedia

A magpredáció jelentősen befolyásolhatja egy faj **elterjedtségét**. Nevezetesen Louda

(1982a, b) vizsgálatai, melyek során magfogyasztó rovarok populációdinamikai hatását mutatta ki a Kaliforniában honos *Haplophaps squarrosus* [jelenleg *Hazardia squarrosa*] (Asteraceae) növényfajon, magfogyasztóinak természetes jelenlétével és kísérletes kizárásával (rovarölő szerek alkalmazásával). A növény egyedszámára és az új egyedek populációban való megjelenésére gyakorolt hatás klimatikus gradiens (magassági szint) mentén jelentkezett, mert a növényfaj gyakorisága és helyi egyedszáma növekedett a partvonalától távolodva a környező hegyvidék felé. A sáv kb. 80 km széles és négy klimatikus zónára tagolható. Ezek a tengeri, a parti, az átmeneti és a belső zónák, amelyek hőmérséklet és csapadékmennyiség tekintetében eltérnek egymástól. A terület bozótos, amelyben a *H. squarrosa* elsősorban a parti zónában fordul

elő egyedenként vagy néhány négyzetméteres állományokban. A pre-diszperzáls magfogyasztók légy-, mikrolepidoptera, magdarázs és tripszfajok voltak.

A kísérleti részletektől eltekintve, a vizsgálat leglényegesebb eredményét a 10.TA10/1. ábra mutatja. A várt és megfigyelt relatív növénygyakoriság közötti különbséget a magfogyasztó szerve-



10.TA10/1. ábra. A *Hazardia squarrosa* növényfaj várt (kék vonal) és megfigyelt (zöld vonal) relatív gyakorisága az óceáni partvonalától való távolság függvényében. A mért gyakoriságot a magszóródás előtt jelen lévő (pre-diszperzáls) magfogyasztó szervezetek populációdinamikai hatása okozza, amely erősebb a parti zónában [Louda (1982a) nyomán módosítva].

zetek alakították ki, amelyek a magvak 44-73%-át semmisítették meg. Mivel ezek hatása legnagyobb mértékű a parti zónában volt, ott jelentősen csökkentették az új egyedek megjelenését, ezzel a növények gyakorisági eloszlását változtatták meg.

Jóval gyakoribbak azonban az olyan eredmények, ahol herbivorok által kiváltott populációdinamikai hatás elenyésző volt vagy nem lehetett kimutatni és más faktorok (pl. patogének) voltak fontosabbak (Crawley és Gillman 1989, Szentesi és Jermy 2003, Arany és mtsai 2005, Kolb 2012 és mások).

Paraziták és gazdáik kölcsönhatása

11.1 Bevezetés.....	222
11.2 Járványtan.....	226
11.2.1 Betegségek terjedése, átvitele és a paraziták eloszlása gazdák között.....	227
11.2.2 Egyszerű terjedési modellek.....	228
11.3 A parazita–gazda viszony sajátosságai.....	229
11.3.1 A parazitafertőzöttség és a gazda tulajdonságai.....	229
11.3.2 A parazita specializáltsága.....	231
11.3.3 Megbetegítő képesség (virulencia).....	232
11.4 A parazita–gazda viszony ökológiája.....	233
11.4.1 Szabályozza-e a parazita a gazdapopuláció dinamikáját?.....	233
11.4.2 A parazita–gazda kapcsolat metapopulációs értelmezése.....	235
11.4.3 Többszörös parazitafertőzöttség.....	236
11.4.4 A paraziták szerepe a közösségekben.....	237
11.5 Genetikai variáció és evolúciós folyamatok.....	238
Támogató anyagok	
11.TA1 A SIR-modell.....	240
11.TA2 Költésparazitizmus.....	240
11.TA2.1 A tojások lerakása előtti események.....	241
11.TA2.2 A parazita tojásrakását követő események.....	241
11.TA2.3 A fiókastádium alatti események.....	242
11.TA2.4 A költésparazitizmus evolúciós vonásai.....	242
11.TA3 Az egyes nagyobb taxonok parazitái.....	243
11.TA3.1 A prokarióták parazitái a tengeri anyagforgalom fontos elemei.....	243
11.TA3.2 Állatok parazitái.....	243
11.TA3.3 Az ember parazitái.....	246
11.TA4 A parazitáltság aggregáltságának kimutatása.....	247
11.TA5 A virulencia evolúciója.....	248
11.TA6 A parazita–gazda kapcsolat és a szigetbiogeográfia.....	249
11.TA7 A bubópestis metapopulációs dinamikája.....	250
11.TA8 A virulencia modellek alapja.....	252
11.TA9 Virulencia és térlépték.....	252
11.TA10 A paraziták kapcsolatgazdagsága.....	253
11.TA11 Paraziták és az ember kulturális evolúciója.....	254
11.TA12 Lokális adaptációk a parazita–gazda viszonyban.....	254
11.TA13 Járvány kitörési és megszűnési küszöb.....	255
11.TA13.1 Hogyan keletkeznek a járványok?.....	255
11.TA13.2 Hogyan szűnnek meg a járványok?.....	255

11.1 BEVEZETÉS

A paraziták szerepét és jelentőségét tradicionálisan az emberi egészségügy szempontjából ítéljük meg, ami érthető. Az ökológusok körében azonban napjainkra kialakult az a felfogás, hogy a paraziták kimagaslóan jelentős alkotó elemei a közösségeknek. Nagyon úgy tűnik, hogy a közösségek diverzitása jelentős mértékben a paraziták diverzitásából származik és fontos közösségi folyamatokat befolyásolnak. Hudson és mtsai (2006) arra következtetésre jutottak, hogy az az egészséges ökoszisztéma, ahol sokféle parazita található. Alaki és életmódbeli változatosságuk óriási: növények, baktériumok, protozoák, mikrogombák, férgek, ízeltlábúak és gerincesek (pl. költésparaziták) egyaránt képviseltetik magukat a paraziták/kórokozók között. Fontos kórokozók az élővilágban vitathatóan elfoglalt helyük ellenére a vírusok, és a nem élő prionok is.

A paraziták és gazdáik kapcsolata számtalan speciális vonással rendelkezik, ami indokolja, hogy egy külön fejezetben foglalkozzunk velük. A parazita–gazda rendszer populációdinamikáját ugyanazok a Lotka–Volterra egyenletek írják le, mint amelyeket a ragadozó–zsákmány viszonyra alkalmaztunk (9.2.1 és 9.TA5). Másfelől azonban sajátos problémákat vet fel a táplálkozási hálózatokba való illesztésük, vagy a kapcsolat szigetbiogeográfiai értelmezése (11.TA1). Egy további, valójában központi, problémakör a parazita virulencia (11.3.3), melynek ökológiai és evolúciós értelmezése, valamint modellezése könyvtárnyi irodalmat hozott létre. Külön ki kell emelnünk a parazita–gazda kapcsolat azon sajátos vonását, amely a járványok létrehozásában és a humán- vagy állategészségügy ezek leküzdésére irányuló erőfeszítéseiben nyilvánul meg. Ez pedig nem más mint az egyik gazdáról a másikra való átjutás illetve átvitel képessége. Semmilyen más populációs kapcsolatban nem tapasztalunk ilyet. Míg a ragadozók zsákmányegyedeket ejtenek el, a paraziták a populáció összes egyedét megfertőzhetik. A járványtan olyannyira önálló területté vált, hogy ma szakcikknek bírálják azt, hogy a járványügyi modellezés nem követi megfelelő ütemben az ökológiai és evolúciós vizsgálatok eredményeit. A bírálatok alapja az egy-parazita–egy-gazda modellek szinte egyedüli használata, mivel mára már általánosan elfogadottá vált, hogy több/sok parazita faj van egyidejűleg jelen egy szervezetben, melyek között verseny, kizárás vagy éppen egymást erősítő (szinergista) hatások zajlanak. A paraziták különleges sajátossága a sokszor rendkívül bonyolult életciklus és a nagyfokú faj-/egyed-/szerv-/sejt-szintű specializáció is.

Ebben a fejezetben tehát a **szimbiózis** (együttélés) azon formájával foglalkozunk, melyben két vagy több szervezet eltérő mértékben szoros együttélése valósul meg, és melynek során az egyik partner (a gazda) rátermettsége csökken, a másik vagy többi szervezeté (paraziták, kórokozók) pedig növekedik. A kapcsolat lehet időleges (gyors), például vérszívó szúnyogfajok esetében és lehet tartós, amely a parazita fejlődési ciklusának jelentős szakaszát magában foglalja. A kapcsolat jelölése: parazita +, gazda –. **A paraziták és kórokozók (a növényi kórokozókkal foglalkozó irodalomban elsősorban patogének) körébe olyan**

élőlények tartoznak, amelyek táplálékot, tápanyagokat nyerne egy vagy néhány gazdaszervezettől, és bár azok el is pusztulhatnak, leggyakrabban azonban csak különböző mértékű károsodást szenvednek. További jellemzők az esetenként szoros, specializált kapcsolat (azaz a parazita részéről mutatott nagyfokú alkalmazkodás), a parazita ebből következő függőségi állapota, valamint, hogy a gazda részéről is valamilyen (pl. védekezési) válasz jelentkezik. Egyes paraziták csak az élő szervezetben képesek élni (**biotrofok**), ellenben mások a gazda elpusztulása után is tovább élnek benne (**nekrotrofok**). Az utóbbira példák egyes, a *Lucilia* nembe tartozó légyfajok, amelyek a tojásaikat a még élő állatra (sebbe) rakják. Az okozott fertőzés elpusztíthatja a gazdát, amelyen a légylárvák azonban tovább fejlődnek. Azt, hogy egy parazita valóban szimbiózisban él-e a gazdájával Toft (1991) szerint az mutatja, hogy a parazita is elpusztul-e, ha a gazda elpusztul. Az élő szervezetekben igen sok mikroba található, amelyeket **tranzien mikrobáknak** neveznek mindaddig, amíg néhányukról bonyolult eljárások alkalmazásával be nem bizonyosodik, hogy a szervezet szimbiotája (Caldera és mtsai 2009).

Testméretük alapján a paraziták két nagyobb csoportját különítjük el: **mikro-** és **makroparazitákat**. Az előbbieket a gazda sejtjein vagy szervein belül szaporodnak (pl. vírusok, baktériumok és egyszéjtűek) és szabad szemmel általában nem láthatók. A makroparaziták a gazda bélcsatornájában, agyában, májában, szemében stb., vagy testfelületén tartózkodnak és szaporodnak, és jelentős testméretet érhetnek el. A mikroparaziták képesek járványokat okozni, és bár ismertek invazív makroparaziták, az utóbbiak általában nem okoznak ilyeneket. Ennek egyik oka az, hogy a makroparaziták (pl. gastrointestinalis férgek) nem szaporodnak a gazdában és a gazdaegyedek közötti direkt átadásuk sem lehetséges, ezért nem érhetnek el epidemiológiai szempontból jelentős populációméreteket. Ezzel szemben, a rendkívül magas potenciális utódprodukciónak [pl. a *Necator americanus* (Ancylostomatidae) emberben élősködő fonálféreg egyetlen egyede 15 ezer tojást üríthet naponta a béltraktusba], és az ebből következő alacsony fertőzési küszöbdenzitásuk (11.2.2) eredményeként folyamatosan jelen lehetnek gazdapopulációkban (Begon 2009). Ebben az összefüggésben érdemes megemlíteni azt is, hogy egy irodalmi áttekintés (Buck és Ripple 2017) nem talált bizonyítékot arra, hogy a közösségekben általánosan előforduló trofikus kaszkádokat (19.5) makroparaziták okoznának.

Átvitelük lehet **közvetlen** (direkt) és **közvetett** (indirekt), az utóbbi esetben ez egy ún. **vektor** által történik. Például a maláriát (*Plasmodium malariae*) szúnyogfélék, az ember álomkór betegségét, a tripanoszomiázist kiváltó álomkór kórokozóját (*Trypanosoma brucei gambiense*), a cecelég (Glossina morsitans) terjeszti. A közvetett terjesztésük közé sorolhatók azok a növényi patogén szervezetek (pl. vírusok) is, amelyeket levéltetvek, kabócák közvetítenek, szemben azokkal, mint például a gabonarozsda-fajok (*Puccinia* genus), melyek közvetlen fertőzésűek.

A mikroszervezetek összessége a szervezetben a **mikrobiom**. A mikrobiomot alkotó szervezetek túlnyomó többsége nem

parazita, hanem mutualista vagy kommenzalista. Pozitív vagy negatív szerepük megítélése nehéz, mert a korábbi felfogással szemben, sok mikroorganizmus változtatja jellegét a gazda immunkompetenciájától függően: egyszer kommenzalistaként, máskor kórokozóként funkcionál. A kórokozó mikroszervezetek két nagy csoportja közül az első a **primer** (obligát paraziták), a második az **opportunistá** (fakultatív paraziták). Az első csoport „visszafordíthatatlanul” specializált betegségek okozója, a második érzékeny vagy sérült gazda esetén válik azzá. Ez azt jelenti, hogy nem állíthatunk fel egyértelmű kategóriákat, inkább egymásba átmenő funkciók kontinuumáról van szó (Méthot és Alizon 2014). A kettős szerep lehetősége természetesen nem csak a mikroorganizmusokra szorítkozik. Ezt a kérdést részletesebben is tárgyaljuk másutt (13.2.1).

A makroparaziták is direkt vagy indirekt átvitelrel jellemezhetők. Az utóbbi esetben rendszerint egy vagy több **köztigazda** (vektor, intermedier gazda) és fejlődési fázis van, amely után a parazita a **végleges** (definitív) gazdába jut. Megfelelő átalakulások után jelenik meg a fertőzésre képes alak. Egyes esetekben a köztigazdában a parazita továbbfejlődik, esetleg ivartalanul szaporodik [pl. a közvetett fejlődésű mótelyek (Trematoda) édesvízi csigákban], máskor a köztigazda csak mint rezervoár szerepel (lásd alább) szerepel, ahol a parazita várakozik, hogy a végleges gazdába juthasson, amelyben az ivaros szaporodás lezajlik.

A laposférgek, buzogányfejű férgek, fonálférgek **endoparaziták** (a szervezetben belül élőködnek). A tetvek, bolhák, atkák, kullancsok, kullancslegyek és a fagyöngy **ektoparaziták** (a szervezet kültakaróján élőködnek). Mindkét csoport átvitele az új gazdára közvetlen és közvetett egyaránt lehet.

Az állatokról az emberre átvitt fertőző betegséget **zoonózisoknak** nevezzük. Alkalmanként az emberre is áttérjednek és megbetegedést okoznak (pl. Ebola, H5N1 madár influenza vírus, Sars-CoV-2). Az ízeltlábúak által vektorként terjesztett vírusok az **arbovírusok** (arthropod-born vírus), például egyes kullancs-, vagy más vérszívó ízeltlábúfajok által hordozott, az embert megbetegítő encephalitis vírus.

Endemikus a parazita és a fertőzés, ha földrajzi elterjedési területének egy adott részén tartósan és folyamatosan előfordul (pl. a pestis Dél-Ázsiában), **epidemikus**, ha járványszerűen jelenik meg, majd eltűnik (pl. a kanyaró) és **pandémikus**, ha globálisan okoz járványokat. Ilyenek (influenza, fekete himlő stb.) az emberiség történetében egész kontinensekre kiterjedően rendszeresen előfordultak. A legújabb pandémiás járványt, a Covid-19 nevű betegséget a Sars-CoV-2 vírus okozta, amely 2019 végén ütötte fel a fejét és 600 millió embert fertőzött meg, valamint több mint hat millió halálát okozta 2022-ig és az összes kontinensen megtalálható volt.

A növényi paraziták között **holoparaziták** azok, melyek

nem rendelkeznek klorofillal és a gazda kész tápanyagaira van szükségük. Ilyenek az aranka-, szádorgófajok, vagy például a *Rafflesia*. A **hemiparaziták** (pl. fagyöngyfajok) eltérő mértékben képesek fotoszintézisre és ehhez változatos módon hasznosítják a gazda anyagait: egyes fajok ui. a kész tápanyagokat, mások csak a vizet és ásványi anyagokat szállító nyalábokat csapolják meg.

Azokat a parazitákat, melyek több köztgazdában fejlődnek életciklusuk során és ezekben vegetatív úton sokszorozódnak, de ivaros szaporodásuk csak a végleges gazdában történik, **heteroxenikusnak** nevezzük, szemben a **monoxenikus** fajokkal, melyek közvetlenül fertőznek egy másik **fogékony** (szenzitív) végső gazdát. A heteroxenikus stratégia lehetővé teszi, hogy a paraziták igen változatos ökológiai környezetből nyerjék közti-gazdáikat és a végleges gazda alacsony populációméreténél is elterjedjenek. Ennek azonban az a feltétele, hogy a közti- és végleges gazdák átfedő elterjedési területtel rendelkezzenek (Seilacher és mtsai 2007).

Parazita „raktáraknak” (**rezervoároknak**) nevezzük azokat a fajokat, amelyek az ember és a háziállatok kórokozóit a természetben fenntartják. A parazitákat raktározó gazdákat két csoportba sorolhatjuk: **kompetens** és **inkompetens típus**. Mindkettő(be)n él a vektor, de az előbbiekben a parazita életképes és felvehető, átvihető más gazdákra, viszont az utóbbi csak a vektor számára alkalmas gazda, a kórokozó ugyan él benne, de nem átvihető. Például az emberben alkalmanként súlyos szövődményeket okozó zoonózis a Lyme-betegség, melynek kórokozója egy Spirochaeta-típusú baktérium komplex, a *Borrelia burgdorferi* (*sensu lato*). Kompetens és elsődleges rezervoárja Észak-Amerikában a *Peromyscus leucopus* egérfaj, vektora pedig az *Ixodes scapularis* kullancsfaj. Az ugyanott honos fehérfarkú szarvas, amely igen sok kullancsot tart fenn, viszont inkompetens

gazda, ui. a Lyme-betegség kórokozója, bár jelen van benne, nem vihető át más gazdára pontosan nem ismert okból. Európában, az erdei egereken kívül, a behurcolt keleti szürkemókuson (12/16. kép), az endemikus európai mókuson (12/17. kép), a sündisznón és madarakon (Turdidae és Phasianidae) nagy kullancspopulációk táplálkoznak és ezek valamennyien kompetens rezervoárok, vagyis a Lyme kórokozóját fenntartják. Az európai mókuson kb. ötször nagyobb a kullancsok gyakorisága, mint az egereken. Mindezekben felül az egész komplex fertőzési rendszert befolyásolja a tölgyfák makkprodukciónak periodikus (masting, 3.TA2) jellege is (Randolph 1998). Újabb vizsgálatok szerint Európában a széncinege az egyik leggyakoribb kompetens *Borrelia burgdorferi* (*sensu lato*) hordozó, elsősorban a fiókanevelés időszaka alatt, melyet az *Ixodes ricinus* kullancs közvetít az ember felé (Heylen és mtsai 2013).



11/1. kép. A Föld legnagyobb virágja, a parazita rafflécia (*Rafflesia arnoldii*, Rafflesiaceae)
© Luke Triton



11/2. kép. A Lyme-betegség kórokozója, a *Borrelia burgdorferi* (Spirochaetaceae) sötét háttérű mikroszkóp látómezőjében. 400X nagyítás
© CDC-PHIL-6631

Míg a kasztráló és hiperparazitizmus (lásd alább) a parazitizmus speciális fajtája, a klepto-, költés-, fészek- és szociális parazitizmus csak tágabb értelemben az. A **kleptoparazitizmus** olyan szervezeteket jelöl, amelyek más fajok által elejtett zsákmányt ellopják (a görög kléptō = ellopok szóból). A skorpiólégy



11/3. kép. Skorpiólégy (*Panorpa communis*, Panorpidae)
Fotó: Török János

piófély (*Panorpa communis*) pókok által elejtett zsákmányt emeli ki a hálóból. Több légyfaj a Phoridae, Milichiidae és Chloropidae családban ragadozó ízeltlábúak kleptoparazitái (Sivinski és mtsai 1999), például pók által elejtett zsákmány szívárgó testnedveit nyalogatják. Az utóbbi kapcsolatot Bíró Lajos, neves magyar természetűdős már XIX. század végén leírta (Bíró

1899). A leggyakoribb szereplő a *Desmometopa m-nigrum* légyfaj, melynek egyedei a mellékelt képen látható fehér karolópók (*Thomisus onustus*) által elejtett méhen láthatók.

A **költésparazitizmus** olyan, főleg madárfajoknál megfigyelhető viselkedés, amelyben egy faj más, nem rokon faj egyedeivel nevelteti fel az utódait, például a közismert költésparazita európai kakukk (*Cuculus canorus*, 11.TA2). A költési parazitizmustól indokolt elkülöníteni a **fészekparazitizmust**, amely pusztán helyhasználatot jelent egy másik faj fészkeiben. A házi veréb (*Passer domesticus*) fészekparazitaként viselkedik, amikor alkalmanként a gólyafészek alsó részében neveli utódait, bár ez inkább kommenzalizmus kategóriájába esik.

A **szociális parazitizmus** főleg a hangyafajok körében elterjedt (kb. 160 hangyafajt érint), de más taxonokban is előfordul. A legszélsőségesebb formája az **inkvilinizmus**, mely a folytonos és teljes mértékben függő állapotú parazitizmust jelöli. Három fő formája van: rabszolgatartás, időszakos parazitizmus és táplálkozási parazitizmus. Közös vonásuk, hogy a parazita faj egy másik hangyafaj kolóniájában él és egyszerűbb esetben „vendégként” élelmet kéreget (szolicitál), súlyosabb esetben a királynő megölését követően, „rabszolgatartóként”, utódait a gazdafajjal nevelteti fel, ami egyben a gazdafaj kolóniájának kipusztulásával is jár (Buschinger 1986, Lenoir és mtsai 2001).

A kacslábú rákokhoz (Cirripedia) tartozó parazita *Sacculina carcini* zacskós rák



11/5. kép. Élősködő zacskós rák (*Sacculina carcini*, Thecostraca) *Carcinus maenas* (Portunidae) tarisznyarákon
© Hans Hillewaert

meggátolja gazdaállatának, egy tarisznyaráknak a szaporodását (**kasztráló parazita**) és a saját szaporodásának segítésére kényszeríti. Hasonló hatást válthatnak ki a rovarfajok kb. 15%-ában előforduló *Wolbachia*-fajok, amelyek endocelluláris α -proteobaktériumok (Rickettsia-típusú). A petefészkekben és a herékben egyaránt megtalálható, azonban csak a petesejt citoplazmájában képes átjutni a következő nemzedékbe. Létrehozhat citoplazmatikus inkompatibilitást (ami az utódok sterilitásával vagy csökkent életképességével jár) és megváltoztathatja az egyed ivarát. Több darázs-faj esetében teljesen eliminálja a hím ivarú egyedeket, például a *Trichogramma* tojásfűrkészfajokban folyamatos aszexuális szaporodást okoz (Schilthuizen és Stouthamer 1997), ezért ebben az esetben a partenogenezis inkább körtünetnek tekinthető, semmint szaporodási stratégiának.

A **hiperparazitizmus** az az állapot, amikor egy parazita faj (pl. egy lambda bakteriofág) parazita módon élő másik fajt (pl. baktériumot) parazitál. A fogalmi határok azonban ebben az esetben is bizonytalanok, mert a lambda bakteriofág viselkedése inkább hasonlít egy ragadozóéra. A tengeri halparazita evezőlábú rák (*Pseudocaligus fuga*) parazitái, az *Udonella* nembe tartozó közvetlen fejlődésű métélyek (Monogenea) viszont valódi hiperparaziták (11/1. ábra).

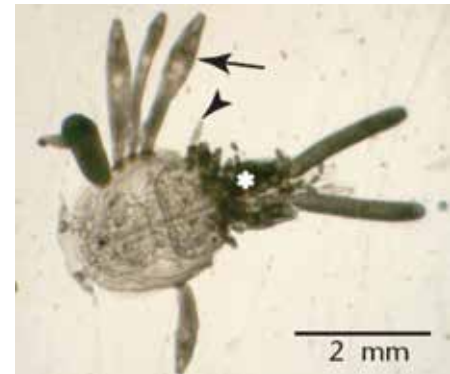
A földi fajgazdagságnak rendkívül jelentős részét teszik ki a paraziták. Az élővilágnak nincs olyan faja, melyet valamilyen parazita vagy patogén ne érintene. A parazita szervezetek fajszáma egyes becslések szerint (Price 1980) az összes élő faj 35%-át is kiteheti. Ez a szám magában foglalja a fitofág rovarokat is, amelyekről korábban megállapítottuk (10.1), hogy túlnyomóan szintén ilyen életmódot folytatnak, de nem tartalmazza a baktériumokat, vírusokat és parazita gombákat. Amennyiben az utóbbiakat is be vesszük, a paraziták részesedése a ma ismert fajok között akár az 50%-ot is elérheti (Morand és Deter 2007), vagyis legalább egy parazita faj jut minden, nem-parazita, szabadon élő fajra. A leírt paraziták



11/6. kép. A tojásfűrkész (*Trichogramma evanescens*, Trichogrammatidae) mikrohymenoptera repálepke (*Pieris rapae*, Pieridae) tojásán
© N Fatouros



11/4. kép. Kleptoparazita legyek (*Desmometopa m-nigrum*, Milichiidae) a fehér karolópók (*Thomisus onustus*, Thomisidae) által fogott méhen
Fotó: Laczi Miklós



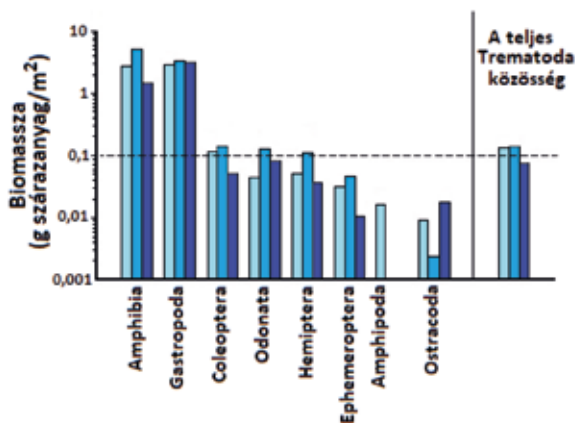
11/1. ábra. Tengeri evezőlábú rák (*Pseudocaligus fuga*) testén megtapadt *Udonella* genusba tartozó Monogenea hiperparazita métélyek (fekete nyilak) és a genitális szegmensre rakott tojásaik (fehér csillag)
[Freeman (2005) nyomán módosítva].



11/2. ábra. A belső élősködő laposféregfajok (Platyhelminthes) átlagos száma gazdataxonok és élőhelyek szerint. A kék oszlopok a vízi, a sárga vízi és szárazföldi közötti átmeneti, a barna a szárazföldi élőhelyeket jelöli [Bush és mtsai (1990) nyomán módosítva].

fajszámát valószínűleg messze meghaladja a még le nem írt fajok száma. Például az eddig azonosított fonálféregfajok száma kb. 26 ezer, melyből 12 ezer parazita, míg a várható teljes fajszámot 1 millióra (!) becsülik (Hugot és mtsai 2001).

A parazita életmód legkevesebb 60 alkalommal jelent meg az állati evolúció során (Poulin és Morand 2000). Nemcsak jelentős faj-, hanem hatalmas egyedszámaik is jelzik a közösségekben betöltött fontos szerepüket. Például 245 hal-, 12 kétéltű- és hüllő-, 84 madár- valamint 141 emlősfaj belféregfajainak áttekintése azt mutatta, hogy a szárazföldi gerincesfajok kevesebb parazita fajjal rendelkeznek, mint a víziek. A vízi élőhelyeken a halak-kétéltűek/hüllők- emlősök-madarak sorrendben nő a parazita fajok száma (11/2. ábra). Viszont, a szárazföldi



11/3. ábra. Édesvízi taxonok, valamint a trematoda paraziták biomasszája három kaliforniai tóban (melyeket az eltérő kék színű oszlopok jelölnek). A jobb oldalon a felsorolt gazdarendek tavanként összesített trematoda biomasszája látható. A szaggatott vonal a három tó trematoda biomasszájának átlagát mutatja. A függőleges tengely logaritmikus beosztású [Preston és mtsai (2013) nyomán módosítva].

gerincesek körében a hüllő/kétéltű-madár- emlős sorrendben növekedik (Bush és mtsai 1990). A paraziták diverzitására és a parazita életmód sajátosságaira nézve igen alapos áttekintést nyújt Rózsa (2005) könyve.

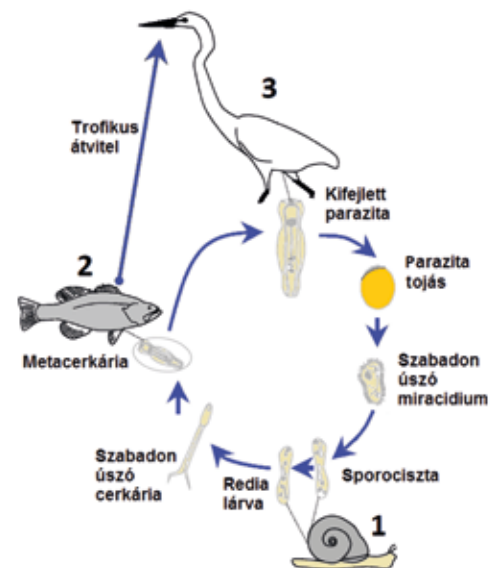
Egyedi méretükhöz képest a parazita fajok **biomasszája** meglepően jelentős egyes élőhelyeken. [biomassza = élő szerves anyag (24.3)]. Hudson (2005) a mintegy 70 ha-os dél-kaliforniai Carpinteria mocsár parazita faunájának biomasszáját 10-20 tonnára becsülte! De ennél pontosabb mérések is azt mutatják

(11/3. ábra), hogy egyes parazitacsoportok biomasszája felülmúlta az ugyanazon élőhelyen található leggyakoribb rovarrendekét (Preston és mtsai 2013). Ezek a kutatók három kaliforniai tóban a közvetett fejlődésű mótelyek csoportjának biomasszáját mérték. A *Helisoma trivolvis* [jelenleg *Planorbella*] csigafajban, amely a paraziták köztigazdája, hat trematodafajt találtak (*Amphistome*, *Echinostoma*, *Halipegus* és más genusok fajai). A csigák biomasszája $3,2 \text{ g/m}^2$

volt, a kifejlett csigák 33,5%-ában volt jelen 1-6 trematodafaj, 13 fertőzött csiga/ m^2 denzitásban. Nyár közepén az átlagos trematoda biomassza $0,1 \text{ g/m}^2$ volt, ami nagyobb, mint a legközelebbi rovarrendek biomasszája (11/3. ábra). Ez azt bizonyítja, hogy a trematoda parazitákon keresztül jelentős energia mozog a tavi ökoszisztémákban és esetenként ez nagyobb, mint a gyakoribb rovarrendek által továbbított (19.TA5/3. ábra).

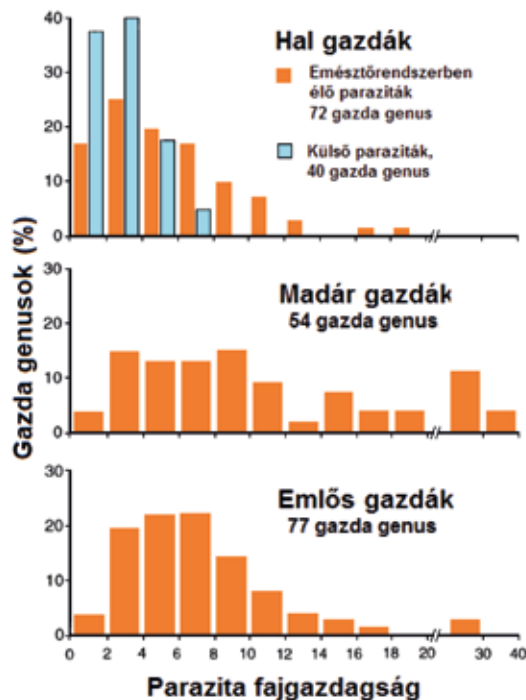


11/7. kép. A parazita köztigazda édesvízi csiga, *Planorbella trivolvis* (Planorbidae) © Scott Bauer



11/4. ábra. A *Clinostomum marginatum* (Digenea) trematoda parazita életciklusa. A kifejlett parazita végső gazdája gémfajok (3), az (1) és (2) köztigazdák. Magyarázata a szövegben [Sukhdeo és Hernandez (2005) nyomán módosítva].

A paraziták gyakran bonyolult életciklussal rendelkeznek, esetenként több köztigazdával is. Példaként mutatjuk be a *Clinostomum marginatum* trematoda parazita életciklusát (11/4. ábra). A felnőtt egyedek gémféléket parazitálnak és a vékonybélben élnek. Tojásaik a gazda ürülékével jutnak a szabadba. A csillókat elvesztő miracidiumok sporocisztává alakulnak, melyek az első köztigazdába, egy édesvízi csigába hatolnak, ahol számtalan rédia lárvát képeznek. Ezek kiszabadulva szabadon úszó cercáriává alakulnak, amelyek a halakba, a második köztigazdába jutnak, ahol nyugvó alakká (metacercáriává) fejlődnek. A végső gazdának tekintett gémek halfogyasztásával záródik a ciklus.



11/5. ábra. A paraziták fajgazdagságának gyakorisági eloszlása hal, madár és emlős genusokban. A kék oszlopok az ektoparazitákat, anarancssárgák az emésztőrendszerben élő parazitákat jelölik. Az emésztőrendszerben élő paraziták fajgazdagsága mindhárom gerinces csoportban jelentős [Poulin (1995a) nyomán módosítva].

A nagyobb gerinces állatcsoportok között áttekintést a 11/5. ábra mutat a bélférgek fajgazdagságáról, a jelentősebb parazita-csoportok fertőzöttségi adatai pedig a 11.TA3-ban találhatóak.

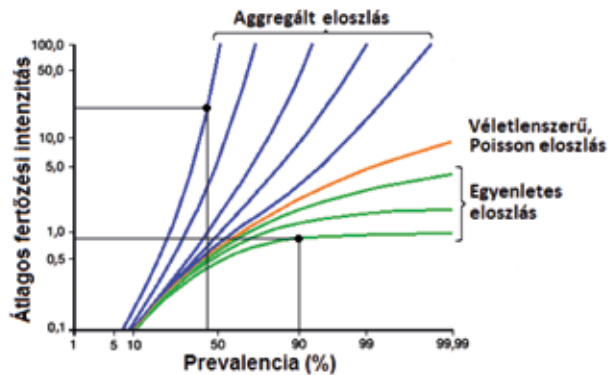
11.2 JÁRVÁNYTAN

A paraziták és betegségek járványtana (epidemiológia) nem más, mint a parazita/kórokozó szervezetek terjedésének, a fertőzés kialakulásának és lefolyásának vizsgálata, valamint azon populációméret meghatározása, melyek alapján a védekezési (karantén, vakcinálás stb.) lépések meghatározhatók és kivitelezhetők. Ebből látható, hogy erős humán- és állategészségügyi szempontok

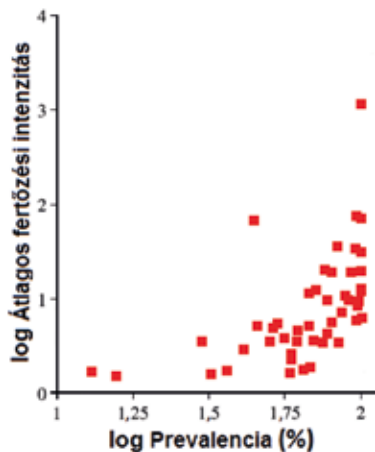
vezetik és sokkal kevésbé ökológiaiak. Az ökológus inkább azt kérdezi, hogy miként szabályozza a parazitapopuláció a gazdapopuláció méretét, vagy fordítva: a gazdapopuláció a parazitapopulációét? Nem csoda, hogy ökológus szemszögből olyan epidemiológia-meghatározással találkozunk, mely szerint az epidemiológia „... a metapopulációs ökológia (23.3.1) speciális esete, melyben a gazdák foltokként, a vakcinálás pedig a foltok [ténylegesen a bennük élő paraziták] elpusztításaként jelenik meg” (Read és Taylor 2001). Janzen már korán (1968) kiterjesztette a **szigetbiogeográfia** elméletét gazdaegyedekre is, így ő is „szigetként” tekintett a mikro- és makroparaziták által megfertőzött gazdákra. Ennek értelmében könnyen belátható, hogy az előbbi analógia kapcsolható a metapopulációs megközelítéshez is. A metapopulációs dinamika alapja a foltok (sokszor sztochasztikus) „elnéptelenedése” és újra kolonizációja. Az elnéptelenedés az ott élő populáció **kipusztulását** jelöli, ami szigetbiogeográfiai elméletek egyik fontos kiindulópontja. Természetes törekvés, hogy az epidemiológiai modellek a két megközelítést összekapcsolják (11.4.2). Ma már külön területként különböztetik meg az ún. **tájökológiai epidemiológiát** is, amely az ember szerepét vizsgálja a betegségek terjesztésében és fenntartásában, például állattartási, környezetszennyezési tevékenység eredményeként.

Az epidemiológia és annak statisztikai elemzése mára egy igen fejlett tudományterületté vált, amely az emberi populáció saját és használati betegségeivel kapcsolatos ismereteivel függ össze. Nagy adatsorok állnak rendelkezésre a járványügyi hatóságoknál, amelyekből megalapozott következtetések vonhatók le. Ezek főként az urbánus népesség körében periodikusan visszatérő (bizonyos korcsoportok mérete és eloszlása alapján jellemző) járványok általi veszélyeztetettségre, a szükséges megelőző intézkedések (védőoltások gyakorisága, a minimális beoltandó egyedek száma stb.) végrehajtására vonatkoznak. A legtöbb fertőző betegség nem marad fenn az emberi populációban, ha a védőoltások száma meghalad egy bizonyos, arra a betegségre megállapított küszöbértéket, azaz a populáció meghatározott arányát, amelybe a természetes immunitást szerzett egyedeket is beleszámítják. Ez például a himlő esetében a populáció 70-80%-a, a kanyarónál 90-95%-a.

A **mikroparaziták** gazdaegyedenkénti számát gyakorlatilag lehetetlen megállapítani, ugyanez viszont a **makroparazitáknál** lehetséges. Praktikus szempontból a járványtanban az előbbieket esetében a **fertőzött gazdák** számát, az utóbbiak esetében a **gazdánkénti paraziták** számát szokták a fertőzés mértékeként megadni. További fontos járványtani mutató a **fertőzöttség százaléka** (prevalenciája), amely valamilyen specifikus parazitával fertőzött egyedek aránya a teljes populációhoz képest. A **fertőzési intenzitás** a gazdánkénti paraziták számát, míg az **átlagos fertőzési intenzitás** a parazita az átlagos egyedszáma/gazda értéket adja meg (oly módon, hogy ebbe a nem fertőzött egyedeket is beleszámítjuk). Ezeket ismerve, jellegzetes összefüggések tapasztalhatók a prevalencia és átlagos fertőzési intenzitás között (11/6. ábra). Az ábrán két, markánsan eltérő kapcsolat jelenik meg, ha az eloszlások két véglét tekintjük. A **foltos** (aggregált)



11/6. ábra. Az egyedek populációjában belüli eloszlási formái eltérően befolyásolják a prevalencia és az átlagos fertőzési intenzitás közötti összefüggést. A vékony fekete vonalak „metszeteket” mutatnak, amelyek mentén egyes szélsőséges helyzetek magyarázhatók (lásd a szöveget). Mindkét tengely logaritmikus beosztású [Begen és mtsai (1990) nyomán módosítva].



11/7. ábra. Egy példa a 11/6. ábrán bemutatott elméleti összefüggésre. 50 tengeri halfaj ektoparazita együttesénél az átlagos fertőzési intenzitás és a prevalencia közötti kapcsolatot a parazita együttesek aggregált eloszlására utal [Poulin és Guégan (2000) nyomán módosítva].

11.2.1 Betegségek terjedése, átvitele és a paraziták eloszlása gazdák között

Felmerül a kérdés, hogy a paraziták vajon aktív keresés útján vagy passzív módon, valamilyen közeg vagy vektor közbeiktatásával találják-e meg gazdáikat és eközben milyen ingerek irányítják őket? Az aktívan helyváltoztató fajok (pl. parazita legyek, szúnyogok) a potenciális gazda keresésénél vizuális észlelést és kémiai ingereket egyaránt használnak. Sok parazita, elsősorban szúnyogfajok, érzékeli a gazda által kibocsátott szén-dioxidot, illetve annak relatív koncentráció növekedését a környezetben, valamint vegyületeket (pl. nonanalt, tejsavat, vagy ammóniát). A rovarokra letális fonálféreg (pl. *Steinernema* genus fajai) fiatal fertőző alakjai nemcsak a szén-dioxidra, hanem egy

sor, a gazdából eredő egyéb kémiai anyagra (pl. metil szalicilát, heptanol, hexanol, 4,5-dimetil-tiazol) is pozitív kemotaktikus választ adnak, amihez adott esetben a rovar ürülékével való érintkezés is szükséges. Az emberben előforduló fonálféregfajok, például a *Strongyloides stercoralis*, melyek a trópusi területeken, a talajjal érintkező ember bőrének átfúrásával jutnak a testbe, a bőrfelületen található hisztidin-származékot, az urokan-savat érzékelik. Az emberi szkisztoszomiázis (vagy bilharzia) súlyos trópusi betegség, amelyet a véráramban élő parazita által lerakott tojások okoznak.

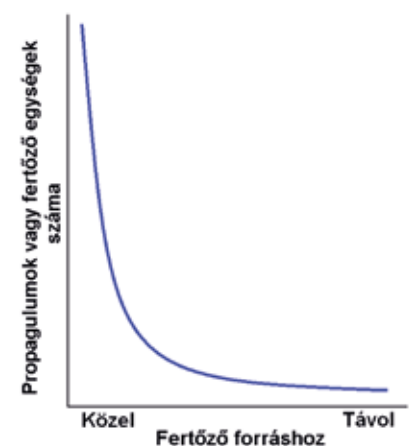
A trematoda *Schistosoma*-fajok csiga köztigazdát igényelnek, és a miracidia lárvák foto- és geotaktikus ingereket egyaránt használnak, hogy a csiga élőhelyére jussanak, ott viszont kémiai ingerekre váltanak és a feltételezések szerint aminosavakat, glükoproteineket és zsírsavakat érzékelnek. A csigából kikelő cercáriák, amelyek gerinces gazdát keresnek, elsősorban kémiai ingerekre hagyatkoznak és a bőrfelületen előforduló amino- valamint zsírsavakat használják a gazdák azonosítására. A kullancsok a szén-dioxid mellett olyan szaganyagokat érzékelnek, mint a magasabb szénatom számú alkoholok, indol, tejsav és 4-metilfenol, melyek egy lehetséges gazdából származhatnak (Chaisson és Hallem 2012).

A gazda megtalálása a fentiek ellenére gyakran véletlenszerű, mert annak vonzó hatása legtöbbször nem terjed ki nagyobb távolságokra. Ezért a fertőző alakok inkább a potenciális gazda közelségére várnak. Ez természetesen függ a parazita keresési stratégiájától is, ami lehet inkább aktív („utánjáró” típus pl. bilharzia), vagy inkább helyben tartózkodó, „ül és vár” (16.4.3) típusú (pl. a *Strongyloides stercoralis* fonálféreg).

Az átvitel formája (széllel való terjedés, fertőző egyeddel való érintkezés, vektor általi szállítás stb.) lényegesen befolyásolja a fertőzés kialakulásának sebességét. A széllel történő terjedésnél a propagulumok közül csak kevés jut nagyobb távolságra, a többség közelre (11/8. ábra). Egyes nagy jelentőségű és súlyos fertőzést okozó betegségek (pl. háziállatok száj- és körömfájás vírusa) esetében előfordul szél általi



11/8. kép. A *Strongyloides stercoralis* (Strongyloidea) fonálféreg által okozott bilharzia kórképe © diseasespictures.com

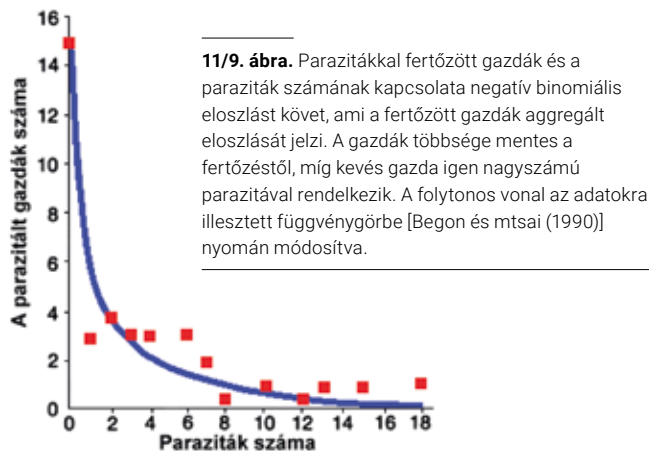


11/8. ábra. Átviteli görbe egy szél által is terjesztett fertőző propagulumok (pl. gombák spórái) esetében. A Janzen–Connell hipotézis szerint a forráshoz (anyavető, fertőzött gazda stb.) közel a legnagyobb a fertőző egységek száma és gyorsan csökken a távolsággal.

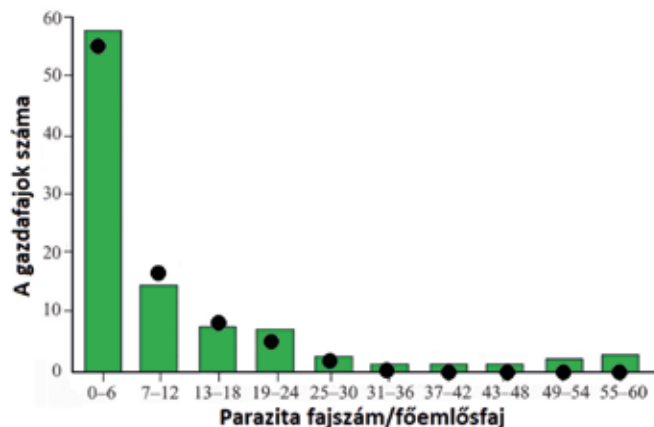
szállítás és fertőzési góccok kialakulása nagy távolságokban. A nevezett betegség esetenként légáramlatokkal jut el Dániából és Hollandiából Angliába (Donaldson 1983).

A paraziták és kórokozók terjedését és átvitelét az egyik gazdaegyedről a másikra egyéb tényezők is befolyásolják:

- Minél távolabb vannak a kolonizálható (fertőzésre alkalmas) egyedek, annál kisebb valószínűsége van a fertőzésnek. A gazda foltos (aggregált) eloszlása kedvez a fertőzési góccok kialakulásának.
- Az átvitelt befolyásolja az érintkezés gyakorisága, ami növekedik, ha a gazda populációdensitása is növekedik.



A gazdaegyedek térbeli eloszlása nagymértékben befolyásolja a parazita vagy patogén populációdinamikáját. A paraziták foltos eloszlása a gazdák között kedvez a fertőzés gyors kialakulásának (feltételezve a gazdák érintkezését). A gazdák aggregált eloszlása és a paraziták gazdánkénti eloszlása egyaránt \rightarrow ún. **negatív binomiális** eloszláshoz közelítő lehet (11/9. és 11/10. ábrák). Az eloszlást



11/10. ábra. Néhány főemlősfajon sok parazita fajt találunk, sok főemlősfajon pedig keveset. A fekete pontok az adatokhoz illesztett negatív binomiális függvény értékei. További magyarázat a szövegben [Morand és Deter (2008)] nyomán módosítva].

jellemző ún. k paraméter megmutatja a foltosság mértékét: minél kisebb a k érték, annál nagyobb fokú az aggregáció.

A 11/10. ábrát figyelve észrevehető, hogy a legnagyobb azon gazdafajok száma, amelyeknek nincsenek, vagy csak kis számban vannak parazitái, de kevés azok száma is, melyek több, mint 50 parazita fajt hordoznak (11.TA4). A negatív binomiális eloszlást tipikusan a makroparaziták mutatnak, például a tolltetvek a madarakon. [A parazita–gazda kapcsolatra jellemző eloszlási adatok statisztikai értékelése több problémát is felvet, melyek megoldására a magyar kutatók által fejlesztett Quantitative Parasitology program hathatós segítséget nyújt (Rózsa és mtsai 2000).] A parazita–gazda viszony tehát nyilvánvalóan **aszimmetriát** mutat, nemcsak a paraziták gazdák közötti eloszlását, hanem a két fél specifikusságát tekintve is. Egy gazdaegyed általában sok különböző parazita fajjal fertőződik, ami eltérő immunválaszokat és energia ráfordítást kíván. Ezzel szemben a legtöbb parazita specialista, egyetlen vagy kevés gazdafajjal rendelkezik és teljes mértékben a gazdára utalt, ami a parazitára nézve egy sor kényszerfeltételt jelent (lásd alább).

11.2.2 Egyszerű terjedési modellek

A parazita–gazda kapcsolatot leíró és vizsgáló módszerek kiindulópontja rendszerint May és Anderson (1983) cikke, amely nemcsak elsőként bírálta a „kórokozók megszelídülésének” elméletét (11.TA5), hanem az alább ismertetésre kerülő egyszerű modellek forrása is. A parazita életciklusának komplexitásától függően a fertőzés terjedésére nézve többféle és eltérő bonyolultságú eset vizsgálható determinisztikus (végtelen nagyságú) populációkra vonatkozó modellekkel:

(a) Közvetlen átvitelrel fertőző mikroparazita

Szeretnénk meghatározni az átlagos új fertőzési esetek számát (R_p) azaz a parazita szaporodási rátáját, amely R_0 -nak, a szemcspár fajok **alap populációnövekedési rátájának felel meg** (3.7.1). Mivel a mikroparaziták számát nem tudjuk megadni, ezért az új fertőzött gazdák számát elemezzük. A modell szerint létezik egy ún. **küszöbérték**, amelyet a fertőzés szintjének túl kell lépnie, hogy a betegség terjedjen. A küszöb $R_p = 1$; ha R_p nagyobb 1-nél, akkor a betegség terjed, ha kisebb, kihal a fertőzés. $R_p = 1$ esetén a megbetegedett és meggyógyult gazdák száma azonos, nincs változás, a parazita populációja éppen fennmarad. A dinamikai leíráshoz szükség van az ún. átviteli gyakoriság (β) paraméterre is, amely növekedik akkor, ha az érintkezések száma megnő, és ha a betegség fertőzőbbé válik. Az időtartamot, amely alatt az egyed fertőző marad L jelöli. Mindezekből a következő összefüggés írható fel:

$$R_p = \beta N L,$$

ahol N a populációban lévő fogékony egyedek száma (denzitása). A kritikus **küszöbértékhez** ($R_p = 1$) tartozó denzitást (N_k , ahol $k =$ küszöb) az alább összefüggéssel kaphatjuk meg:

$$N_k = \frac{1}{\beta L}.$$

Ha β és L szorzata nagy, akkor a betegség egy rendkívül kicsiny populációban is sokáig fennmaradhat. A káposzta plazmodiofórák gyökérgolyváját obligát parazita *Cercozoa* protista, a *Plasmodiophora brassicae* okozza, melynek szaporítóképletei igen hosszú idő (akár évtizedek) után is fertőzőképesek maradnak a talajban. A fertőző góc közelébe ültetett növényt megbetegítik, tehát igen alacsony gazdapopuláció, adott esetben egyetlen káposzta növény elegendő a fennmaradásához. A legutóbbi Ebola-járvány idején Sierra Leone-ban a vírus R_p értéke 2,2 és 2,53 között volt (Alizon és mtsai 2014). A Covid-19 fertőzés átlagosan 460 ember/km² küszöbdenzitást meghaladó érték esetén 50%-os vagy annál nagyobb eséllyel eredményezett kb. 40 ezer fertőzött személyt az USA-ban (Jamal és mtsai 2022).

(b) Vektor által közvetített mikroparazita

Ebben az esetben mind a gazdát, mind pedig a vektort figyelembe kell venni a számításoknál. Ezért a parazita populációnövekedési (egyben szaporodási) rátája a következő egyenlettel írható le:

$$R_p = \beta^2 \frac{N_v}{N_g} L_v L_g,$$

ahol v a vektort, g a gazdát jelöli. az L_v a vektor, L_g a gazda fertőződésképességi ideje, a β átviteli gyakoriságot, mind a vektor, mind a gazda oldaláról figyelembe kell venni (négyzetes tag lesz). A **vektor/gazda egyedszámarány kritikus tényező**, mert egy bizonyos érték fölé kell, hogy jusson a betegség fennmaradásához. Ugyancsak fontos a gazda és vektor prevalenciájának az aránya: a malária esetében a gazdapopuláció 50%-os fertőzöttségénél a szúnyog(vektor) prevalenciája csak 1-2%! A prevalencia a gazdapopulációban lehet magas, mert a gazda túlélése magas és a patogének felhalmozódnak. Más esetben pedig alacsony, mert a túlélési arány alacsony, és mert az inkubációs idő a vektorban (amíg fertőzőképesé válik a parazita) hosszú a vektor élettartamához képest. Példaként ismét a malária szolgál: az inkubációs idő a szúnyogban 10-12 nap, míg a kifejlett szúnyog várható élettartama átlagosan csak 1 hét.

A fentiek – amint azt láthattuk – diszkrét szaporodásra, vagyis a parazita generációnkénti egyedszámváltozására vonatkoztak. A folytonos növekedésű populációkban, hasonló elvek alapján építhető a modell, azonban az fogékony (**Sensitive**), fertőző (**Infectious**) és meggyógyuló/ellenálló (**Recovering/Resistant**) egyedeket is figyelembe véve az ún. SIR-modell írja le (11.TA1).

(c) Makroparaziták

További két változattal számolhatunk: a **közvetlenül fertőző** (pl. az ember orsóférgé, *Ascaris lumbricoides*), valamint a **vektor által átvitt** makroparaziták (pl. a skisztoszomiázis). Ezek matematikai tárgyalása jóval bonyolultabb, ezért itt nem foglalkozunk vele.

11.3 A PARAZITA–GAZDA VISZONY SAJÁTÓSÁGAI

Annak ellenére, hogy a gazda védekezése a paraziták ellen (immunválasz, tisztogatás stb.) a parazita–gazda viszonyhoz szorosan kapcsolódó sajátosság, ezzel a témával ebben az alfejezetben nem foglalkozunk. A ragadozó zsákmányának és a parazita gazdájának védekezési válaszait egy önálló fejezet tárgyalja (15. fejezet).

11.3.1 A parazitafertőzöttség és a gazda tulajdonságai

A várakozásunk az, hogy a **csoportokban** (kolóniákban) **élő** és utódnevelő állatok parazita terheltsége általában nagyobb és több parazita fajtól származik, mint a nem csoportokban élő fajokéi, mert gyakoribb lehet a testkontaktus és ezzel az átvitel lehetősége. A telepesen költő és csoportosan élő vetési (*Corvus frugilegus*) és a magányosan költő dolmányos varjú (*C. corone cornix*) tolltetteinek vizsgálata részben igazolta ezt (Rózsa és mtsai 1996). A vetési varjú fertőzöttebb volt tolltettekkel, mint a dolmányos. Az utóbbi egyedein kevésbé diverz, de aggregáltabb eloszlás volt tapasztalható (azaz sok egyeden igen kevés és néhány egyeden sok parazita volt található) feltehetően a testi érintkezés alacsonyabb gyakorisága következtében. Elméletileg a csoportméretet a résztvevők rátermettségének maximalizációja határozza meg és erre a parazitált-ságnak jelentős befolyása lehet.



11/9. kép. Vetési varjú (*Corvus frugilegus*, Corvidae)
© Axel Mauruszat



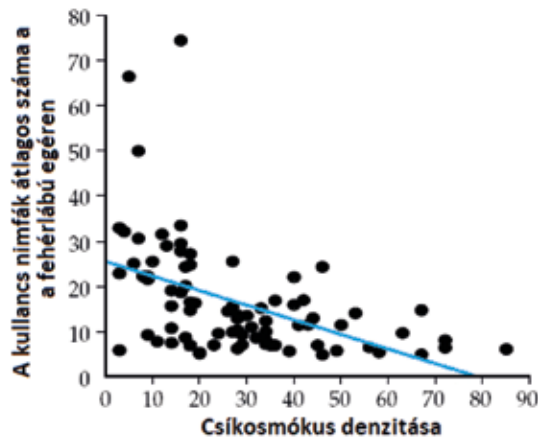
11/10. kép. Dolmányos varjú (*Corvus corone cornix*, Corvidae)
Fotó: Török János

A fentieket azonban csak részben támogatta egy 69 vizsgálat alapján végzett összesítés, mert csak a nagy kolóniákban költő madárfajok (pl. szulák, lundák) paraziták általi fertőzöttsége mutatott magas értékeket (Rifkin és mtsai 2012). Egy másik metaanalízis keretében Côté és Poulin (1996) szociálisan élő állatok csoportméretét vizsgálta fertőző paraziták prevalenciája és a fertőzés intenzitása függvényében. Pozitív korrelációt találtak a két mutató és a csoportméret között, vagyis nagyobb csoportmérettel nagyobb mértékű fertőzés járt együtt. A mobilis paraziták (pl. legyek) fertőzésintenzitása ugyanakkor nem változott a csoportmérettel. A parazitált egyedek szociális státuszának fenntartása költsége-sebb a nem parazitált egyedekéhez képest.

Az irodalomban elterjedt felfogás (pl. Keesing és mtsai 2010) szerint a „diverzitás megvéd a fertőzés veszélyétől”, amely mögött az ún. **hígítási hatást** (nevezik felhígulási effektusnak is) feltételezik. Ez negatív korrelációt jelent a gazdafajok

sokfélesége és a betegség rizikója között. A hígulás jelensége akkor lép fel, amikor egy betegség terjesztésében meghatározó kompetens gazdafaj mellett több nem kompetens gazdafaj is jelen van, amelyek a betegség kórokozóját ugyan nem tartják fenn, de a vektort igen. Ilyen a korábban már említett Lyme-kór (borreliózis), amelynek esetében az elsődleges kompetens hordozók az európai egérfajok, de az európai mókus, a szencinege, a fácán, rigófajok stb. is azok, nem kompetens pedig például a juh, vagy a gímszarvas. A nem kompetens gazdafajok jelenléte miatt kevesebb vektor vesz fel kórokozót, ezért az átvitelek száma is csökken. Ennek az érvelésnek a bírálói (pl. Randolph és Dobson 2012) azonban kifejtik, hogy ami számít, az a fertőzött vektorok abszolút száma, mely növekedni fog a „hígítás” ellenére. Ennek oka az, hogy egy nem kompetens gazdafaj közbeiktatása növeli a vektorok egyedszámát, így annak valószínűségét is, hogy kompetens gazdára kerüljenek és felvegyék a kórokozót. Ez a helyzet a ragadozó–zsákmány viszonyban megismert „eltartó képesség növelése paradoxon” (9.TA6.5) analógia, amelyben csak a ragadozó (itt a vektor) abundanciája és ezáltal az idézett példában az ember fertőzöttségnek való kitettsége növekedik. Valójában nem a diverzitás általában, hanem a kompetens és nem kompetens gazdák aránya a fontos. Észak-Amerikában a fehérlábú egér (*Peromyscus leucopus*) és az amerikai csíkosmók (*Tamias striatus*) egyaránt kompetens *Borrelia*-rezervoár, és kapcsolatuk a kullancsszám fenntartásában lényeges (11/11. ábra). Az összefüggés azt is bizonyítja, hogy a kullancsok egyedszáma jelentősen változhat és nemcsak a közösség összetételétől, hanem a fajok sajátosságaitól is függ (Ostfeld és mtsai 2006).

A gazda **kondíciója**, amely egy összefoglaló kifejezés a tápláltság (testtömeg, zsírtarték stb.), az immunrendszer állapota, stresszeltség mértéke és más mutatók együttesére, jelentősen befolyásolja a parazitáltságot. Például Svájcban vizsgálták az



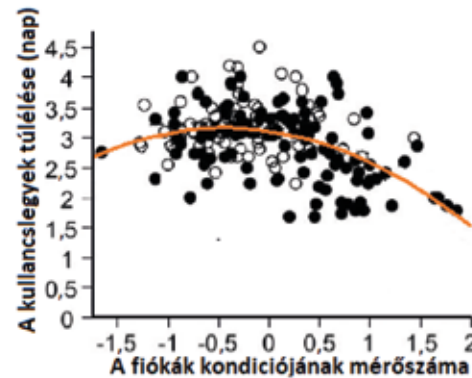
11/11. ábra. Az amerikai csíkosmók (*Tamias striatus*) denzitásának növekedésével csökken a fehérlábú egéren (*Peromyscus leucopus*) található kullancs nimfák száma. Mindkét emlősfaj hordozója a Lyme-betegség kórokozójának. Mindkét faj denzitása 2,25 ha-os területre vonatkozik [Ostfeld és mtsai (2006) nyomán módosítva].

havasi sarlósfecske (*Apus melba*) fiókák kondíciójának és a *Crataerina melbae* tetűlegy fertőzésük mértékének összefüggését. Két élőhelyről, 217 fiókaról gyűjtöttek tetűlegyeket. Összességében (a hím és nőstény legyek alapján) az átlagos fertőzés 8 tetűlegy/fióka volt.



11/11. kép. Az alpesi sarlósfecske (*Apus melba*) élő kullancslegy (*Crataerina melbae*, Hippoboscidae) © Cisco Guasch, Biodiversidad Virtual

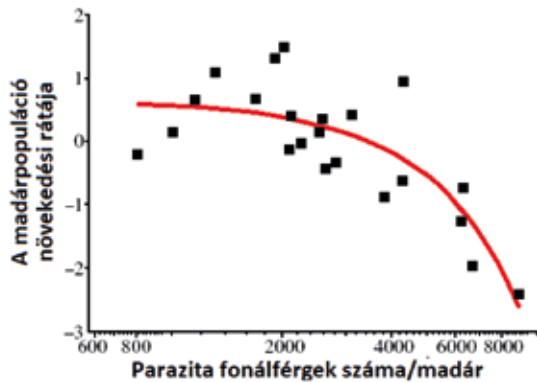
A fiókák kondíciójának mérőszámát a testtömeg, szárnyhossz és a szegycsonthossz figyelembe vételével állapították meg. Az eredmények (11/12. ábra) azt mutatták, hogy a jobb kondíciójú fiókákon alacsonyabb volt tetűlegyek túlélése, mert ezek immunkompetenciája is jobb volt. A rosszul táplált fiókákon viszont azért volt alacsony a tetűlegyek túlélése annak ellenére, hogy a fiókák



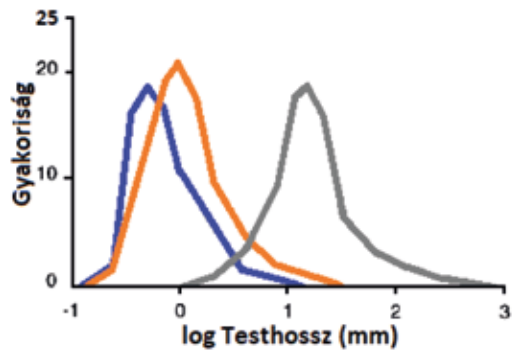
11/12. ábra. A havasi sarlósfecske (*Apus melba*) fiókáinak kondíciója befolyásolja a rajtuk élősködő kullancslegyek túlélését. A függőleges tengely a nőstény kullancslegyek vérszívás utáni túlélését mutatja. A telt és az üres körök a két vizsgálati hely adatait jelölik. Az összes adatra illesztett polinom függvény görbéjét az okkersárga vonal mutatja. További magyarázat a szövegben [Bize és mtsai (2007) nyomán módosítva].

immunválasza is gyenge volt –, mert a tetűlegyek nem jutottak adekvát forrásokhoz. A tetűlegyek túlélése az átlagos kondícióban lévő fiókákon volt a legjobb (Bize és mtsai 2008). A parazitáltság kondíció-függésénél azonban nehéz megállapítani, hogy a gazda jobb kondíciója miatt található rajta kevesebb a parazita, vagy a kevesebb parazita miatt lehet jobb a fióka kondíciója. A skót hófajd (*Lagopus l. scoticus*) (9/11. kép) egyedinek *Trichostrongylus tennis* fonálféreggel való fertőzöttsége negatívan befolyásolta a szaporodásukat (11/13. ábra) (Hudson és mtsai 1998) és növelte a ragadozók által okozott mortalitást, mert a súlyosan fertőzött fajok nagyobb arányban estek áldozatul (Hudson és mtsai 1992).

Az előbbieket és még további tulajdonságok (pl. a testméret, fekvetés) fontos életmenet-komponensek (5.2). A fonálféreg között a gerinctelenekben élő paraziták és a szabadon élő fajok mérete hasonló, ellenben a gerincesek béltraktusában található sokkal nagyobbak (11/14. ábra) (Poulin 1995b). A különbség magyarázata lehet egyrészt a gerincesek jóval



11/13. ábra. A skót hófajd (*Lagopus l. scoticus*) évenkénti populációnövekedése csökken a fajdegyedek parazitáltságának növekedésével. A pontok a fajpopulációk adott évi növekedési rátáját és az abban az évben mért átlagos fonálféreg (*Trichostrongylus tenuis*) fertőzöttségét jelölik. A folytonos vonal az adatokra illesztett függvény görbéjét mutatja. A vízszintes tengely logaritmikusan beosztású [Hudson és mtsai (2002) nyomán módosítva].



11/14. ábra. 829 fonálféregfaj testhosszáinak gyakorisági eloszlása. A gerinctelen fajokban parazitaként élőket a kék vonal, a nem parazita, szabadon élő fajokat a narancssárga vonal és a gerinceseket parazitáló fonálféregfajokat a szürke vonal jelöli [Poulin (1995b) nyomán módosítva].

nagyobb bélrendszere, másrészt az, hogy a belső élősködő fajok ún. méret-semleges (5.5.1) környezetben élnek, a szaporodás költsége igen alacsony, mert a táplálék ellátásuk folyamatos. Ugyanakkor denzitásfüggő hatások következtében jelentősen csökkenhet testméretük. A fekvés a testmérettel pozitív, az élettartammal negatív korrelációban lehet. A fekvés és élettartam közötti fordított kapcsolat azért fontos, mert meghatározhatja a virulenciát (lásd alább).

11.3.2 A parazita specializáltsága

A parazita–gazda viszonyt gyakran jellemzi a nagyfokú **specializáltság**. A 10. fejezetben már találkoztunk ezzel a kérdéssel és megállapítottuk, hogy a szintén parazitának számító növényevő rovarok között egy- (mono-), kevés- (oligo-) és soktápnövényű (polifág) fajokat különböztethetünk meg. Bár ez a beosztás meglehetősen pontatlan és megegyezésen alapul, az állati

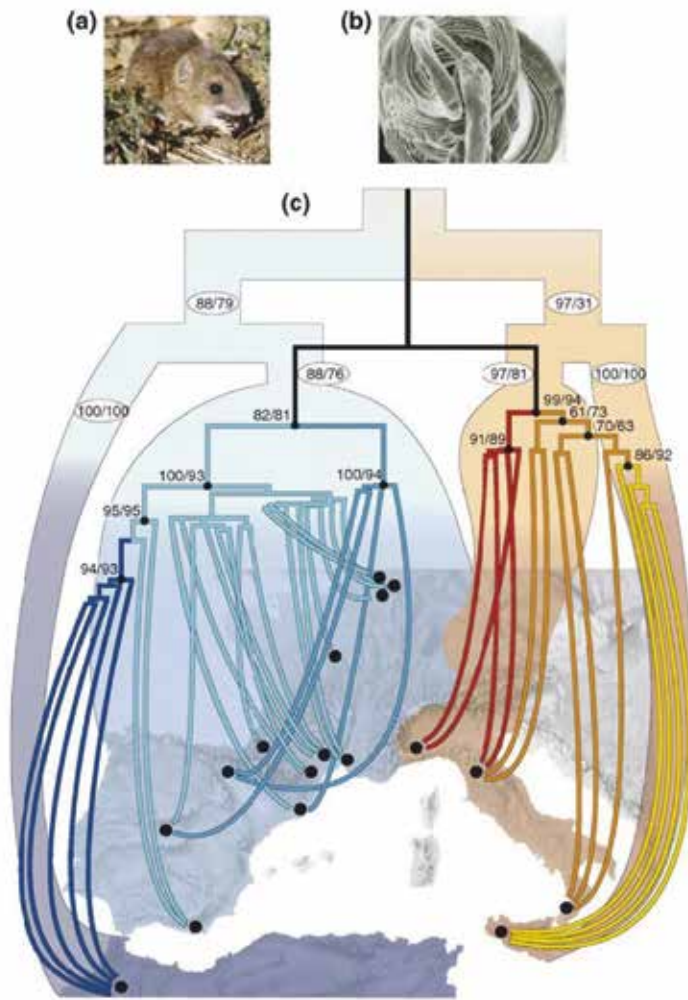
paraziták esetében is használható. Szembetűnő ugyanakkor a parazita fajok nagyfokú specializációja, az egy-gazda–egy-parazita kapcsolat magas gyakorisága. Ez a vonás vezetett az ún. **Fahrenheit-szabály** megállapításához, amely kimondta, hogy a parazita törzsejlődése a gazdát tükrözi. Olyan nagy jelentőséget tulajdonítottak a szabálynak, hogy például madártaxonómiai (rokonsági) kérdések eldöntésében érvnek számított, hogy melyik madárfajnak milyen parazitái vannak. Jelenlegi ismereteink szerint a szabály érvényessége gyengült, vagy megszűnt. További szabályok és a probléma részletes tárgyalása Rózsa (2005) könyvében található.

Ma már a parazita–gazda törzsfákat bonyolult molekuláris genetikai eljárások alapján alakítják ki. A gazda és a parazita „közös filogenetikai múlttal”, azaz kapcsolattal rendelkezhet, amelyre a parazitából nyerhető genetikai információk alapján következtethetünk (Nieberding és Olivieri 2007). Az erdei egér (*Apodemus sylvaticus*) európai kolonizációjának rekonstrukcióját erre a fajra specializálódott fonálféreg parazita (*Heligmosomoides polygyrus*) molekuláris genetikai vizsgálata alapján végezték el (11/15. ábra). Jelentősége a természetvédelmi biológiában is van, például a Mediterráneumban elterjedt és valószínűleg behurcolt *Caulerpa taxifolia* zöld algáról a rajta élő baktérium flóra vizsgálata alapján mutatták ki, hogy ausztráliai eredetű.

A gazdák számán túlmenően más szempontok is figyelembe vehetők a parazita specializáltság megállapításakor. Ilyenek (a) a „strukturális”, (b) a filogenetikai és (c) a geográfiai specializáltság.

- A „strukturális” specializáltság egyetlen gazdahasználatot jelenthet kettő vagy több gazdafaj között. Például A és B paraziták ugyanazokat a gazdafajokat fertőzik, azonban A egyenletesen eloszlott a gazdafajok között, B viszont súlyosabban fertőz egyes gazdákat és kevésbé másokat.
- A filogenetikai specializáltság a gazdafajok rokonságára utal. Például A és B két rokon parazita faj, melyek egyforma számú gazdafajt fertőznek és hasonló egyedszámban fordulnak elő rajtuk. Azonban A faj gazdái filogenetikailag szorosan rokonok, ellenben B fajéi távoliak, vagy nem is rokonok. Ilyen esetben A nagyobb filogenetikai specializáltságot mutat, mint B.
- Geográfiai specializáltság esetében az A és B parazita faj ugyanazokat a gazdákat parazitálja egy adott lokalitásban, de egy másik lokalitásban gazdafajaik nem vagy alig fednek át, így az első helyen „jobban” specializáltak, mint a másodikon (Poulin és mtsai 2011).

A specializáltság extrém fokozatai is ismertek, amelyek valószínűleg a parazita életmóddal állnak összefüggésben. Ilyen a **gazda testtájaira** irányuló specializáltság, például a *Laboulbenia* genus gombafajai és a *Bembidion picipes* futóbogárfaj kapcsolatában. A gomba 4-5 különböző faja specifikusan kötődik a bogár eltérő testtájaihoz. Az első pár láb tarsuszain a *L. truncata*, a prosternum fejhez közelebbi részén az *L. perpendicularis*, a tapogatókon és szájszerveken az *L. bembidio-palpi* és a csak a hím bogár



11/15. ábra. Az (a) erdei egér (*Apodemus sylvaticus*), (b) specialista parazita fonálféreg (*Heligmosomoides polygyrus*), és (c) filogenetikai kapcsolatuk, amely lehetővé tette az egér kolonizációs történetének rekonstrukcióját a Mediterráneumban. A Cytb génszekvenciákkal végzett faanalízis azt mutatja, hogy az egér két fő kolonizációs útvonallal rendelkezett: nyugati és keleti. Ezen belül is alcsoportok különíthetők el. Mindez azonban csak a parazita vizsgálata alapján volt lehetséges, mert a gazdapopulációk analízise önmagában nem tárta fel a képen látható finomszerkezetet. Ez a gazdával való szinkronizált differenciálódás eredménye. A számok bootstrap értékek [Nieberding és Olivieri (2007) nyomán módosítva].

első pár lábának comb-ízületén, valamint csak a nőstény bogár szárnyfedőjén az *L. odobena*. Egy másik példa a különféle parazita fajok specializálódása tengeri halak kopolyájának különböző régióira. A közvetlen fejlődésű metelyek (Monogenea) közé tartozó paraziták az anteriorális és mediális tájékon, a copepodák viszont a dorzális és ventrális részen telepednek meg. A gazdán belüli élőhely-specifikusság időszakosan is megnyilvánulhat. Az emberen a filáriázist okozó, vérben élő *Wuchereria bancrofti* parazita fonálféreg megfelelő fejlődési stádiuma a gazda azon testtájain koncentrálódik éjszaka, ahol a szúnyog (vektor) általi felvétel valószínűsége megnövekedik. Szintén a gazdán belüli élőhely-specifikáció eredménye az emberen élősködő Anoplura rend fajainak, illetve alfajainak élőhely szerinti megoszlása. A fejtetű (*Pediculus*

capitatus) a hajban, a ruhatetű (*P. humanus*) a ruházatban és a hónalj-szőrzetben, a lapostetű (*Phthirus pubis*) a szeméremszőrzetben él. A molekuláris genetikai vizsgálatok kimutatták, hogy a ruhatetű nem önálló faj, hanem a fejtetű ökotípusa, közöttük minimális genetikai különbség van annak ellenére, hogy a magatartási és morfológiai különbségeik nyilvánvalóak (Veracx és Raoult 2012).

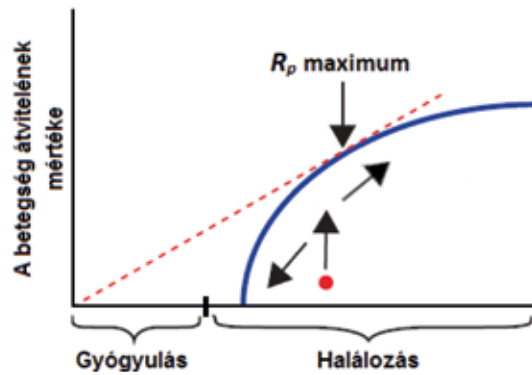
11.3.3 Megbetegítő képesség (virulencia)

A parazita–gazda kapcsolat irodalmának talán a leggazdagabb, egyben enigmatikus vonulata a megbetegítő képesség, amely Darwin óta érvek és ellenérvek területe, nem csak tartalmát, de főként evolúcióját illetően. Bár a kórokozók és paraziták átvitelét a gazdára egy más szemszögből már tárgyaltuk (11.2.1), a virulencia kérdéskörén belül az átvitel és a gazda mortalitása közötti kapcsolat esszenciális.

A parazita vagy a **kórokozó azon képességét, hogy milyen gyorsan és milyen mértékben képes a gazda szervezetre hatást gyakorolni**, melynek kimenetele halállal is végződhet, a **virulencia kifejezéssel szokták jelölni**. Egy kórokozó nagyon virulens, ha a fertőzést követően a gazdapopuláció nagy része gyorsan és súlyosan megbetegszik. **Komplex sajátosságot** jelöl tehát, mert az átvitel hatékonyságára és a gazda immunválaszának legyőzésére egyaránt utal. A virulencia nem azonos a fertőző képességgel, mert annak ez csak egy összetevője, ui. nagy megbetegítő képességű kórokozók lehetnek csökkent fertőző képességűek és fordítva (pl. a Covid-19 Omikron genotípusa). A virulencia a szervezet ellenálló képességének megtörésével, míg a fertőző képesség elsősorban a kórokozó terjedési képességével és a gazda populációs sajátosságaival kapcsolatos.

A definíciók azonban az egyes tudományterületek szemszögéből nem feltétlenül egyeznek, és ez a virulenciát is érinti. További implikáció, hogy a virulenciát csak a gazda válaszreakcióin keresztül mérhetjük, ezért a legegyszerűbb az okozott mortalitással azonosítani, holott ennél komplexebb jelenségről van szó. Nem is tekinthető állandó tulajdonságnak, szélsőséges esetben a korábban virulensnek jelzett parazita akár kommenzalista formában is létezhet (Méthot és Alizon 2014). Egy újabb ellentmondás abban rejlik, hogy míg a fitopatológusok virulencia-géneket tételeztek fel, mások ezeket tagadták azon az alapon, hogy opportunistá mikroorganizmusok, melyek nem hordoztak ilyen géneket, szintén képesek voltak gazdákat megbetegíteni. Mindezekből látható, hogy a szempontok túlnyomóan a parazita oldalát hangsúlyozták és a gazda tulajdonságai nem kaptak kellő hangsúlyt. Napjainkra az ellentmondásokat némileg csökkentve a virulencia három általános elvet foglal magában:

- a virulencia mértéke a parazita–gazda kölcsönhatás közös eredménye,
- a gazdán mutatkozó „kártétel” a fő kritérium, mert ez határozza meg a kölcsönhatás patológiai kimenetét, és
- a gazda károsodása a parazita és a gazda együttes aktivitásának eredője.



11/16. ábra. A betegségátviteli és a gazda halálozási aránya közötti elvi összefüggés. Ha az átvitel mértéke növekedik, a halálozás is, de összefüggésük nem lineáris. A vörös pont azt a kiindulási helyzetet mutatja, amitől a parazitának el kell jutnia a görbére (nyilak), amennyiben evolúciós egyensúlyt várunk. A görbe a parazita rátermettségét (R_p) mutatja, melyet az általa okozott halálozási és gyógyult esetek összegével becsülnek. R_p maximumát az átvitel és halálozás összefüggés görbéjéhez az origótól húzott érintő jelöli ki (piros szaggatott vonal). A maximális R_p helyzetét természetesen módosítja a gyógyult egyedek száma, mert ekkor az érintő meredekebb, vagy laposabb lehet [Bull és Luring (2014) nyomán módosítva].

A fentiek ellenére, a legtöbb (főként a betegségek modellezéssel foglalkozó) tanulmány a gazda mortalitásának mértékével azonosítja a virulenciát. Bull és Luring (2014) emellett megkülönböztet egy ún. szubletális virulenciát is, amikor a testtömeg csökkenése, magatartásváltozás, speciális szerv sérülése mutatja a hatás erősségét.

Hogyan és mennyire általánosan függ össze a parazita átvitel és a mortalitás? A negatív korreláció logikusnak tűnik, mert magas gyakoriságú mortalitás esetén a betegség nem képes terjedni és viszont. Ezt az összefüggést a legtöbb modell megjósolja (11/16a. ábra), azonban viszonylag kevés empirikus adat támogatja. Különösen az evolúciós egyensúly esetén, amikor a gazda és a parazita hosszú időtávon együtt él, csak mérsékelt mortalitás tapasztalható (11/16b. ábra) és a fertőzött gazdák jelentős része meggyógyul. A klasszikus May és Anderson (1983) modellben az R_p -a parazita „rátermettsége” (valójában a parazitapopuláció növekedési rátája), melyet az alábbi összefüggés alapján becsülhetünk:

$$R_p = (t \times f) / (m + g),$$

ahol t az átviteli ráta, f a fogékony gazdák denzitása, m a fertőzés és egyéb okok miatt elpusztult egyedek denzitása és g a gyógyult egyedek denzitása. Ha negatív kapcsolat áll fenn átvitel és pusztulás között, akkor a halálozások száma csak addig növekedhet, amíg az átvitel még meghaladja. Nem meglepő, hogy egy sor emberi fertőző betegség esetén a halálozási arány alacsony.

11.4 A PARAZITA–GAZDA VISZONY ÖKOLÓGIÁJA

Általánosan elfogadott, hogy a paraziták ökológiai jelentősége óriási. Az összes ismert kölcsönhatás kimenetét képesek

befolyásolni, de ezen túlmenően, globális szinten is hatással vannak a molekuláktól a biótáig az evolúcióra és kihalásra. Sokan az élővilág fejlődése hajtóerejének tartják.

11.4.1 Szabályozza-e a parazita a gazdapopuláció dinamikáját?

A parazita–gazda kapcsolat populációdinamikája nagymértékben egyezik a **ragadozó–zsákmány** kölcsönhatásával. Hasonló előfeltételek, Lotka–Volterra egyenletek és logika érvényes. Kivételt képez az, ami a parazita–gazda definícióból következik: a parazita nem öli meg a gazdát, hanem csökkenti rátermettségét, valamint, hogy a populáció szabályozásában fő szerephez a parazita virulencia és a gazdapopuláció aggregált eloszlásának egymáshoz való viszonya jut. Ahogy már említettük természetes körülmények között több (esetleg több száz) mikro- és makroparazita együttes hatását kellene figyelembe venni. Ez nagyon komplex feladat lenne, de általánosságban az mondható – a parazita–gazda viszony sajátosságát kiemelve –, hogy a szabályozás kérdését a **virulencia és a parazita aggregáltságának** mértéke dönti el (Morand és Deter 2008).

Ahogy a ragadozó–zsákmány viszony vizsgálatok, ebben az esetben is a **szabályozás** és **stabilitás** kérdései merülnek fel. A szabályozást a gazdapopuláció méretváltozásán keresztül értelmezzük, amely a parazita-mentes populációmérettől való eltéréssel fejezhető ki. A stabilitás az egyensúlyi populációmérettel függ össze, melyek a ragadozó–zsákmány kapcsolatban különféle feltételek mellett alakulnak ki (a ragadozók közötti intraspecifikus verseny, menedékes zsákmány nullklína stb.). Hatásukra a populációméret időben kivetítve nem, vagy csak csekély oszcillációt mutatnak, vagyis a kisebb, a populációméretet befolyásoló hatások ellenére visszatérnek az egyensúlyi méretekre. A parazita–gazda viszony stabilitása ugyanezek hatása alatt alakul. A szabályozás és stabilitás viszonya a **funkcionális** (aN) és **numerikus** (fN) válaszok mértékétől függ. Elsődleges jelentősége a funkcionális válasznak van, mert mutatja, hogy hány „áldozata” (gazdája) van a parazitának. Hatása megjelenik a numerikus válaszból is, ui. ez jelzi, hogy hány gazda „alakul át” parazitává (a ragadozó–zsákmány analógiával élve, az elfogott zsákmány hányad része allokálódik új ragadozók létrehozására). Ha a funkcionális válasz erős, akkor jelentős oszcillációk keletkezhetnek, vagyis a stabilitás csekély, az egyensúlyi populáció méret alacsony. Stabilitás akkor áll fenn, amikor a populációméret gyorsan visszatérnek egy egyensúlyi helyzetbe.

Se szeri, se száma az emberi vagy más élőlény-populációkat súlyosan érintő járványokról szóló híradásoknak, történelmi távlatokban vagy napjainkban. A járványok, különösen aggregált gazdapopulációk körében, százezres vagy milliós nagyságrendű áldozatot is követeltek. A tipikus járvány egy lappangó, majd exponenciálisan növekvő, végül összeomló fázissal jellemezhető. Egy-egy ilyen esemény azonban önmagában még nem jelenti a gazdapopuláció szabályozását. Ezek mindössze a populációdinamikai kölcsönhatás olyan fázisát jelentik, melyek bevezetik

a populáció szabályozását, vagy a populáció dinamikájában rendszertelenül visszatérnek. Tipikusan ilyen esetnek számít az Ausztráliában gazdaságilag rendkívül fontossá vált behurcolt üregi nyúl (*Oryctolagus cuniculus*). Az 1840-es évektől elterjedt üregi nyúl szinte lehetetlenné tette a mezőgazdasági termelést egyes országterületeken. Az 1950-ben a populációba bocsátott myxomatózis vírus a kórokozóval korábban még nem érintkezett nyúlpopulációkban 99,8%-os mortalitást eredményezett. Néhány évvel később azonban már öt különböző vírus-vonalat tartottak nyilván a természetes nyúlpopulációkban, melyek közül egy vált nagyon gyakorivá. Ez a típus már csak 70-95%-os mortalitást okozott. A későbbi vizsgálatokban megerősödött, hogy nemcsak a nyúlpopuláció fejlesztett ki ellenálló képességet, hanem a vírus virulenciája is csökkent. 1995-ben egy újabb vírust vetettek be, amely az üregi nyulak vérzéses betegségét (RHD = Rabbit Haemorrhagic Disease) okozta. Ezután már nem lehet megállapítani a myxomatózis saját hatásának mértékét. A két specifikus betegség, továbbá az alacsonyabb populációméreteknél már hatékonyvá vált ragadozók, valamint a vektorok megfelelő változtatása, napjainkra egy relatíve szabályozott nyúlpopulációt eredményeztek (Kerr 2012). Kedvező hatások mutatkoztak a regionális állatközösségekben is, például a szürke kenguruk populációmérete hatszorosára növekedett az RHD vírus alkalmazása után. Valószínűsítik, hogy a szürke kenguru és az üregi nyúl között verseny lehetett a táplálékforrásokért. (Lásd még 4.TA2-t is.)

A parazita–gazda kapcsolat eredménye függ az együttélés szorosságától, a parazita virulenciájától, valamint hogy mikro- vagy makroparazita szerepel-e a kapcsolatban (Toft 1986). A virulencia mértéke kritikus jelentőségű a kapcsolatban, mert valamilyen **kompromisszum** szükséges a gazda megbetegítése és az ebből következő esetleges pusztulása, valamint a megfelelően hosszú élettartama között. Ez utóbbi elengedhetetlen a parazita sikeres szaporodása és újabb gazdákra való átjutása érdekében. A kompromisszum valójában a szabályozás és a stabilitás viszonyát érinti.

Ezekben a folyamatokban nagyon fontos a parazitapopuláción belüli (intraspecifikus) verseny. A parazitapopuláció mérete csökken, ha a gazda mortalitása növekedik. **Makroparaziták** tipikusan foltos előfordulásuk következtében, a gazdapopulációnak csak egy töredékében vannak jelen. Amennyiben erős a mortalitást okozó hatásuk, ez csak a gazdapopuláció kis részét érinti, így a hatás a parazitapopuláción jelentősebb, mint a gazdán. Ez az egyensúlyi pontba gyorsabban visszatérő, stabilabb rendszert eredményez. A **mikroparaziták** ezzel szemben több okból is sokkal hatásosabban szabályozzák a gazdapopulációt:

- a parazitaegyedek közötti (intraspecifikus) verseny hatása kisebb, mert még aggregált előfordulás esetén sem az egyedszámuk, hanem a gazda fertőzöttsége, vagy mentesége számít, vagyis az aggregáció előbbi értelemben vett stabilizáló hatása hiányzik;
- az átvitel a virulencia mértékének függvénye és bár a gazda ennek értelmében gyakran elpusztul, mielőtt ez

bekövetkezne, a betegséggel kapcsolatos tünetek mégis biztosítják a másik gazdába jutást, például a kolera bacilusa erős hasmenést okoz, ami a környezetbe- (ivóvíz) jutással a fertőzést fenntartja, így a parazitapopuláción belüli verseny ismét kisebb;

- egyetlen gazdaegyedben több parazita nemzedék is kifejlődhet, ami lehetővé teszi a teljes gazdapopuláció megfertőzését és kipusztítását (11.5);
- a mikroparaziták rövid idejű és immunválasszal összekötött fertőzéseket okoznak, ami késleltetett gazdaválaszt (4.3.3) eredményez és megnöveli annak valószínűségét, hogy a parazitapopuláció stabil határciklus szerint, vagy a lappangás és gradáció állapotok között oszcilláljon.

További tényezők is befolyásolhatják szabályozás–stabilitás állapotokat. Egyik ilyen tényező a **szimbiózis foka**. Például az ekto-makroparaziták (tolltetvek, tetvek, bolhák stb.) gyakran jelentős variabilitást okoznak a gazdapopuláció dinamikájában. Egy másik tényező, hogy ellentétben a ragadozókkal és parazitoidokkal, amelyek elpusztítják a zsákmányt, a paraziták legtöbbször csak **csökkentik a gazda szaporodásának mértékét**. Szembetűnő különbség az is, hogy a ragadozók, illetve parazitoidok és zsákmányaik, illetve gazdáik esetében megfigyelhető **együttes oszcillációk** általában **hiányoznak** a makro- és mikroparaziták intraspecifikus versenye következtében. A stabilitást éppen ez teszi lehetővé, ami egyben csökkenti a szabályozás képességét. Következtetésünk tehát az, hogy **a paraziták kevésbé képesek szabályozni a gazdapopulációk méretét, mint a ragadozók**. Ha egy kontinuumnak képzeljük el a szabályozási képességet, akkor a mikroparaziták valahol közbülső helyet foglalnak el a ragadozók és a makroparaziták között. A legvirulensebbek megközelítik a predátorok hatását, a legkevésbé virulensek pedig a makroparazitákét.

A fentiek ellenére a paraziták, a ragadozókhoz hasonlóan, esetenként ciklusokat képesek generálni gazdáik populációdinamikájában. Az egyik leghosszabb időtartamú és legalaposabban vizsgált nevezetes példa a skót hófajd (*Lagopus l. scoticus*) és fonálféreg parazitájának (*Trichostrongylus tenuis*) csatolt oszcillációja az Egyesült Királyságban (Hudson és mtsai 1992, 1998, Hudson 2005), melyet időbeli késleltettség jellemez. A fajd féltermészetes lápokon él, ahol a vegetációt a csarab (*Calluna vulgaris*) dominálja. Ez az elsődleges tápláléka. A lápos területek használatban állnak, a természetes fajdpopulációba időnként tenyésztett egyedeket is kibocsátanak vadászati céllal. A területet birkákkal legeltetik. A fajdpopulációt számos ragadozó gyéríti, azonban ezek számát a területkezelők korlátozzák. A ciklusok periódusa 5 és 12 év között mozog, melyet időről-időre a populáció teljes összeomlása követ. A maximális populációnövekedést a táplálék minősége határozza meg, az egyedszám-fluktuációkat viszont a természetes ellenségek okozzák. A fajdot parazitáló fonálféreg a vastagbél cékális szakaszában található. A parazitatójások az ürülékkel távoznak. A lárva L3 stádiumtól kezdve ismét a madárban fejlődik, tehát közvetlen, egy-gazdás obligát parazitáról van szó. [A fonálféreg fertőzés következtében a tojó fajdok jellegzetes szagúak, ami az inkubáció

kezdetére megszűnik, mert a céka bezáródik (visszatartják az ürüléküket). Ez csökkenti a ragadozók általi felfedezés valószínűségét.] A fonálféreg kondíciórómlást okoz, csökkenti a szaporodást és ezek a demográfiai hatások, amelyeket csak kismértékű parazita aggregáció kísér, instabilitást, majd oszcillációkat okoznak a fajpopulációban. A populáció összeomlását magyarázó egyik lehetséges mechanizmus tehát a paraziták hatása. Ennek kísérletes vizsgálata során a ciklus kialakulását a fertőzött madarak gyógyszeres kezelésével próbálták megakadályozni. A 10 éven át tartó vizsgálatokban a prevalenciát, az elhullások okait állapították meg és gyógyszeres kezeléseket alkalmaztak.

A vizsgált 2723 madár 99,2%-a fertőzött volt a parazitával. Az elhullott madarak igen magas parazitaszámmal rendelkeztek. A téli mortalitás és a szaporodás szignifikáns korrelációt jelzett a gazdadenzitással és a parazita fertőzés mértékével. A gyógyszeradagolás növelte a téli túlélést és a szaporodás mértékét is.

A **ciklusok** az alábbi körülmények mellett jönnek létre:

- a parazita nagyobb mértékben csökkenti a fajpopuláció szaporodását, mint amekkora mortalitást okoz;
- a parazita alacsony szintű aggregációt mutat a populációban és ez az oszcillációk kialakulása ellenében hat;
- időbeli késés jelentkezik a parazitapopuláció növekedésében (analógia a ragadozó–zsákmány rendszerrel).

Szabályozás akkor keletkezik, ha a parazita hatása a fekunditásra csekély, vagy ha erősen aggregáltan fordul elő a populációban. Míg a reprodukcióra gyakorolt hatás instabillá teszi, addig az okozott mortalitás stabilizálja a rendszert. A késleltetett denzitásfüggés destabilizáló, ami nagyobb amplitúdójú mozgások (stabil határciklus) felé viszi a populációt. A gyógyszeres kezelés megakadályozta a populáció összeomlását, amely időnként a normális ciklus esetén bekövetkezett. Észak-Angliában a fajpopulációk abundanciájának szinkronizációjáért klimatikus faktorok felelősek, amelyek a táplálék minőségén és a paraziták denzitásfüggő hatásán keresztül hatnak (Cattadori és mtsai 2005). A szaporodási ráta variációjának több, mint 60%-ért a táplálék minősége felelős.

A folyamat matematikai modellezésével arra az érdekes következtetésre jutottak, hogy a ragadozók csökkentik a paraziták által okozott oszcillációk kialakulását, mert a legfertőzöttebb egyedeket találják meg (szaguk alapján és a kondíciórómlás miatt), és csökkentve az intraspecifikus versengést, egy általános populációnövekedést eredményeznek. Fontos, hogy az emberi vadászat nem okozza ugyanezt, mert a ragadozóktól eltérően a fajok vadászata nem szelektív hatású, valamint a fertőzési folyamat már a vadászat előtt lezajlott és a paraziták szaporítóképletei a talajra kerülnek, ahonnan a következő évben a fertőzés megvalósulhat.

11.4.2 A parazita–gazda kapcsolat metapopulációs értelmezése

A **metapopulációs koncepció** hasznos eszköz a térben strukturált populációk dinamikájának vizsgálatában. Legegyszerűbb esetben a módosított SIR-modell (11.TA6) kapcsolja össze a

szigetbiogeográfiát és a metapopulációs megközelítést (Grenfell és Harwood 1997). Az ilyen modellezéseknél ún. **térben explicit modelleket** használnak (lásd még 22.TA4). A parazita–gazda viszonyban ezek a modellek két okból is különleges jelentőséghez jutnak. Egyrészt, szoros evolúciós kölcsönhatásban lévő fajok ellenálló képességének és virulenciájának, valamint a mögöttük álló genetikai variációjának **térbeli** dinamikáját vizsgálják, melyet a klasszikus analízisek figyelmen kívül hagynak, másrészt nem egyetlen faj vagy egy közösség populációit, hanem több gazda és több patogén szervezet **interakcióit** veszik figyelembe (Thrall és Burdon 1997). A metapopulációs analízisek elsősorban növényi gazda és patogén viszonyokra irányulnak, melyekben az evolúciós kapcsolat ún. **gén–génért** típusú és a változások reciprok jellegűek. Hasonló evolúciós kapcsolatot az állatfajok körében mindössze a növény–herbivor rovar viszony egyetlen esetében ismerünk. Ez a búza (*Triticum aestivum*) és kártevője, a hesszeni-légy (*Mayetiola destructor*) kapcsolata. A gén–génért viszonyt, azaz minden egyes, a légynek ellenálló búza genotípust mesterséges szelekcióval kapták. Ezek néhány év után elvesztették ellenálló képességüket a léggel szemben, ezért újabb rezisztens genotípust kellett létrehozni. Ez minden esetben egy újabb génterméket (másodlagos növényi anyagot) jelentett, amely gátolta a légylárvák táplálkozását, de egyben a légnél egy új enzim keletkezését is előidézte, amely lebontotta ezt az anyagot.

A térbeli lépték, melyen a gazda és parazita kölcsönhatásba kerül, rendkívül fontos, mert fontos szerepe van mindkét szereplő ellenálló képessége genetikai variációjának fenntartásában a populáción belül és a populációk között egyaránt. A térbeli szerkezet pedig jelentős hatással van a gén–génért típusú reciprok koadaptációs kapcsolat kialakulására és fenntartására. A gazda–patogén kapcsolat dinamikáját a térbeliség legalább két módon befolyásolja:

- (a) a populációk közötti fokozott diszperzió megnövekedett egyedszámhoz és így lokális parazita fennmaradáshoz (perzisztenciához) vezet, és
- (b) a térbeli szerkezet változatossága a koegzisztencia körülményeit megváltoztatja olyan módon, hogy lokális parazita kipusztulások ellenére a patogén változatlanul jelen lehet a metapopulációban. Tekintetbe véve a gazda és patogén fajok nagy életmenet-változatosságát, különböző térléptékek létezhetnek ezekben a metapopulációkban. Ennek megfelelően a gazda és a patogén közötti interakciók típusai is különfélék lehetnek:
 - (1) A patogén dinamikája kisebb térbeli léptéken zajlik, mint a gazdáé. Ide elsősorban a talajban élő patogének tartoznak (*Rhizoctonia*, *Pythium*, *Fusarium* stb. genusok fajtái), melyek közvetlen kontaktussal, micéliumon keresztül vagy vízmozgás segítségével jutnak el a gazdához, vagyis diszperziójuk meglehetősen limitált a gazdanövény szaporítóelemeinek diszperziójához képest.
 - (2) A populációs és genetikai folyamatok azonos térbeli léptéken zajlanak a patogén és gazda esetében is. Tipikusak több termesztett növényfajnál a pollinátorok által átvitt, vagy magával a pollennel vagy maggal terjesztett *Ustilago* üszöggombák.

(3) A patogén mozgásának térbeli léptéke jóval nagyobb, mint a gazdáé. Ide a szél által terjesztett patogének tartoznak (*Melampus* és más rozsdagombafajok).

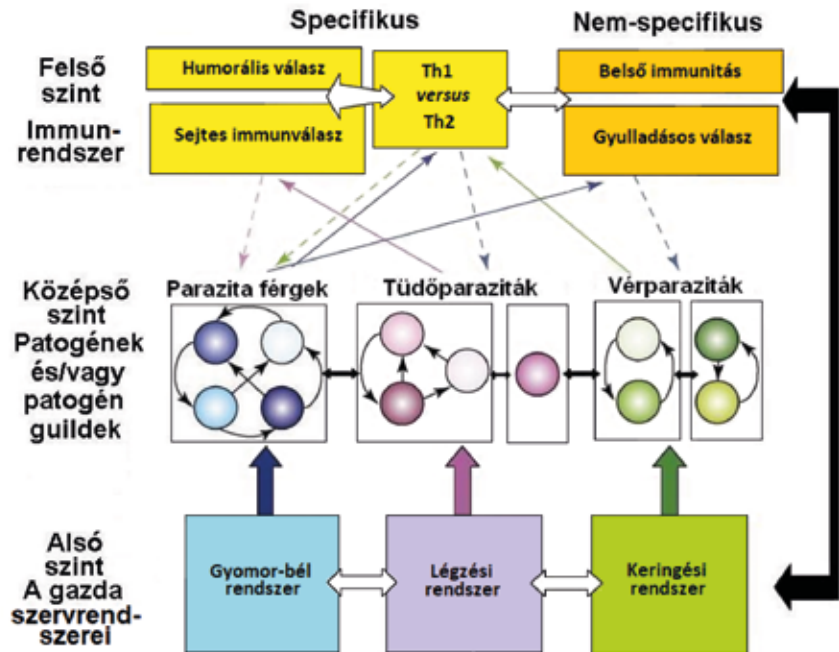
A metapopulációs megközelítés alkalmazható a terület feldarabolódására (fragmentáció) is, amikor egy nagyobb terület kisebb-nagyobb részekre esik szét, melyek között egyes élőlények diszperzióval mozognak, mások a feldarabolódott részekben maradnak. A fragmentáció elméletileg pozitív hatású is lehet, mert csökkentheti a paraziták terjedését, pusztán a fizikai korlátok következtében, ui. kisebb populációkat hoz létre, melyek között a kapcsolat ritkább.

Egy, az emberre ma is veszélyes betegség, a búbópestis metapopulációs szemléletű járványtani leírását a 11.TA7-ben ismertetjük.

11.4.3 Többszörös parazitafertőzöttség

A mikroparaziták által okozott fertőzéseket (a) gyakran a patogének genetikailag eltérő klonális vonalai, és (b) különböző mikroparazita fajok **együttes jelenléte** okozzák. Ezek természetesen befolyásolják egymás hatását, a betegség súlyosságát, lefolyását. A különböző kórokozó fajok között az **interspecifikus verseny** exploitatív és interferencia típusa, valamint a látszólagos verseny (amely valójában nem verseny, 12.5.4) is megjelenhet (Read és Taylor 2001). Az **exploitatív** esetben a szervezet forrásaiért versenyző kórokozó klónok teljesen hasonló igényük miatt kerülnek kölcsönhatásba, bár ez nem kizárt eltérő faji minősítésű parazitapopulációk esetén sem. Az interferencia verseny esetében jól dokumentált *in vitro* eseteket ismerünk, amikor az egyik patogén eliminálja a másikat.

Kísérletesen bizonyították, hogy a rovarpatogén *Steinernema* fonálféregfajok nemcsak károsodásokat okoznak egymásnak, hanem **közvetlen** versengés során elpusztíthatják fajtársaikat és más fajhoz tartozó egyedeket is (O'Callaghan és mtsai 2014). Az állatgyógyászatban néha a védekezést szolgáló vakcinálás helyett inkább fajok közötti kompetitív kizárást alkalmaznak (pl. a *Salmonella* és *Campylobacter* genusba tartozó fajok esetében), amely egyes esetekben gyorsabb és hatékonyabb lehet (Mead és Barrow 1990). A **látszólagos verseny** a legérdekesebb, ebbe ui. a gazdaszervezet „beleszól”, mert az egyik patogén populációméretének növekedése olyan választ vált ki a szervezetből (amit ilyenkor a látszólagos verseny „ragadozójának” tekinthetünk), amely mindkét populációra hatással van. Ilyen, további fertőzést gátló hatása van a malária kórokozójának. Ennek a fajnak a genetikai diverzitása egyike a legtöbbit tanulmányozott eseteknek és az adatok azt mutatják, hogy klónjai gazdán belül is versenyezhetnek. Az idősebb gyermekekben és felnőttekben a fertőzés intenzitása



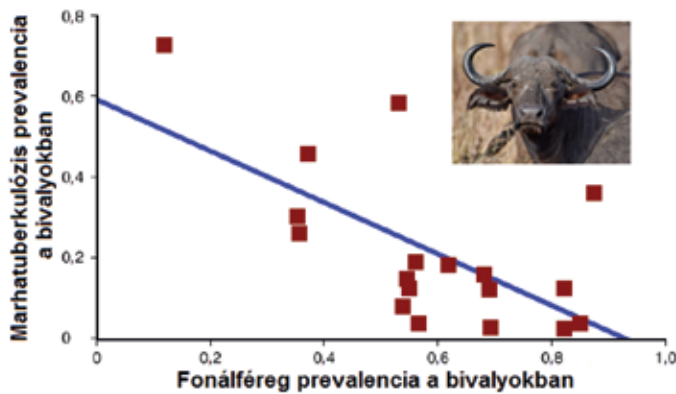
11/17. ábra. Gazdán belüli hipotetikus interakciós parazita táplálkozási hálózat ember vagy háziállatok esetében. A táplálkozási hálózatok szerkezetének megfelelően szinteket különböztetünk meg. A hálózat felső szintjén a szervezet immunrendszere található a „csúcsragadozó” pozícióban, mert az alatta található szintet, a parazitákat „fogyasztja” (eliminálja), melyeket két csoportba sorolhatunk az immunrendszerhez való viszonyuk alapján: specifikus és általános (nem specifikus) választ kiváltók. Ez a szervezet védekezési szintje, amely különféle reakciókkal (immunválasz, gyulladás stb.) semlegesíti, elpusztítja, izolálja a parazitákat. A paraziták képezik az első fogyasztói szintet, melyek egymás hatását erősítő vagy gyengítő (pl. versenyben álló) csoportokat (pl. guildeket) alkotnak. Alattuk a gazda forrása, a „primer produkció” szintje látható, melyeket a paraziták használnak. A valóságban ezek sejt- és szövetszintű kapcsolatokat jelentenek, egyszerűbb azonban a megjelenítésük szervrendszerekkel. A nyílak, ahogy egy táplálkozási hálózatban, az energiaáramlás irányát, horizontális kölcsönhatásokat és az immunrendszer ún. top-down hatásait (szagatott nyílak) mutatják. Th = segítő (helper, h) T sejtek [Pedersen és Fenton (2006) nyomán módosítva].

nem emelkedik a klonális vonalak számának növekedése ellenére sem, vagyis ezek denzitása egymástól függően változik. A magas fertőzöttségű területeken (pl. Szenegál) pedig azt figyelték meg, hogy a genotípusok gyorsan lecserélik egymást. A versenybe, vagy annak látszó folyamatokba nyilván jelentős variációt visz be, hogy a kölcsönhatás teljesen eltérő fejlődési stádiumok között folyhat. Természetesen más eredménye is lehet a többszörös fertőzés ilyen formájának: ha nincs kompetitív kizárás, akkor az átviteli gyakoriság nagyobb lehet. Probléma, hogy a genetikailag diverz fertőzések esetén növekedik a virulencia, mert csökken a gazdán belüli rokonság mértéke a vonalak között. Ismeretes az is, hogy egyes fertőzések (horgasfejű galandféreg, skisztoszomiázis és továbbiak) más fertőzésekre is fogékonyabbá teszik az adott személyt, vagy súlyosbítják a tüneteket, például a vérszegénységet okozó bélparaziták súlyosabbá teszik a maláriás állapotot.

Az egy gazdában egyidejűleg jelen lévő parazita fajok tehát közösséget alkotnak (11/17. ábra), melynek jellemzése a táplálkozási hálózatok szerkezetéhez hasonlóan történhet (Pedersen és Fenton 2007): a gazda a termelő szint, a paraziták közössége az első fogyasztói szint és e fölött a „ragadozó” szintet a gazda immunrendszere és válaszai jelentik. A parazitaközösség a gazdán belül guildeket vagy funkcionális csoportokat alkothat

(21.4.1), kölcsönhatásaikat bottom-up (forrásverseney) és top-down (immunválasz) hatások jellemzik (19.5).

A gazdáiban található mikroparazita-közösségek kölcsönhatására példa a csalitjáró pocok (*Microtus agrestis*) vérparazitáinak (*Babesia*, *Bartonella*, *Anaplasma* genusok fajai) vizsgálata nagy számú (5981) egyedben. Telfer és mtsai (2010) azt a kérdést tették fel, hogy vajon az egyik parazitával kapcsolatos érzékenységet befolyásolja-e egy másik mikroparazita? Az *Anaplasma* fertőzés egy adott időpontban öt fokozattal növelte egy pocokegyed érzékenységét *Babesia*-ra, de lényegesen csökkentette *Bartonella*-ra. Azonban ez fordítva is igaz volt, a *Babesia*-val fertőzött egyed ötször nagyobb valószínűséggel lett fertőzött *Anaplasma*-val.



11/18. ábra. Negatív korreláció mutatkozik a marhatuberkulózis és a fonálféreg fertőzöttség között 18 kafferbivaly csorda (négyzetek) vizsgálata alapján [Jolles és mtsai (2008) nyomán módosítva].

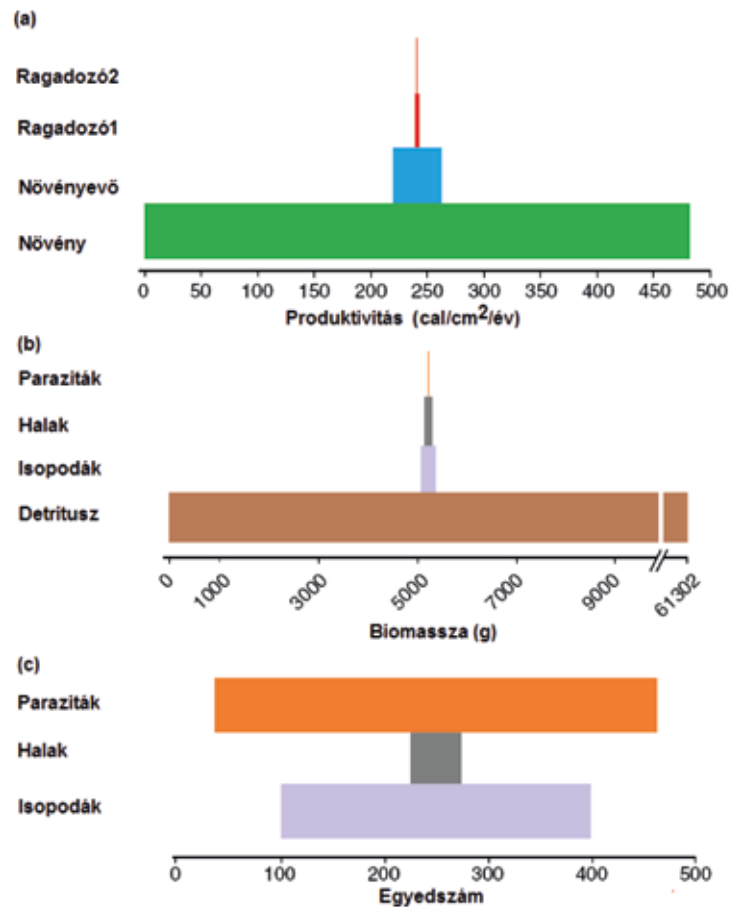
Többszörös fertőzéseket azonban nemcsak mikroparaziták, hanem mikro- és makroparaziták együttese is létrehozhat. Egy érdekes vizsgálat eredményét láthatjuk a 11/18. ábrán. A kafferbivaly (*Syncerus caffer*) tüdőbetegségének prevalenciája, melyet a *Mycobacterium bovis* baktérium okoz, és a bivalyok belében élősködő *Haemonchus*, *Cooperia* és *Africanstrongylus* fonálféreg genusok fajai által okozott fertőzés prevalenciája között negatív korrelációt találtak. A vizsgálatban 18 bivalycsorda 1362 egyede szerepelt, amelyek között 344 nem volt egyik parazitával sem fertőzött, 147 egyed csak tüdőbaj baktériummal, 757 csak férgekkel és 114 mindkettővel. Ez tehát azt a látszatot kelti, mint ha az egyik parazitával fertőzött bivalyok a másik parazitával szemben védettek lennének. A mindkét parazitával fertőzött egyedek mortalitása azonban jelentősen magasabb volt a paraziták szinergista hatása következtében, mint a csak egyetlen parazitával fertőzötteké (Jolles és mtsai 2008).

11.4.4 A paraziták szerepe a közösségekben

Az eddig leírtakból kiderült a paraziták óriási diverzitása, egyed-száma és kimagasló jelentősége. Mégis, ha a klasszikus táplálkozási hálózatokat tekintjük, többnyire még csak meg sem említik ezeket a szervezeteket. A másodlagos fogyasztók szintjén tradicionálisan

csak a ragadozók jelennek meg. A paraziták **közösségökológiai szerepe** viszonylag kevésbé ismert. Felvetődik, hogy lehet-e a parazitáknak külön szintjük, van-e szerepük a közösségek strukturálásában, ahogy azt más (herbivor, ragadozó) fogyasztók esetében találjuk (lásd a közösségökológiai fejezeteket), és általában mi a jelentőségük a táplálkozási hálózatokban?

Szembetűnő tehát, hogy a **táplálkozási hálózatokban** nem találunk külön szintet, amely a parazitáknak felelne meg, bár próbálkozások történtek a táplálkozási hálózatokba való illesztésükre (19.TA5) A gazdával való kapcsolatuk alapján a ragadozókra érvényes „szabályokat” fogadjuk el esetükben is, de ez nem azt jelenti, hogy csak erre az egy szintre sorolhatók be. Valójában minden szintnek van parazitája, amely elméletileg a fölötte lévő szinten kapna helyet, mint fogyasztó. Nem jelentene kivételt a csúcsragadozó sem. A paraziták – kevés kivételtől, mint például az élősködő férgek, eltekintve – nem rendelkeznek összességükben sem jelentős biomasszával (ilyen pl. a mikrobiom). Ugyanakkor, az az energia, amit kölcsönhatásaikban közvetítenek, vagy



11/19. ábra. Elton-féle táplálkozási piramisok. (a) Klasszikus piramis az egyes szintek kalóriatartalmának feltüntetésével (Mendota-tó, Wisconsin, USA), (b) Klasszikus piramis, de biomassa alapján és a parazita szint (buzogányfejű férgek, Acanthocephala) feltüntetésével (Muskingum patak, USA). (c) A Muskingum patak közösségének egyedszámpiramisa. Szembetűnő, hogy a paraziták egyedszáma túllépi a halak táplálékbázisának egyedszámát (1 cal = 4.2 J) [Sukhdeo és Hernandez (2005) nyomán módosítva].

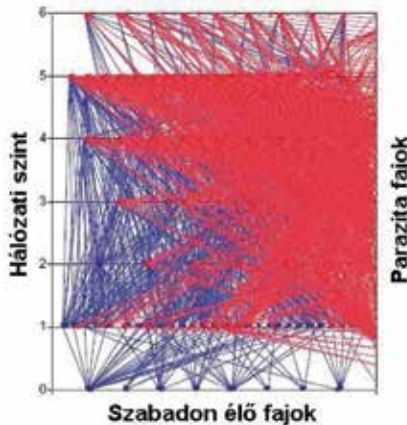
elérhetővé tesznek rendkívül jelentős mértékű, illetve biomasszájuk is összemérhető más közösségekkel egyes esetekben, lásd a *Carpinteria* mocsárról leírtakat (11.1).

A hálózati kapcsolatok tekintetében a **paraziták specializáltsága** sem hagyható figyelmen kívül. Ez a táplálkozási hálózatok szintjén az obligát paraziták esetében kevesebb, a fakultatívaknál több kapcsolatot jelent, ami a hálózat szerkezetére eltérő hatással van. Ennek az előbbieknél a táplálkozási hálózat alegységeinek elkülönülése (modularitás) a következménye: a kölcsönhatások főként az ilyen alegységeken belül és kevéssé közöttük folynak. Az utóbbiak inkább egymásbaágyazottságot (nestedness) okoznak (pl. 7.4.2), ami azt jelenti, hogy a gazdákat nemcsak a specialista, hanem a generalista paraziták is támadják. Mindkét parazita jelenlétében pedig ezek a tulajdonságok egyszerre és fokozottabban jelentkeznek (Poisot és mtsai 2013).

A klasszikus Elton-piramis, amely a táplálkozási hálózatok egyetlen láncra egyszerűsített formája, az élőlényeket energiataartalmuk, biomasszájuk vagy egyedszámuk alapján rendezi egymás feletti szintekbe. A paraziták általában a legfelső szintre kerülnek (11/19. ábra) (Sukhdeo és Hernandez 2005), amely azonban félrevezető, mert egyetlen szintre koncentrálja a parazitákat, holott minden szinten jelen vannak.

A kapcsolatokra figyelemmel, másfajta ábrázolást mutat a 11/20. ábra, amely egy kaliforniai sós-mocsár hatszintes táplálkozási hálózata. A kék vonalak a fogyasztó (ragadozó, herbivor)–zsákmány, a piros vonalak a parazita–gazda kapcsolatokat jelentik. Látható, hogy a paraziták jelentősen megváltoztatják a hálózat belső kapcsolatait (topológiáját) (Hudson és mtsai 2006).

A paraziták lényeges szerepet játszanak a biodiverzitás szabályozásában és a trofikus rendszerek „egészséges” működésében is. Egyre több adat mutatja, hogy a nagyobb parazita fajszámmal rendelkező közösségek hatékonyabban működnek. Ez ellentmondásnak tűnik azzal a korábbi megállapítással, hogy a paraziták tevékenysége csökkenti a rátermettséget. Nemcsak az oldja ezt fel, hogy a teljes trofikus hálózatra érvényes alulról (bottom-up) és felülről (top-down) szabályozott folyamatokat befolyásolnak, hanem például özőndék (inváziós) fajok abundanciáját egyes esetekben csökkentik és ezáltal segítik



11/20. ábra. A kaliforniai *Carpinteria* sós-mocsár táplálkozási hálózatában feltárt kapcsolatok. Valamennyi vonal egy-egy fogyasztó–fogyasztott kapcsolatot jelenít meg. A kék vonalak tradicionális ragadozó–zsákmány kapcsolatokat, a piros vonalak a parazita–gazda viszonyokat jelzik. A ragadozó–zsákmány hálózathoz képest a parazita–gazda hálózat jelentős topológiai eltéréseket (19.TA1) mutat [Hudson és mtsai (2006) nyomán módosítva].

az eredeti közösség fennmaradását. Más esetben, éppen ellenkezőleg, az inváziós faj diszperzióját segítik (lásd alább). Az első esetre példa az a megfigyelés, hogy az invazív parti tarisznyarak, a *Carcinus maenas* parazitáitól mentes, új területen jóval nagyobb egyedszámban fordul elő, mint ahol parazitái is jelen vannak. A második esetben paraziták jelentősen befolyásolják a fajok versenyképességét. A keleti szürkemókusz (*Sciurus carolinensis*) ellenálló a parapox (Poxviridae) vírussal szemben, de hordozója lehet. Európába behurcolva, a vírusra érzékeny endemikus európai mókusz (*Sciurus vulgaris*) élőhelyeiről, elsősorban az Egyesült Királyságban, kiszorította. Ebben a vírusnak jelentős szerepe volt. (Lásd még 12.TA6.)

Az eddigi kutatások azt bizonyítják, hogy a paraziták közösség szerkezetet befolyásoló hatással bírnak (21.1). Tudomásul kell venni azt a tényt is, hogy a paraziták éppen úgy a biodiverzitás tényezői, mint más élőlények, ezért a fajmegőrzés problémája rájuk is vonatkozik, még ha esetükben összetettebb is a helyzet (pl. az okozott betegség miatt).

11.5 GENETIKAI VARIÁCIÓ ÉS EVOLÚCIÓS FOLYAMATOK

A fentiekben láthattuk, hogy a paraziták szerepe a gazdák populációdinamikájának, életmenetének alakításában jelentős (lásd még 11.TA3). Ugyanez mondható el a gazda genetikai vonásainak befolyásolásáról is, gondoljunk például a rezisztens genotípusok szelekciójára. JBS Haldane, a XX. század jelentős populációgenetikusa korán felismerte ezt (Haldane 1949), amikor a következő gondolatot fogalmazta meg: ha a kölcsönhatás a gazda és parazita között elsődlegesen a genotípusoktól függ, akkor alapvetően a parazita felelős a gazda genotípusos variációjának fenntartásáért, amit a természetes populációkban megfigyelhetünk, és ami egyébként gyorsan eltűnne a természetes szelekció következtében. Az állattenyésztésben és a növénytermesztésben a gazdapopulációk genetikai variációival összefüggő kérdések vizsgálata központi jelentőségűvé vált, mert ez előnyt jelenthet az utódok számára a parazitákkal szemben.

Az általános felfogás szerint a **gazda genetikai diverzitása kritikus jelentőségű az ellenálló képesség és a paraziták terjedése szempontjából**. A genetikailag homogénebb gazdapopulációk sérülékenyebbek fertőzésekre. Az önbeporzás és partenogenezis ellenében a virulens patogének a nem rokon vonalak kereszteződésére („kikeresztetés”) szelektálnak, ami a genetikai diverzitás növelését jelenti. King és Lively (2012) modellje azt mutatta, hogy a gazda genetikai diverzitása akkor csökkenti a fertőzés terjedését, ha minden egyes gazda genotípus eltérő parazita genotípusra volt érzékeny (ez a „matching-alleles” modell). Ez azt jelenti, hogy fertőzés nem alakulhat ki és nem söpör végig nagy gazdaállományokban.

Ugyanakkor a parazitapopulációk közötti genetikai differenciálódás is igen jelentős fokú lehet. Az embert megbetegítő

malária kórokozó, a *Plasmodium falciparum*, néhány kilométeres távolságokban is jelentős differenciálódást mutat, ami meglehetősen meglepő állapot egy nagyon mobilis gazdát figyelembe véve. Azonban mégsem egyedülálló, mert egy, a gyíkok körében maláriát okozó faj, a *P. mexicanum*, esetében ugyanezt mutatták ki



11/12. kép. Nyugati sővényleguán (*Sceloporus occidentalis*, Phrynosomatidae)
© G Nafis

Kaliforniában. A nyugati sővényleguán (*Sceloporus occidentalis*) kórokozójának nyolc populációját öt genetikai marker szempontjából vizsgálták és azt találták, hogy 230-400 méteres távolságon belül már jelentős különbségek voltak. Ezzel szemben, a 40 km-nél nagyobb távolságra található gyíkpulációk sem mutattak differenciálódást több mint két marker esetében (Fricke és mtsai 2010). Vagyis egy

általában mozgékony gazda ellenére lokális parazita genotípusok léteztek, aminek egy lehetséges magyarázata az, hogy a fertőzött leguánok nem mozgékonyak.

A **paraziták ritkán okoznak fajkihalásokat** és kevés példát ismerünk, amelyekben a közösségek diverzitását vagy fajgazdagságát befolyásolták volna lokális kipusztulást okozva. Egyike ezeknek a Közép-Amerikában felfedezett *Batrachochytrium dendrobatidis* gombafaj által okozott betegség, amely tömeges mortalitást és a diverzitás jelentős csökkenését okozza a kétéltűpopulációkban (Lips és mtsai 2006). A betegség a globális kétéltű diverzitást is fenyegeti (Fisher és mtsai 2009, Vörös és mtsai 2018). Mások (Harvell és mtsai 2002) egy sor olyan esetet is ismertetnek, amelyekben a fajkihalás vagy ennek fenyegetettsége patogének vagy kórokozók számlájára írható. A klímaváltozásnak is jelentős része lehet ebben az egyedfejlődési sebesség gyorsulása, az áttelelést negatívan befolyásoló tényezők megszűnése vagy csökkenése, a gazdaérzékenység változása, area-expanszió stb. által. A legújabb vizsgálatok szerint a magas hőmérséklet csökkenti a fertőzés esélyét a kétéltűeknél. A környezeti hőmérséklet mesterséges emelésével rövid távon, a klíma melegebbé pedig hosszabb távon csökkentheti a kétéltűpopulációkra nehezedő patogénnyomást (Hettyey és mtsai 2019).

A parazita–gazda viszonyt tárgyaló munkákban hosszú idő óta jelen van a parazita „degenerálódásának” felfogása, amely a specializálódott életforma következménye lehet. Ma ezt a kifejezést elkerülik, de a parazita genomikai és morfológiai

megváltozásának, elsősorban a **genom redukciójának** ténye valóban fennáll. Például amikor a baktériumok a szabadon élő életformából permanens parazita–gazda asszociációba mentek át az evolúció során, jelentős genomméret és DNS csökkenés történt (Moran 2002). Komplet baktérium genom szekvenciák azt mutatják, hogy obligát parazitáknál és szimbiontáknál is, az extrém genomméret csökkenés jelentős mértékben befolyásolja a parazita evolúciós irányát és a metabolikus képességet. Genomméret-csökkenést mutatnak baktériumok (mikoplazmák), rickettsiák, rovarok szimbiontái (pl. *Buchnera aphidicola*), parazita spirochaeták (pl. *Borrelia*). A baktérium genom főként kódoló génekből áll, a szabadon élő baktériumok 1500-6000, a patogének gyakran csak 500-1000 fehérjét képesek kódolni. Ez valószínűleg azért van, mert a patogén baktériumok sok fehérjét a gazdától „szereznek” meg, valamint a nem „használt”, funkciójukat veszített gének kiszelektálódhattak. Másrészt, funkciónyereség is előfordul, például a horizontális génátvitel gazdák között, ami a virulencia mértékét jelentősen befolyásolja. Nem méretbeli, hanem funkcionális genomredukció figyelhető meg az álomkór (*Trypanosoma* genus fajai) kórokozóknál is (Jackson 2015).

A parazita életmódú fonál- és laposférgek között már 34 faj teljes genomját ismerik. A nem parazita, valamint a növényeken és állatokon élő parazita fonálférgek különböző filogenetikai vonalakon fejlődtek, ezzel szemben a parazita laposférgek egyetlen vonalat képeznek (Neodermata kládusz) és valamennyi fajuk állatfajokon élősöködik. Az összes parazita faj esetében vannak közös vonások (konvergencia), ezek főleg az egyszerűsödött morfológiában, az érzékelés és idegrendszeri reprezentáció redukciójában nyilvánulnak meg. Extrém morfológiai redukciók főleg a laposférgeknél találhatók, ahol az evolúciós változások során a bélrendszer, vagy érzékszervek elvesztése mutatható ki. A genomok összehasonlítása azt bizonyítja, hogy a két csoport lényegesen különbözik a parazita életmódhoz való alkalmazkodottság tekintetében, és az endoparazita laposférgek meglepő metabolikus képességvesztéseket mutatnak, összehasonlítva a fonálférgekkel (pl. kofaktorok, vitaminok szintézisének, vagy a felületi antigének megváltoztatásának hiánya, amit azonban más, a gazda immunrendszerét moduláló mechanizmus helyettesít) (Zarowiecki és Berriman 2015). Mások szerint a morfológiai és fiziológiai redukció azonban nem általánosítható a parazitákra, mert új érzékszervek, a test rögzítéséhez szükséges morfológiai képletek, enzimek, táplálkozási módok, a horizontális génátvitel és más evolúciós „újítások” jelentek meg.

11.TA1 A SIR-MODELL

A SIR-modell (Fogékony–Fertőző–Ellenálló) egy fertőző betegség terjedését írja le a gardapopuláció időben folytonos szaporodása esetén (Anderson és May 1991, közlik Earn és mtsai 2002). A modell háromféle egyedet vesz tekintetbe: fogékonyak (susceptible, *S*), betegek/fertőzők (infectious, *I*) és gyógyuló vagy ellenálló (recovering/resistant, *R*). A három kategória között állandó egyed-áramlás („kicszerélődés”) van, ahogy az egyedek állapota változik. Ez a modell abban különbözik egy másik hasonló modelltől (SIS, Fogékony–Fertőző–Fogékony), hogy a SIR-modellben a fertőzés elvileg megszakad, mert az egyedek eleve ellenállóak voltak, vagy azzá váltak a fertőzést követően, a SIS-modellben, viszont a fertőzés után ismét fogékonyak lehetnek.

A SIR-modellben a fogékony egyedek (*S*) száma időben a következőképpen változik:

$$\frac{dS}{dt} = rN - (\beta I + m)S,$$

ahol *r* a populáció növekedési rátája, *N* a populáció mérete, *β* az átviteli gyakoriság, *I* a beteg/fertőző egyedek száma és *m* a mortalitási faktor.

A beteg/fertőző egyedek száma (*I*) a fogékony egyedek függvényében változik:

$$\frac{dI}{dt} = \beta IS - (g + m)I,$$

ahol *g* a meggyógyuló (túlélő és rezisztenssé váló) egyedek száma, amit a fertőző–fogékony kölcsönhatásból, a hozzáadódó elpusztultak számával együtt le kell vonni.

A rezisztensek (*R*) száma egyszerűen a betegek/fertőzők közül túlélők és a betegség alatt elpusztultak különbsége:

$$\frac{dR}{dt} = gI - mR.$$

E helyütt nem foglalkozunk a virulencia matematikai modelljeivel, melyek az alábbi közleményekben részletesen kerülnek bemutatásra: Frank (1996), Day (2001), Gandon és mtsai (2001), Day és Proulx (2004), Alizon és van Baalen (2008) és Osnas és mtsai (2015).

11.TA2 KÖLTÉSPARAZITIZMUS

A költésparazitizmus (KP) nagyon változatos formákban jelenhet meg (11.1). Talán a legismertebb költésparazita faj az európai kakukk (*Cuculus canorus*). Magyarországon számos gazdafaja (dajkafaja) ismert, a két leggyakoribb a vörösbegy (*Erithacus rubecola*) és a nádirigó



11/13. kép. Vörösbegy (*Erithacus rubecola*, Muscicapidae)
Fotó: Michi Gábor



11/14. kép. Magyarországon az európai kakukk gyakori gazdafaja a nádirigó (*Acrocephalus arundinaceus*, Acrocephalidae)
Fotó: Török Miklós

(*Acrocephalus arundinaceus*). A kakukk költésparazitizmusa súlyos rátermettség-csökkenést eredményez a gazdánál: a parazitált fészkekből csak a kakukk fióka repül ki, a dajkamadár utódai mind elpusztulnak. A KP hatása tehát negatív a gazdafajra, még akkor is, ha annak fiókái nem pusztul-

nak el a fészkekben, hanem együtt nevelkednek a parazita fiókéval és ki is repülnek. A gazdaszülők rátermettsége ilyenkor is csökken, ha másért nem, akkor az extra energiaszükséglet következtében, amellyel az idegen utódokat gondozzák. A költség megjelenhet intragenerációs, a gazdaszülők túlélésének vagy szaporodásának csökkenésében, vagy intergenerációs az utódaik „minőségének” romlásában, ami az utódoznál is a túlélés vagy szaporodás csökkenését jelentheti. Ritkán pozitív is lehet a KP résztvevőinek kapcsolata, vagyis nem parazitizmusnak, hanem inkább mutualizmusnak nevezhető. Például a Közép- és Dél-Amerikában honos óriás gulyajáró (*Molothrus oryzivorus*) a kolonialis fészkelő és hatalmas függőfészkeket építő, ugyanabba a családba tartozó kacikák, például a sárgafarkú kacika (*Cacicus cela*) fészkeibe helyezi tojásait. A gazdafajok fiókáit rendszeresen parazitálja a *Philornis* genusba tartozó legyek, melyeknek lárvái – a bőr alá fúrva magukat – elpusztítják a fiókákat. Ha a kacikák olyan fákon fészkelnek, amelyekre méh vagy darázs-fészkek is van, akkor a légyfertőzés kisebb fokú, de nem marad el. Az óriás gulyajáró által parazitált fészkekben a fiókák együtt nevelkednek a gazdákéival és rendszeresen eltávolítják a parazita légy tojásait és nyúveit a gazdafiókák-



11/16. kép. Óriás gulyajáró (*Molothrus oryzivorus*, Icteridae)
© Charles J. Sharp

ról, amit azok nem tesznek meg. A gazda fiókaprodukcója így akár háromszorosa lehet annak, ami a gulyajáró fiókáinak jelenléte nélkül várható (Smith NG 1968). A nyereség így túllépi a KP-ból származó költségeket.

Nem minősülnek KP-nak azok az esetek, amikor a gazdafészkekbe mimikri segítségével vagy más módon bejuttatott parazita utódok a gazdafaj szaporulatát fogyasztják, vagy csak a gazda gondozását veszik igénybe. Ebbe a csoportba



11/15. kép. Európai kakukk (*Cuculus canorus*, Cuculidae) fióka nádirigó (*Acrocephalus arundinaceus*, Acrocephalidae) tojást távolít el a fészkekből
© M. Honza, doi: 10.1371/journal.pone.0007725.g001



11/17. kép. Sárgafarkú kacika (*Cacicus cela*, Icteridae)
Fotó: Török János

tartoznak a hazai és más földrészekon honos nünükéfajok (Meloidae) (5.TA5 és 16), a hozzávetőleg 5000 boglárkalepkefaj közül kb. 200, vagy a szoliter méhfajokat (pl. *Osmia*, *Megachile*) parazitáló „kakukk-méhek”. Ezeket ragadozó–zsákmány kapcsolatnak (költéspredáció) tekinthetjük. Egy részük még az agresszív mimikri (15.3.2.2a) körébe is sorolható.

A nagyjából 10 ezer madárfaj kb. 1%-a folytat KP életmódot, de ilyen kapcsolat előfordul sok bölcsőszájú halfajnál, a kétéltűek körében és számos rovarfaj esetében. Az emlősök között nem ismertek költésparazitizmusnak tekinthető esetek, valószínűleg a testben zajló utódfejlődés hozzáférhetlensége következtében.

A madarak filogenetikai kapcsolatai azt mutatják, hogy legalább hét madárcsoportban, egymástól függetlenül alakult ki ez az utódnevelési viselkedés. Két változatát különböztetik meg: **fakultatív** (alkalmi) a KP, ha csak bizonyos körülmények hatására jelenik meg (kizárólag fajtások között ismert). **Obligát** a KP, ha genetikailag rögzült és a parazita másként nem tud szaporodni. Alcsoportokat képeznek az **intra-** és **interspecifikus** KP. Az első esetben, egy már meglévő fészkelőhelyre raknak további tojásokat fajtárs tojók, például fészkelőhelyek vagy a táplálék szűkössége következtében. A költőhelyek korlátozott száma miatt a récefajok intraspecifikus KP-je olyan mértékű, hogy a fészkek 100%-a parazitált és némelyikben 50 tojás is lehet. A táplálékért való vetélkedés, például a temetőbogaraknál (*Nicrophorus* sp.) (14/25.kép) azzal végződik, hogy a teteget sikeresen birtokló nőstény bogár nemcsak a saját, hanem a vetélytárs néhány utódját is felneveli (Müller és mtsai 1990). Az interspecifikus változat az általánosan elterjedt és a feltételezések szerint a intraspecifikusból fejlődhetett ki. Hasonló következtetés érvényes a fakultatív és obligát változatokra is.

A KP egy sor viselkedési, fiziológiai, genetikai és evolúciós változást eredményezett a parazita fajokban, amelyek áttekintése madárfajokkal célszerű, mert ezt a taxont vizsgálták a leggyakrabban (Feeney és mtsai 2014).

11.TA2.1 A tojások lerakása előtti események

Mindkét félre vonatkozik a másik résztvevő faj sikeres **felismerése**. Ebben tanult és öröklött faktorok játszanak közre. A naiv gazdaszülőknek jelentős segítséget jelent a **szociális tanulás**. A nem rejtőzködő, esetleg a fészkekbe erőszakosan behatolni próbáló parazita faj egyedét intenzíven zavarják, sokszor fizikai összetűzések is tapasztalhatók. Ennek megfigyelése és a későbbi



11/18. kép. A kis mézkalauz madár (*Indicator minor*, Indicatoridae) erőszakos tojásrakási kísérlete a gazdafaj (*Lybites torquatus*, Lybidae) erőteljes ellenállására talál © Claire N. Spottiswoode, doi: 10.1126/science.1247758

részvétel fontos a naiv szülők számára. A **fészkek** helye, típusa és annak építési módja (szűk bejárat, hosszabb, a fészkekhez vezető kürtő stb.) hatékonyan akadályozhatja a KP bejutását. A parazita fészkekbejutási sikerességét segítik: a gazda megfigyelése és távolmaradásának hatékony kihasználása, a

KP egyed rejtőzködő viselkedése, vagy mimetizálás más fajokkal. Például az európai kakukk tollazatának mintázata és a madár színe, testmérete és magatartása hasonlít a területen is megtalálható ragadozómadár-fajokéhoz (pl. karvaly, héja), ami segíti a gazda távoltartását a fészektől. Szintén a parazita tojásrakását megelőző esemény a gazda már lerakott néhány tojásának összetörése, illetve legalább egy tojás eltávolítása.

11.TA2.2 A parazita tojásrakását követő események

A gazdafajoknál viselkedési adaptációk segítik a parazita tojásának felfedezését. A felismerésben többféle mechanizmus működhet. A két leggyakoribb: a) öröklött képesség a sajáttól eltérő tojás felfedezésére, amelyben egy belső templáttal való összehasonlítás működik, b) a „gyanús” kinézetű tojás felismerése (diszkordancia hipotézis). Moskát és mtsai (2010) a nádírigó (*Acrocephalus arundinaceus*) tojásvisszaautasító magatartását vizsgálták barna festékfoltokkal színezett tojásokkal és azt tapasztalták, hogy mindkét mechanizmus szerephez jut, valószínűleg azért, mert egyik sem tökéletesen hatékony. A madár nagy pontossággal ismeri fel és utasítja el a kakukk tojásait, ha egyetlen kakukktojás van a fészkekben. Ugyanakkor, ha több különböző számú és színezetű idegen tojás van jelen, akkor a diszkordancia a kisebbségben lévő tojások ellenében működhet. Kísérletek azt mutatták, hogy a belső templát használata biztosítja ilyenkor a jó döntést (Bán és mtsai. 2013).

A tojásvisszaautasítás tényleges módja lehet: kidobás a fészekből, „eltemetés” újabb fészkekanyag behordásával, a tojás kilyukasztása, lábakkal való eltávolítás, vagy a fészkek végleges elhagyása. Az idegen tojás(ok) visszaautasítása akkor különösen erős, ha a saját tojások lerakása még a kezdetén tart, viszont ha már teljes a fészkelj, akkor gyengébb a visszaautasítási hajlam. Természetesen az összes visszaautasítási magatartásfajta mögött az idegen (más tojótól származó) fiókák felnevelésének elkerülése áll. Ez még intraspecifikus KP esetén is igen erős. Például az afrikai strucc (*Struthio camelus*) fészkebe több tojó is rak tojásokat. Mind a kotló hím, mind pedig a versenytárs tojók rendszeresen megvizsgálják a tojásokat és a vélhetően nem tőle származókat a hím, a vetélytársak által lerakottakat pedig a tojók a fészkek periferiájára lökdösi, ahol azok elpusztulnak (Bertram 1992).



11/19. kép. Kotló strucc (*Struthio camelus*, Struthionidae) a fészken © Alina Zienowicz

A parazita tojásának eltávolítására egy sor „ellenlépés” evolválódott. Leggyakoribb a tojás színével, mintázatával, méretével, alakjával összefüggő mimikri. A parazita fajban rasszok (gentes) szelektálódnak, ha több eltérő tojásmintázatú gazdafajt is parazitál. A legkiterjedtebben vizsgált KP faj az európai kakukk, amelynek 16 rasszt tételeznek fel a tojók között (Avilés és Møller 2004). Ezzel kapcsolatban két figyelemre méltó részlet említhető: a) a tojórasszok lokális gazdapreferenciát mutatnak, amelyet generációk során megőriznek, és b) több gazdafaj



11/20. kép. Horsfield-rézkakukk (*Chalcites basaloides*, Cuculidae)
© J Van Doorn

parazitálása esetén is nagyfokú a tojáshasonlóság. Az európai kakukk hímegek azonban nem képeznek rasszokat és bármelyik rasszhoz tartozó tojával párzanak.

A felsímerés nehezítését célzó tojásálcázási módok változatosak és nem kötődnek feltétlenül a mimikrihez. Az ausztráliai Horsfield-rézkakukk (*Chalcites basaloides* [jelenleg *Chrysococcyx*]) az

odúköltő fajok fészkeibe sötétszínű tojásokat rak, amelyeket „lát-hatatlan” jellegük miatt jóval nehezebb felismerni. Ismét mások az ún. maffia-startégiát követik, ami a gazda fészkeinek elpusztítását jelenti, ha az a KP tojásait eltávolítja. Ez megköveteli a gazdafészkek folyamatos ellenőrzését a KP faj részéről.

11.TA2.3 A fiókastádium alatti események



11/21. kép. Frissen kelt mézkalauz madár (*Indicator indicator*, Indicatoridae) fiókájának horgas a csőre, amely segíti a gazdafióka elpusztításában
© C.N. Spottiswoode és J. Koorevaar (2011), doi:10.1098/rsbl.2011.0739

A gazda részéről a védekezés módjai a költés elhagyásától, az alacsonyabb minőségű táplálékkal történő etetésen át az idegen fióka elpusztításáig, széles skálán mozoghatnak. Ugyanakkor a parazita fióka kétféle stratégiát követhet: a) korábban kikel, mint gazdafiókák (ez az európai kakukk KP tojó testében történő előinkubációnak az eredménye) és eltávolítja a gazdatojásokat, vagy az utána kikelő gazdafiókákat, esetleg megöli azokat, mint ahogy a fekete-torkú mézkalauz (*Indicator indicator*) madár fiókája teszi és, b) együtt fejlődik a gazda fiókáival. De az is előfordul, hogy a KP fiókái fészek-hagyók, mint például a récefajoké (ilyen az obligát KP kakukkréce, *Heteronetta atricapilla* is) és a kikelés után azonnal elhagyják a gazdafészket, önállóan táplálkoznak, így viszonylag kisebb a gazdára nehezedő teher (Lyon és Eadie 2004).



11/22. kép. *Vidua macroura* (Viduidae) költésparazita (balra) és *Estrilda astrild* (Estrildidae) gazdafaj (jobbra) fiókájának szájmintázata
© Justin G. Schuetz (2005), doi:10.1016/j.anbehav.2005.01.007

Az etető szülők manipulációja természetesen a fióka-stádium időtartama alatt is zajlik. A parazita *Vidua*-pintyek fiókái az *Estrilda*-pintyek fiókáival együtt növekednek és torokjmintázatával megegyezik a gazdafiókákéval. Hauber és Kilner (2007) szerint – a korábbi felfogással ellentétben – az azonos, sőt a parazita faj fiókái esetében erőteljesebben megjelenő torokjmintázat a szülőket az etetési intenzitás növelésére serkenti. A szerzők szerint a gazdafiókák utánozzák a parazita fiókák torokjmintázatát és nem fordítva!



11.TA2/1. ábra. A cserregő nádiposzáta (*Acrocephalus scirpaceus*) fiókája és egy teljes fészekalj, valamint a költésparazita európai kakukkfióka (*Cuculus canorus*) hangjának összehasonlítása (szonogram). A hangfelvételek kb. 2,5 sec hosszúak, a középső felvétel laboratóriumban készült egy órával az etetés után. Látható, hogy a kakukkfióka hangja (alsó ábra) sokkal gyorsabb impulzusokból áll, mint az egyedi nádiposzáta fiókáé. Egy hét elteltével egyetlen kakukkfióka hangja egy teljes nádiposzáta fészekalj „hangtömegének” felel meg [Davies és mtsai (1998)].

Az európai kakukk fiókája a vizuális és vokális jelek integrálásával kényszeríti fokozott etetésre a gazdaszülőket. Az egyik a torok mérete és színezete, a másik a gyorsabb kéregető hang (melynek hangereje egy hét elteltével egy teljes gazdafészekalj-jét is elérheti) és együttesen erős kényszer a magas etetési ráta fenntartására (11.TA2/1. ábra). Kilner és mtsai (1999) azt is kimutatták, hogy a megnövekedett kéregetőhang intenzitás egy-magában elégséges a gazdaszülők fokozott táplálékfordásához.

11.TA2.4 A költésparazitizmus evolúciós vonásai

A KP tanulmányozása során keletkezett óriási mennyiségű irodalom leginkább a két fél **koevolúciójáról** szól. A populációs kölcsönhatások evolúciós kérdéseivel egy külön fejezetben foglalkozunk (17. fejezet), ezért itt csak egyetlen jelentős észrevételünk van. Elsősorban az európai kakukk parazitizmusát leíró részekből már láthattuk, hogy rasszok képződhetnek, amelyek esetében nem kizárt, hogy valamikor az evolúciós folyamatban önálló fajokká válnak. Egyelőre azonban ilyen nagy evolúciós léptékű

(makroevolúció) változásokról nincs tudomásunk és a leírtak szerint zajló „fegyverkezési verseny” lépései, amely során a gazda védekezési repertoárja egyre bővíthet, amire a költésparazita újabb „trükkökkel” válaszol, az adaptív (mikroevolúció) változások körébe sorolhatók. Mindezek ellenére a tudományos irodalom koevolúcióról értekezik, amelynek – szigorú értelemben vett – feltételeit (17.1.2) ezek a jelenségek nem teljesítik.

Fontos azonban még néhány gondolatot megemlíteni a KP specializáltságáról. Ezt a kérdést a 2.5-ben és a növényevő szervezetekkel összefüggésben (17.TA2) részletesebben tárgyaljuk. Az egyik elterjedt felfogás szerint a specialista fajok a generalistákból alakulnak, de a továbbiakban maguk is specialista fajokat eredményeznek filogenetikai értelemben, mert csak nagy ritkán van lehetőségük a genetikai programból „kitörni”, vagy ahogy Futuyma és Moreno (1988) írják: „az addigi evolúciójuk fogjai”. Ugyanezt közvetíti a niche konzervativizmus elmélet is. Egy újabb elmélet szerint (Nylin és mtsai 2014) azonban a specialista és generalista állapot ciklikusan változik, tehát megvan az esély arra, hogy egy specialistából generalista legyen és fordítottan is. A KP-t tekintve egyes fajok, mint a korábban említett Horsfield-rézkakukk, meglehetősen specializált a gazdák választásában. Ezzel szemben a barnafejű gulyajáró (*Molothrus ater*) nem válogatós és kb. 40 gazdafajt parazitál. Medina és Langmore (2016) egy újabb felfogást képvisel: szerintük új fajok szélesebb ökológiai toleranciával rendelkeznek, és csak idővel válnak specialistává, és a KP éppen ezt bizonyítja. 34



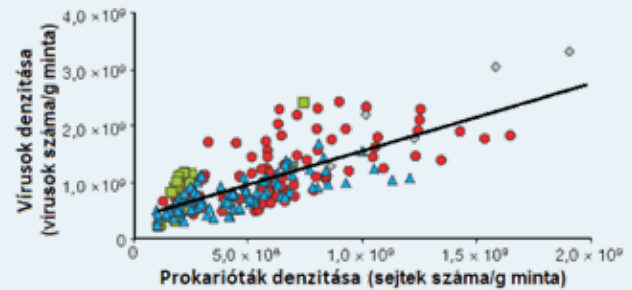
11/23. kép. Barnafejű gulyajáró (*Molothrus ater*, Icteridae)
© Jack & Holly Bartholmai
eBird S42423037 Macaulay Library
ML 84247171 <https://ebird.org/>

költésparazita és 383 gazdafaj alapján egy filogenetikai indexet számoltak, ami azt írta le, hogy az adott leszármazási vonalon a gazdafajok milyen távolságra vannak egymástól. Ha az index nem rokon, diverz gazdakört jelölt, akkor a parazita generalistának számított. Figyelembe vették a testtömeget is, mert véleményük szerint a nagyobb testtömeg a gazdák szélesebb körének felel meg és szintén generalizációt jelent. A szerzők azt a következtetést vonták le, hogy a filogenetikailag fiatalabb fajok kisebb testtömegűek és specializáltabbak, mint az idősebbek.

11.TA3 AZ EGYES NAGYOBB TAXONOK PARAZITÁI

11.TA3.1 A prokarióták parazitái a tengeri anyagforgalom fontos elemei

A prokarióták elsődleges parazitái a vírusok. Vírusok a legváltozatosabb környezetben, azonban kizárólag élő sejt anyagcseréhez kötve léteznek. Ökológiai szempontból nemcsak betegségkórokozóként fontosak, hanem az ökoszisztémák energia- és anyagforgalmában



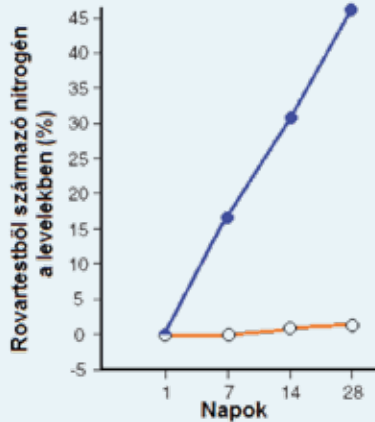
11.TA3/1. ábra. A mélytengeri prokarióták és vírusok denzitása pozitív korrelációt mutat. A négy eltérő színű és alakú jel két óceánban és két tengerben gyűjtött összesen 206 üledékmintát jelöli [Danovaro és mtsai (2008) nyomán módosítva].

betöltött szerepük is jelentős (24.TA11). Például a tengerekben és óceánokban a mélységi bentikus környezetben meghatározó szerepük van, az autotrof prokarióta produkció 80%-os csökkenéséért felelősek. A mélységi üledékekben a prokarióták és vírusok denzitása pozitívan korrelál (11.TA3/1. ábra). A vírusok által okozott prokarióta mortalitás a tengeri mélységgel növekedik: 16% a partközeli, 64% a mezopelagikus (>160-1000 m) és 89% az 1000 m-nél mélyebben található üledékben, vagyis a detrituszba kerülő prokarióta szerves anyag mennyiségét globálisan meghatározzák (Danovaro és mtsai 2008). A heterotrof prokarióták legjelentősebb csoportja a baktériumok. Sok fajuk parazitaként él más élőlényekben (pl. a kolera bacilus).

11.TA3.2 Állatok parazitái

A különböző állatfajokon élő, rendkívül diverz mikro- és makroparazita együttesekből csak példákat említünk. A nagytestű afrikai kérődzők egyetlen egyedében akár 36 sporozoofaj (*Sarcozystis*) is lehet, melyek túlnyomó többségükben különféle ragadozó gazdafajokra specializálódtak és a ragadozó kondíciójának súlyos leromlását okozzák, ami a fiatalok körében pusztulással is járhat. A végső gazdába, a ragadozó emlősökbe a köztes gazda (zsákmány) elfogyasztásával jutnak be a sporozoák. A ragadozók ürülékéből legyek és más rovarok közreműködésével kerülnek vissza a vegetációra, és onnan ismét a legelésző köztesgazdába kerülhetnek (Seilacher és mtsai 2007). Emlős gazdáknak (emberben is) tüdőgyulladást okoznak a *Histoplasma capsulatum* és *Coccidioides* mikrogombafajok konidiumai, melyek a talajból a légzőszervekbe jutnak (Gauthier 2015). Finnországban, három, a *Sorex* genusba (1/8. kép) tartozó cickányfajban 4 trematoda-, 14 cestoda- és 5 nematodafaj fordult elő (Haukisalmi 1989). A tengeri halfajok ektoparazitái is jelentős faj- és egyedszámmal tűnnek ki: 112 halfaj 5666 egyedén átlagosan 4,3 faj élősködött a kopoltyúin vagy fejen 1-1000 egyedszámban. Egyetlen halfaj egyedein akár 27 parazita faj is előfordult, melyek többsége erre a halfajra specializálódott! Egy nagyobb áttekintés (Rohde 2005) azt mutatja, hogy mintegy 14 000 tengeri halfajon több mint 150 000 parazita faj élhet, azaz kb. 10 parazita faj jut egy halfajra. Az összes gerincesfajon előforduló kb. 300 ezer parazita faj valószínűleg jókora alábecslést jelent. Például a laposférgek

(Platyhelminthes) 80 ezer faja közül a becslések szerint legalább 65 ezer parazita. A rovarok sem kivételek paraziták általi fertőzöttség tekintetében: a lepkefajokban legalább háromféle vírus okoz mortalitást a lárvastádiumokban (☞ sejtmag poliéder vírus, ☞ granulózis vírus és az ún. irideszcens vírus csoport, mely utóbbiak között legalább 30 vírust tartanak nyilván), de a házi méhből is 13 külön-



11.TA3/2. ábra. A *Panicum virgatum* (Poaceae) fűfaj gyökereiben élő *Metarhizium robertsii* endoszimbionta, egyben rovarpatogén gombafaj az elpusztított rovar (viaszmoly, *Galleria mellonella* lárva) testéből nitrogénhez juttatja a gazdanövényt. A közvetített nitrogén mennyiségét a kék színnel jelölt pontok és vonal mutatja. A nyitott körök és a narancssárga vonal a rovarlárva nélküli N-felvételt jelzik. Az ábra rámutat sok mikrogomba kettős funkciójára: mutualista szimbionták a növény számára és entomopatogének a rovarokra nézve [Behie és mtsai (2012) nyomán módosítva].

amely a denevérbárály falán bábozódik és a kikelő légy ismét denevér gazdát keres. 138 denevérfajon összesen 102 légyfajt találtak, 96 denevérfajon egy vagy több légyfaj is élősködött és a *Carollia perspicillata* denevéren 31 légyfajt azonosítottak (Bordes és mtsai 2008). A kullancslegyek (Hippoboscidae) családjának fajai gyakori élősködők emlősökön (pl. a szarvaslégy) és madarakon. Szívásukkal jelentős vérvesztést okozhatnak és alkalmanként más kórokozók (pl. encephalitis vírus) vektorai. Kaliforniában végzett vizsgálatok szerint a nyugati erdei bagoly (*Strix occidentalis*) 382 egyedéből 62 madáron 148 kullancslegyet találtak (Young és mtsai 1993). A kullancslegyek tolltetveket (17/13. kép) és atkákat is „szállítanak” gazdaegyek között. Szőlősi és mtsai (2011) kilenc európai populációban vizsgálták a kék cinege (*Cyanistes caeruleus*) 476



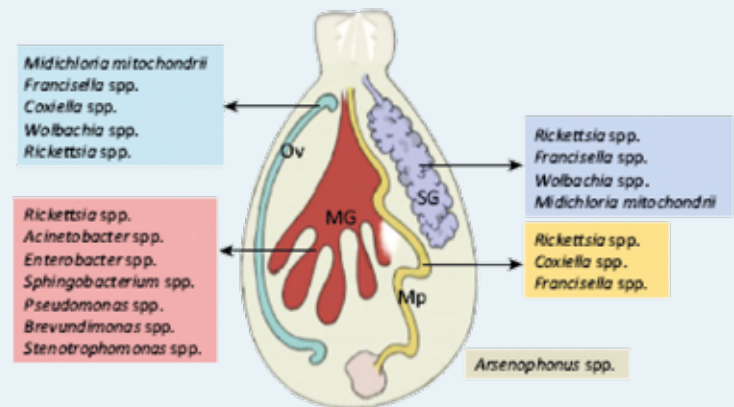
17/13. kép. Seba-rövidfarkú denevér (*Carollia perspicillata*, Phyllostomidae) gyümölcsökkel táplálkozik © Burton K. Lim in: Alonso LE és mtsai. (2016)

felőtt egyedét madármalária (*Parahaemoproteus* és *Plasmodium* genusok fajai) előfordulására. Az ún. vérparazita kórokozók prevalenciája 30,5 és 100% között volt a vizsgált populációkban. A madarak tolltetveit két nagy csoportba sorolhatók: Amblycera és Ischnocera. Az előbbieket a testfelületen mozognak és vérrrel táplálkoznak az új tollkezedeményekből, az utóbbiak főleg a fedőtollakon találhatóak és a kifejtett tollakat fogyasztják (Møller és Rózsa 2005). A vérszívó ektoparaziták (kullancsok, szúnyogfajok) rendkívül nagy számban lehetnek jelen madarakon és emlősökön. Nagytestű növényevőknél (pl. jávorszarvas, karibu) körében gyakran okoznak elhullást pusztán vérvesztés, vagy közvetve, legyengülés és immunkompetencia csökkenése miatt, mert az ilyen egyedeket a ragadozók könnyebben fogják el. A kullancsfajok gazdag baktérium együttesnek (mikrobiom) adnak otthont. Ennek összetételét hét földrajzi helyen élő, az *Ixodes*, *Amblyomma* és *Rhipicephalus* genusokba tartozó baktériumfajok genomikai vizsgálataival állapították meg (11.TA3/3. ábra). A meglepő bakteriális diverzitás azonban nemcsak más fajokra veszélyes kórokozókat,



11/26. kép. Jávorszarvas (*Alces alces*, Cervidae) kullancsokkal borított bőrfelülete © W. Samuel

tával állapították meg (11.TA3/3. ábra). A meglepő bakteriális diverzitás azonban nemcsak más fajokra veszélyes kórokozókat,



11.TA3/3. ábra. Egy kullancs sematikus rajza és a kullancsokban kimutatott baktériumközösség 16S rDNS vagy teljes genom vizsgálata alapján. A téglalapok színe megegyezik a kullancs azon szerveinek színével, amelyek a felsorolt baktériumokat tartalmazzák. Ov = petefészek, MG = középbél, Mp = Malpighi csövek, SG = nyálmirigy. A *Borrelia*-fajok a középbélben található *Rickettsia*-fajok csoportjában találhatóak [Narasimhan és Fikrig (2015) nyomán módosítva].



11/25. kép. Kullancsokkal fertőzött lunda (*Fratercula arctica*, Alcidae) © D. Playle

hanem a szimbiotákat is tartalmazza. A baktériumok különböző szervekben találhatóak és érdekes evolúciós kérdéseket vet fel együttélésük, valamint a gazdába jutásuk, filogenetikai és anyagcsere szempontból egyaránt (Narasimhan és Fikrig 2015).

Az arktikus területeken több herbivor faj (rénszarvas, pézsmatulok) magasabban fekvő legelőkre vonul nyáron, hogy mentesüljön a parazitáktól. A madarak tollazatán a tollak anyagát (keratin) a színanyag minőségétől függő intenzitással lebontó baktériumok (*Bacillus*-, *Chrysobacterium*-, *Enteromonas*-fajok) találhatóak, melyek ellen a gazda a faggyúmirigy váladékával, homokfürdővel és más módon védekezik (Gunderson 2008).

A paraziták rendkívül hatékonyan befolyásolják gazdáik viselkedését, ami lehetővé teszi számukra a fejlődéshez szükséges közegbe, vagy a végső gazdára jutást. Ez a képességük különösen fontos a sokszor rendkívül bonyolult életciklusok és több köztesgazda következtében (Moore 2002, Poulin 2010). A paraziták által okozott magatartás változások egyik leggyakoribb formája a ragadozóelkerülési válasz csökkenése és olyan élőhelyre jutás, amely segíti a parazita szaporító elemeinek hatékony terjesztését. Például egyes hűférégfajok (*Gordius* genus) egyenesszárnyú gazdáikat „átprogramozzák”, melynek eredményeként azok vizet keresnek, ahol a parazita szaporodhat (www.youtube.com/watch?v=Df_iGe_JSzI).



11/27. kép. A fonálféreggel fertőzött trópusi *Cephalotes atratus* (Formicidae) hangya potroha vörösre színeződik © Stephen P. Yanoviak, doi:10.1086/528968

Az arktikus területeken több herbivor faj (rénszarvas, pézsmatulok) magasabban fekvő legelőkre vonul nyáron, hogy mentesüljön a parazitáktól. A madarak tollazatán a tollak anyagát (keratin) a színanyag minőségétől függő intenzitással lebontó baktériumok (*Bacillus*-, *Chrysobacterium*-, *Enteromonas*-fajok) találhatóak, melyek ellen a gazda a faggyúmirigy váladékával, homokfürdővel és más módon védekezik (Gunderson 2008). A paraziták rendkívül hatékonyan befolyásolják gazdáik viselkedését, ami lehetővé teszi számukra a fejlődéshez szükséges közegbe, vagy a végső gazdára jutást. Ez a képességük különösen fontos a sokszor rendkívül bonyolult életciklusok és több köztesgazda következtében (Moore 2002, Poulin 2010). A paraziták által okozott magatartás változások egyik leggyakoribb formája a ragadozóelkerülési válasz csökkenése és olyan élőhelyre jutás, amely segíti a parazita szaporító elemeinek hatékony terjesztését. Például egyes hűférégfajok (*Gordius* genus) egyenesszárnyú gazdáikat „átprogramozzák”, melynek eredményeként azok vizet keresnek, ahol a parazita szaporodhat (www.youtube.com/watch?v=Df_iGe_JSzI).

A borostyáncsiga (*Succinea putris*) köztesgazdaként a (*Leucochloridium paradoxum*) trematoda sporocisztáival fertőződhet. A fertőzött állapotra a csiga szemnyeleinek elszíneződése és azok lüktető mozgása (https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/7/74/Leucochloridium.ogv) hívják fel a lehetséges madárragadozók figyelmét, amelyek egyben a végső gazdák. A csiga magatartását a parazita megváltoztatja, emiatt a vegetációban magasabban helyezkedik el, lassabban mozog, és hosszabb utakat tesz meg, ami növelheti az észrevétel és az elfogyasztás valószínűségét (Wesolowska és Wesolowski 2014). A *Cephalotes atratus* trópusi hangyát fonálféreg fertőzik, amelyek a hangya morfológiáját is megváltoztatják. A rovar potroha kissé megduzzad, és vörös színeződést vesz fel, amely érett gyümölcsre emlékeztet. A gyümölcssevő madarak elfogyasztják, majd a parazita tojásai az ürülékükbe jutnak, amelyeket a hangyák összegyűjtenek, és lárváik etetésére használják. A fonálféreg fejlődési ciklusa így teljessé válik (Yanoviak és mtsai 2008). A gazda-specifikus parazita mikrogomba, *Ophiocordyceps unilateralis*, a *Camponotus* genusba tartozó hangyafaj egyedeinél lényeges magatartási változást okoz. A hangyát egy levél felszínére vezeti és ott rögzíti a testét, majd annak fejből ún. appresszóriumot növeszt, amelyen termőtestet hoz létre. A szaporító spórák ebből szóródhatnak szét. A hangyák aktívan elkerülik a fertőzési helyeket és rendszeres tisztogatással távolítják el a spórákat a

testükről (Shang és mtsai 2015). Két sóféregfaj (*Artemia* genus) csoportosulási viselkedést, vörös elszíneződést és gyakoribb felszín-közeli úszást mutat két mikrosporidia faj fertőzése következtében. Ez a viselkedés növeli annak esélyét, hogy táplálékként a végső madárgazdába jussanak.



11/28. kép. Parazita mikrogombával fertőzött lóhangya (*Camponotus* sp., Formicidae) fejből kinövő appresszórium termőtesttel (nyíl) © D. Winkler, doi: 10.1371/journal.ppat.1005037.g001

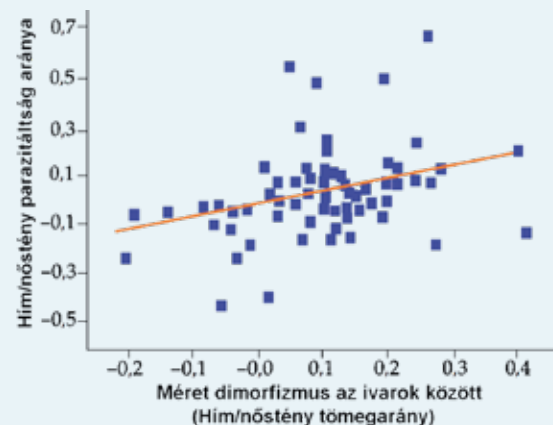
Az emberi malária (*Plasmodium falciparum*) befolyásolja egyik vektora, a gambiai malária-szúnyog (*Anopheles gambiae*) viselkedését: a malária kórokozókkal fertőzött szúnyogok nagyobb százaléka táplálkozott a teljes telítettségig azokhoz képest, amelyek nem



11/29. kép. Mikrosporidia fertőzés következtében elszíneződött sóféreg (*Artemia salina*, Artemiidae) (középen) © Hans Hillewaert

voltak fertőzöttek. Továbbá, a sporozoitokkal fertőzött szúnyogok nagyobb hajlandóságot mutattak a táplálkozásra, mint az azokat nem tartalmazók. Ez a viselkedésbefolyásolás lehetővé teszi a betegség gyorsabb elterjedését (Koella és mtsai 1998).

A paraziták hatása eltérő lehet a két ivarnál, ezért áttekintően befolyásolhatják a párvalasztást és a szaporodási sikert is. A hím egyedek parazitáltsága gyakran jelentősen nagyobb a nőstényekéhez képest (11.TA3/4. ábra). Immunkompetenciájukat (vagyis immunrendszerük hatékonyságát) csökkentik a magas koncentrációban jelen lévő hím ivari hormonok (Morand és Deter 2007) és nagyobb mozgékonyáguk növeli a parazitákkal



11.TA3/4. ábra. Az emlősöknél a hímek és nőstények eltérő fogékonyságot mutatnak a parazitáltságra. Az eltérő ivari fertőzöttséget az átlagos hím fertőzöttség/átlagos nőstény fertőzöttség arányával fejezték ki. Az ivari kétalakúságot a hím és nőstény átlagos tömegének arányával mérték. Az ábrából látható, hogy a hímek relatív tömegnövekedésével nő a relatív parazitáltságuk is [Morand és Deter (2007) nyomán módosítva].

való találkozás valószínűségét. A kifejezettebb másodlagos ivari jellegek fejlesztése tehát az immunrendszer rovására történik. Például a világ különböző helyeiről származó 16 rágcsálófaj esetében a hímeken található bolhák prevalenciája, abundanciája és fajgazdagsága nagyobb volt, mint a nőstényeken (Krasnov és mtsai 2011). Más vizsgálatok is kimutatták, hogy a hímek általában nagyobb parazitaterheléssel rendelkeznek, mint a nőstények, és a parazitált hímek gyakrabban estek ragadozók zsákmányául, mint a szintén parazitált nőstények (Haukisalmi és mtsai 1994). A karolinai réce (*Aix sponsa*) gácsérját több laposféreg fertőzi a szaporodási időszak alatt, mint a tojót, azonban ez megfordul az inkubációs idő-



11/30. kép. Karolinai réce (*Aix sponsa*, Anatidae) gácsérját
Fotó: Michl Gábor

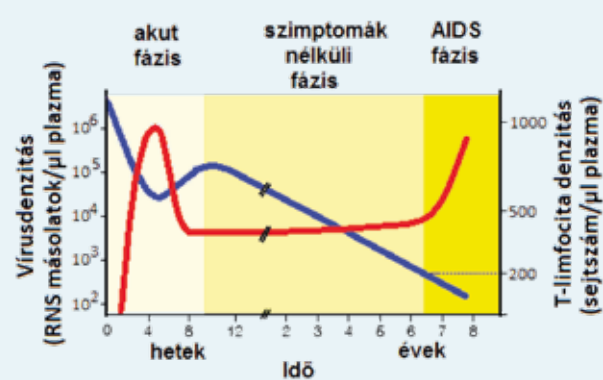
szakban (Drobney és mtsai 1983). A braziliai félszáras caatingában élő *Tropidurus hispidus* gyíkfaj hímjét több laposféreg fertőzi, mint a nőstényt (Galdino és mtsai 2014).

Az ivarokat eltérő módon érintő parazitáltság hátterében több tényező is állhat: testméret, étrendbeli különbségek, élőhelyválasztás, az adott helyen töltött időtartam hossza és fiziológiai okok, melyek az eltérő stressztolerancia, valamint a már említett hormonális és az abból származó immunkompetencia különbségek és a parazitákkal való eltérő találkozási ráta (Zuk és McKean 1996). Mindezeket befolyásolhatja a szaporodási rendszer típusa is, például a poligin fajok erősebb parazita hatásoknak vannak kitéve, mint a monogám fajok. A párválasztásnál a nőstények a kevésbé parazitált, vagy éppen a nagyobb parazitáltságot is kompenzálni képes hímek felé irányul. Ezekről elsődlegesen a vizuálisan és olfaktorikusan érzékelhető ivari szignálok adnak információt a nőstények számára (Penn és Potts 1998).

11.TA3.3 Az ember parazitái

A parazitizmus általános definíciója (a paraziták a gazdaszervezet anyagait/energiáját megcsapolva rátermétségcsökkenést vagy halált okozhatnak) természetesen nem jelenti azt, hogy – különösen az embert magát vagy haszonállatait érintő – a parazita szervezetek által okozott károk ne lennének igen súlyosak, hiszen károsodásokat nem csak a mortalitási rátán lehet lemérni. A károsodások mértéke és foka a megbetegedésből adódó életviteli változástól az élethosszon keresztül tartó szervi problémákon át, minden károsodási fokozatot felölel. A középkori Európát járványok tizedelték és az amerikai bennszülött kultúrákat elsősorban az Európából átvitt fertőző betegségek (pl. feketehimlő, kanyaró, tuberkulózis) semmisítették meg. A XXI. századi, technológiailag fejlett világunkban élő embert is változatlanul, hosszú idő óta fenyegeti a három „nagy”: a HIV/AIDS, a tuberkulózis és a malária mellett, a számtalan „kisebb-nagyobb jelentőségű” betegség is, például a jelenleg is velünk élő Covid-19.

A HIV/AIDS pandémia 1981 és 2000-es évek között kb. 2,5 millió ember életét követelte (Morens és Fauci 2013) és



11.TA3/5. ábra. A HIV/AIDS időbeli lefolyása, valamint a vírusok (piros színű vonal) és a T-limfociták (kék színű vonal) számának változása. A sárga eltérő árnyalatai a betegség fázisait jelölik [Alizon és Magnus (2012) nyomán módosítva].

nagyjából 30 millió személy fertőződhetett meg világszerte (Alizon és Magnus 2012). Az elsősorban szexuális kapcsolattal terjedő betegség kialakulása hosszú éveket vesz igénybe (11. TA3/5. ábra), mert az akut fázis enyhe, influenza-jellegű tünetekkel kezdődik, majd szimptómák nélkül élhet a vírus szervezetben 5-10 éven át. Közben a limfociták száma folyamatosan csökken, és a vírus lerombolja az immunrendszert. Emiatt más betegségek (tüdőgyulladás, Kaposi-szarkóma) jelentkeznek a fertőzött személy testében.

Az **emberi tuberkulózis** az antikvitás óta ismert betegség és manapság is több felnőtt halálesetet okoz, mint bármely más fertőző betegség. Globális átlagos látens fertőzési szintje közel áll a 30%-hoz (kb. 2 milliárd ember); a fejlett országokban 10 ember közül egy, a fejlődő országokban három közül egy személy fertőzött, azonban ezeknek csak mintegy 1/10-e betegedik meg (Butler 2000). Minden évben 10 millió új esetet regisztrálnak és 2 millió ember hal meg tüdőbajban. A tüdőbaj – a korábbi elképzelésekkel ellentétben – nem állati eredetű, hanem endemikus emberi betegség, az afrikai kivándorlásokkor már velünk lehetett (az akkori hat fő típus jelenleg is megtalálható). Jelenléte nem függ össze a nagyállat tartással, bár a vakcina (BCG oltás) a *Mycobacterium bovis*, a szarvasmarhát fertőző baktérium felhasználásával készül. Az embert fertőző *M. tuberculosis* baktérium komplex különböző emberi populációkhoz adaptálódott vonalakat képezett, amelyek nagyobb virulenciával és rövidebb látencia idővel rendelkeznek és nincs állati rezervoárjuk (Gagneux 2012).

A **malária** évente több százmillió új beteget fertőz meg abban a 106 országban, ahol endemikus, melyből 1,5-2,7 millió halálesetet okoz évente, többségük az öt év alatti gyermekek között (Hoffman 1996). Az új fertőzések fele és a halálesetek 95%-a az agresszívabb *Plasmodium falciparum* faj számlájára írható. Az 1950-es évektől a DDT (diklór-difenil-triklórétán) hatásosan csökkentette a fertőzések számát a vektorok, azaz az *Anopheles* szúnyogfajok pusztításával. Sok terület maláriamentessé vált, vagy az esetek száma minimális lett. Például Sri Lankán (Ceylon) 1946-ban regisztrált 2,8 millió malária-eset 1963-ban

17-re csökkent. A DDT használatának betiltása ismét növelte a maláriás megbetegedések számát. A másfajta rovarölő szerekkel (inszekticidek) szemben hamarosan **ellenállóvá** (rezisztenssé) vált szúnyogfajok ellen ismét a DDT-t kellett alkalmazni, azonban sokkal megfontoltabb és környezetkímélőbb módon, mint például a vegyszerrel impregnált szúnyogháló alkalmazása. A legújabb eredmények szerint (Keeling és Rayner 2015) a *Plasmodium*-fajok őse fotoszintetikus plasztid volt, amely fertőzővé vált. Ezt a következtetést az Apicomplexa törzsbe tartozó, a *Chromera* and *Vitrella* alga genusok és számtalan rokon fajuk felfedezése és molekuláris filogenetikai vizsgálata alapozta meg, amelyek valamennyien fotoszintetizálnak és a korall padokon kerülhettek kapcsolatba állati szervezettel. További meglepetéseket a denevérek és rágcsálók *Plasmodium*-ainak rokonsága, valamint a főemlősök ürülékéből végzett vizsgálatok eredményei okoztak. Kiderült, hogy az emberi malária szorosan rokon a gorilla-specifikus (és a *Laverania* subgenusba tartozó) maláriával, ami azt jelenti, hogy egyetlen gazdaváltással jutott át az emberre.

A fent bemutatottakon kívül igen sok más parazita és parazitákat hordozó vektorszervezet támadja az emberiséget. Az emberen élő ruhatetű tífuszt, visszatérő lázat és más betegségeket terjeszt. Évente visszatérő, a világ népességének jelentős hányadát érintő betegség az influenza, amely madarak és emlősök légúti fertőzése. Az előbbieken, különösen a vízimadarakban, endemikus és hatalmas rezervoárja van. RNS vírus okozza, amely az Orthomyxoviridae család tagja. Három típusa (A, B és C) közül az emberen a B a leggyakoribb. A HxNx jelölések altípusokra utalnak (a H és N antigének számokkal /x és /y jelölt változatai). Becslések szerint az emberi társadalomban kb. 400 éve van jelen. Folyamatosan evolválódik és változtatja antigén sajátosságait. 1918-ban pusztító járványt okozott Európában, sok



11.TA3/1. kép. Egyetlen gyermekben talált orsóféreg (*Ascaris lumbricoides*). Elsősorban trópusi országokban gyakori fertőzés, de Magyarországon is előfordul [Vogel (2006)], doi: 10.2307/3843478

halálos áldozattal, amelyek elsősorban szövődmények miatt következtek be. A genetikailag komplex H1N1 2009-ben okozott pandémiát (Earn és mtsai 2002). A pestis, kolera ma is szed áldozatokat, az utóbbi például a Haitin 2010-ben történt földrengést követően okozott nagyszámú halálesetet. Az egészségügyi szempontból magas szinten álló országokban ismét jelentkeznek „hagyományos” és eltűntnek hitt fertőző betegségek (pl. a tüdőbaj), vagy újak, mint például az Ebola, dengue-láz, vagy a Magyarországon is előforduló nyugat-nílusi láz. Viszonylag gyakori az ascariasis (becslések szerint több, mint

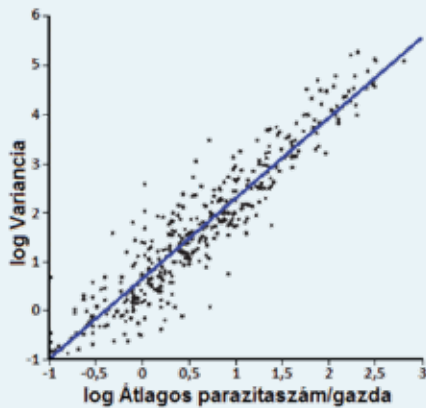
egy milliárd ember fertőzött), melyet legtöbbször a vékonybélben élősködő orsóféreg (*Ascaris lumbricoides*) okoz (11.TA3/1. kép). További 5-7, más genusba tartozó faj betegítő hatása is jelentős. Az ellenük való védekezés jelentősége nemcsak abban áll, hogy a fertőzött személyek fejlődési sebessége normálissá válik, vérszegénységük megszűnik és ellenálló képességük növekedik, hanem mert a védekezés hiánya növeli a súlyosabb betegségek, például malária, iránti fogékonyságot is.

A térbeli izoláltság megszűnése (szállítások és utazások gyakorisága nő) egy adott területen addig nem ismert parazitákat megjelenését eredményezte, melyekre az őslakosság általában nem ellenálló és emiatt a paraziták hatása rendkívül súlyos lehet. Fontosak és nem a kellő elővigyázatossággal kezeltek a háziállatokban élő, de az emberre is átjutó paraziták, mint a kutyából származó galand- és fonálféreg, vagy a macska által terjesztett toxoplazmózis.

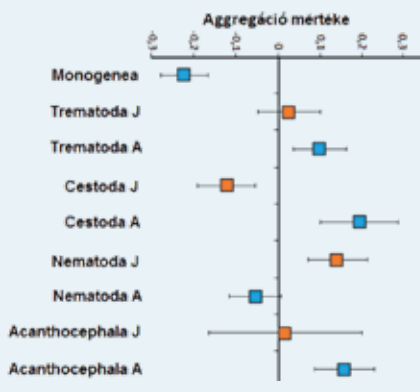
A fentiekből látható, hogy a paraziták – különféle, nagyon is érthető okokból – az emberi érdeklődés középpontjában vannak évszázadok óta. A paraziták fontos **szelekciós tényezők** nemcsak az ember, de az egész élővilág fejlődéstörténetében az következő tulajdonságaik alapján: képesek gazdafajaik földrajzi elterjedését befolyásolni; szabályozzák a gazdapopuláció denzitását és dinamikáját; hatással vannak a gazda viselkedésére és más élőlényekkel (pl. ragadozókkal) való kapcsolatukra és ezzel elősegítik saját szaporodásukat; képesek polimorfizmust fenntartani a gazdapopulációban; befolyásolják a szexuális szelekciót; fenntartják az ivaros szaporodás dominanciáját, de a fajképződést és szukcessziót is befolyásolják. Általában jóval kisebb testméretűek gazdáiknál, aminek jelentősége a táplálkozási hálózat szerkezetében nyilvánulhat meg. Az elméletek közül az ivaros szaporodás kialakulásában és dominanciájának fenntartásában (Maynard-Smith 1979, Hamilton és mtsai 1990, Herre 1993) lehet jelentősebb szerepük a parazitáknak, a fajképződést befolyásoló hatásuk pedig kevésbé tűnik megalapozottnak (Poulin és Morand 2000).

11.TA4 A PARAZITÁLTÁSÁG AGGREGÁLTÁSÁGÁNAK KIMUTATÁSA

Az aggregáltság becslésére gyakran használt mutató a parazitaszámra vonatkozó **variancia/átlag arány** (σ^2/\bar{x}), vagy más néven diszperziós index. Itt x a fertőzés intenzitása, vagyis a paraziták gazdánkénti száma (az intenzitás átlaga), a σ a szórás (a szórás négyzete a variancia). (Pl. a gazdánkénti paraziták száma: 0, 1, 6, 5, 12. Ennek átlaga 4,8, szórása 4,76, varianciája pedig 18,16.) Ahogy növekedik a hányados értéke (ez ebben az esetben 3,8), úgy emelkedik a aggregáltság (foltosság) mértéke. A 11.TA4/1. ábrán láthatjuk, hogy a fertőzés intenzitásának átlaga és varianciája pozitívan korrelál (Poulin 2013). A megfigyelési pontok függőleges távolsága a regressziós vonaltól adja az ún. **reziduális** értékeket, vagyis a várható értéktől való előjeles eltéréseket. Az átlag és szórás jellemző az egyes parazita/fertőzési típusokra. A 11.TA4/2. ábrán a pozitív értékek a vártnál



11.TA4/1. ábra. A gazdánkénti átlagos parazitaszám és a gazdánkénti parazitaszám variációja. [A folytonos vonal a regressziós egyenes ($r^2 = 0,88$). Az adatok 410 tengeri halfaj vizsgálatából származnak, melyek laposférgekkel és buzogányfejű férgekkel fertőződtek meg. A pontok távolsága a regressziós egyenestől az adatok reziduális értékét adják [Poulin (2013) nyomán módosítva].



11.TA4/2. ábra. Laposférgek és buzogányfejű férgek átlagos (\pm SE) fertőzöttségi aggregációja 410 tengeri halfajon. A függőleges vonaltól jobbra a paraziták aggregációt, balra diszperziót mutatnak. A J (és a sárga négyzetek) ivaréretlen, juvenilis alakokra, az A (és a kék négyzetek) kifejelett, felnőtt alakokra vonatkoznak [Poulin (2013) nyomán módosítva].

nagyobb aggregációt, a negatívok pedig kisebbet jelölnek az egyes parazita csoportok esetében. Az ábrából látható, hogy azok a paraziták, amelyek túlnyomóan belső élősködők akár ivaréretlen, juvenilis, akár felnőtt stádiumukban, például a galandférgek (Cestoda), sok közvetett fejlődésű mótely (Trematoda) és buzogányfejű féreg (Acanthocephala), erősebben aggregálódnak, míg a közvetlen fejlődésű mótelyek (Monogenea) és sok fonálféreg (Nematoda) gyengébben aggregálódnak. Utóbbiak külső élősködők, melyek egy részét a fertőzött halakról az ún. tisztogató halak el is távolítják (13. TA11). Az életciklusbeli valamint a juvenilis és adult fejlődési alakok közötti különbségek tovább finomíthatják az általános mintázatot.

11.TA5 A VIRULENCIA EVOLÚCIÓJA

A **virulencia evolúcióját** illetően jelentős vita alakult ki a parazita–gazda kapcsolat területén azon feltételezés nyomán, hogy a kapcsolat evolúciós időtartama alatt, lényegében koevolúciós folyamatként (17. fejezet), a parazita virulenciája csökken („megszelídül”), máskülönben a gazdát és ezzel önmagát is kihalásra ítélné. Az újabb eredmények azonban sokkal árnyaltabb képet mutatnak erről a korábban az ún. „darwini medicina” körébe tartozó folyamatról (11.4.1).

May és Anderson (1983) hevesen bírálta ezt a felfogást azzal érvelve, hogy az alternatív koevolúciós útvonalak, valamint a virulencia és az átviteli képesség közötti kapcsolatok változatlansága nem teszik szükségszerűvé a parazita „veszélytelenné

válását”. Egyrészt a fenti felfogásnak **csoportszelektió**s jellege van, másrészt sok példa ismeretes arra, hogy egy patogén kétségtelenül veszélytelen egy vele evolúciósan hosszú ideje kapcsolatban lévő gazdára nézve, de súlyos megbetegedést okoz egy új, addig nem fertőzött gazdán, például az afrikai álomkór éppen ilyen. Szerintük három faktor viszonya határozza meg a kimeneteleket: az átviteli gyakoriság, β (11.2.2a), a virulencia (v) és a gazdák gyógyulási rátája (g). Ha g kivételével a másik kettő magas, akkor a gazdák hamar kipusztulnak a parazitával együtt. Viszont, ha β és v alacsony, de a gyógyulási ráta magas, ez közepes szinten állítja be a virulenciát, vagy esetleg ciklusokat eredményez. (Lásd a 11.TA8/1. ábrát is.)

Mások megjegyzik, hogy May és Anderson érvelése nem magyarázza meg, hogy miért van különbség a paraziták között a virulenciában. Empirikus tapasztalatok ui. azt mutatják, hogy bizonyos esetekben a paraziták (pl. sok lepkefajok hernyóit fertőző polihedrozis vírusok) mindig elpusztítják a gazdát, mások ugyanezek viszont nem. Mindezek a virulencia és fertőzésátvitel viszonyának evolúciójára és a köztük lévő negatív kapcsolatra irányították a figyelmet. Fontos, hogy magas virulencia létezhet egy gazdában, annak a parazitával való minden előzetes evolúciós kapcsolata nélkül is. Jellemző az is, hogy a virulencia evolúciójáról szóló értekezések a gazda evolúcióját szinte sohasem veszik figyelembe, és az empirikus vizsgálatok száma elenyésző. Elméletileg az is várható, hogy a szelektív mechanizmusok elsősorban a patogének eltávolítására vagy a tolerancia növelésére irányulnak és nem az átvitel megváltoztatására vagy csökkentésére.

Általános feltételezés, hogy a parazita szaporodási sikere a virulencia egy **közbülső** szintjén éri el a maximumát, mert e felett a gazda mortalitása túlterheli a megnövekedett fertőzésátvitelből származó előnyöket. May és Anderson (1983) szerint valójában ez jelenti a parazita „megszelídülését”. A feltételezést kísérletesen vizsgálták egy entomopatogén protozoa (*Ophryocystis elektroscirrha*) és rovargazdája (a királylepke, *Danaus plexippus*) kapcsolatában (de Roode és mtsai 2008). A rovarpatogén spórái a tápnövényen való táplálkozásakor kerülnek a hernyókba. A bélfalban szaporodnak és a hernyó sikeresen eljut a bábózódásig (szubletális virulencia). A kikelő lepke terjeszti a spórákat, és attól függően, hogy a hernyónak milyen mértékű fertőzésben volt része, akár életképtelen is lehet (pl. hibás vedlés következtében), ha nem az, akkor testét és szárnyait a fertőzéssel arányos mértékben borítják spórák. Ezeket a lepke tojásrakáskor a tápnövényre és saját tojásaira juttatja, ahonnan a lárvák felvehetik. A kísérletek során különböző számú spórá



11/31. kép. Entomopatogén protozoa fertőzés következtében a kikelőkor elpusztult királylepke (*Danaus plexippus*, Nymphalidae) © de Roode és mtsai (2008), doi: 10.1073/pnas.0710909105

juttattak ki levelekre, kb. 10^5 spórával kezdve (amit „alacsony” szintnek tekintettek), mert a lerakott tojások kb. 20%-án találtak spórákat. A 10^7 -nél magasabb spóraszámánál, amelynél a lepkék és hernyók 100%-ban fertőzöttek voltak, a parazita szaporodási sikere azonban csaknem nullára csökkent, mert ennél a spóraszámánál már csak kevés lepke kelt ki és szaporodott. A maximális rátermettség egy alacsonyabb, közbülső spóraszámánál mutatkozott. Ugyanez a kérdés többszörös parazita fertőzés esetén már másként merül fel. A virulencia nem közbülső szinten áll be, hanem növekedni fog, ha több parazita faj van jelen, mert a különböző mértékben virulens parazita fajok között verseny van és ezt a virulensebb nyeri meg. Azonos fajhoz tartozó több parazita törzs esetében viszont csökken a virulencia és nincs verseny (Alizon és van Baalen 2008).

A virulencia mértéke a fertőzés átvitelének „irányától”, jellegétől is függ. Ha ez **vertikálisan**, azaz nemzedékről nemzedékre, azaz ugyanahhoz a fajhoz tartozó egyedek között történik, akkor a virulencia alacsonyabb szintű, mint ha nem rokon (más fajhoz tartozó) egyedek között adódik át. Az utóbbi **horizontális** átvitelnek nevezzük. A vertikális átvitel akár a kölcsönösség irányába is eltolódhat (13.TA1.2). Míg az előbbi állítások egy része csak modellek szintjén kidolgozott, a vertikális és horizontális parazitaterjedés szerint változó virulencia valós adatokra támaszkodik (Herre 1993). A trópusi fügek beporzását végző fügedarazsak tojásrakó nőtényei megfertőződhetnek egy, a füge termésében található és az adott fügedarazsfajra nézve csak többé-kevésbé specifikus fonálféregfajjal. Gyakori azonban, hogy ugyanabba a fügevirágzatba több, különböző fajhoz tartozó fügedarazs is bejut. A fonálféreg ezeket a fajokat is képesek fertőzni. A lárvák a nőtényben fejlődnek, a testét elhagyó néhány ivarérett fonálféreg a fügetermésben belül szaporodik, majd az ugyanabban a termésben kikelő új fügedarazs nemzedék nőtényeit fertőzi meg. A fonálféreg akkor jutnak egy másik füge termésébe, amikor a fertőzött nőtények a régi termést elhagyják és egy újabb fügetermésbe lépnek be tojásrakás céljából. A fonálféreg és a darázs szaporodási sikere tehát függ egymástól. Az ugyanazon fügedarazsfaj fonálféreggel fertőzött és nem fertőzött nőtényeinél kismértékű a szaporodáscsökkenés. Ellenben, ha ugyanabban a fügetermésben több, különböző fajhoz tartozó fügedarazs nőtény volt jelen, ugyanaz a fonálféregfaj sokkal jelentősebben csökkentette valamennyi nőtény szaporodási sikerét, beleértve azt a fajt is, amelyhez specifikusabban kötődött. Ekkor a többi faj nőtényébe horizontálisan, azaz arról a fügedarazsfajról jutott át, amelyek az új fügevirágzatba szállította. Horizontális átvitel esetén a fonálféreg virulenciája nagyobb volt, mint vertikális átvitelnél.

A virulencia evolúciója kapcsán feltételezik, hogy vannak virulenciát kódoló allélok. A parazitológiai irodalomban ezeket „virulencia géneknek” nevezik, ugyanakkor létezésüket mások viszont tagadják (pl. Poulin és Combes 1999). Az utóbbiak szerint nincsenek olyan speciális virulencia gének, melyek bizonyos szintű gazdakárosodást biztosítanának. Olyan gének viszont léteznek, amelyek növelik annak az esélyét, hogy egy ragadozó

elfogyassa a köztesgazdát (lásd a parazita magatartást befolyásoló hatásait), mert ezzel növeli az átvitel valószínűségét a végleges gazdába.

11.TA6 A PARAZITA–GAZDA KAPCSOLAT ÉS A SZIGETBIOGEOGRÁFIA

A parazita–gazda kapcsolat és a szigetbiogeográfia elméletének összefüggése sokrétű és nem ellentmondás nélküli. Egyfelől korán felismerték, hogy a gazdák egyedi szigetekként, a betegség terjedése közben kolonizálódnak. A betegség megszűnése (vagy a gazda pusztulása) pedig a kihalási folyamat. Ez közvetlenül elvezet bennünket a metapopulációs dinamikához és ahhoz a lehetőséghez, hogy ezen az alapon modellezzünk parazita–gazda kapcsolatokat. Ahogy azt a főszövegben tárgyaltuk, a gazdák, mint szigetek, testméretükkel, illetve saját élőhelyük méretével, egymásba ágyazott módon, befolyásolják a fajgazdagságot. A nagyobb testméretű és mozgáskörzetű, valamint a nagyobb elterjedésű állatfajok több parazitát gyűtenek be még az egyébként regionálisan alacsony abundanciájú parazita fajokból is, mint a fentieket tekintve kisebb testméretű, mozgáskörzetű és elterjedésű gazdafajok. Mindezt a szigetbiogeográfia terület–fajszám összefüggésével magyarázzák, amely nagyobb fajgazdagságot jósol nagyobb területeken. Zelmer (2014) szerint a kapott összefüggések nem ezt bizonyítják. Speciálisan, a szigetbiográfiai elmélet lényegét jelentő kolonizációs és extinkciós folyamat nem alkalmazható. Például a gazdafaj testmérete és a parazitafertőzöttség pozitív korrelációját gyakran kimutatják, ellenben azt nem tudjuk, hogy milyen egyéb testi sajátosságok (pl. bélrendszer hosszúsága, vagy a tüdő térfogata) határozzák meg az összefüggést, amelyek kovariálhatnak a testmérettel. Nem valószínű, hogy maga a testméret lenne a kolonizáció mértékének meghatározója. Hasonló érvek mondhatók el a testméret és a kihalás valószínűségének összefüggéséről is. Az édesvízi halfajok és parazitáiknak kapcsolatát inkább az ún. **passzív mintázás hipotézise** magyarázhatja. Eszerint, a parazita fajgazdagság egyszerűen annak a következménye, hogy egy véletlenszerűen vett nagy mintában nagyobb annak a valószínűsége, hogy ritka faj is lesz benne. Ez egy null-modellnek is tekinthető, amelyben véletlen folyamatok határozzák meg az egyes gazdákon akkumulálódó paraziták fajgazdagságát, a fajok reprezentációjára való tekintet nélkül.

A metapopulációs modellek eredményei a parazita–gazda kapcsolatok változatossága miatt sokfélék lehetnek a gazdák pusztulása, gyógyulása (rezisztenssé válása), a parazita diszperziós képessége, virulenciája stb. következtében. Ezek közül a gazda gyógyulása és rezisztenssé válása okoz problémát a metapopuláció elv alkalmazásában, mert ezek az egyedek újra már nem kolonizálhatók. Emiatt olyan betegségek esetében, mint a kanyaró, mely egy életre szóló immunitást kölcsönöz, nem gazdaegyedeket, hanem csoportokat vesznek alapul a modellezésre. Ez az ember esetében, ahol jól definiálható csoportok (család, munkahely, falvak, városok) léteznek, kézenfekvő megoldás.

A modell felépítését és működését a kanyaró vírus példáján mutatjuk be (Grenfell és Harwood 1997). A betegség a fejlett

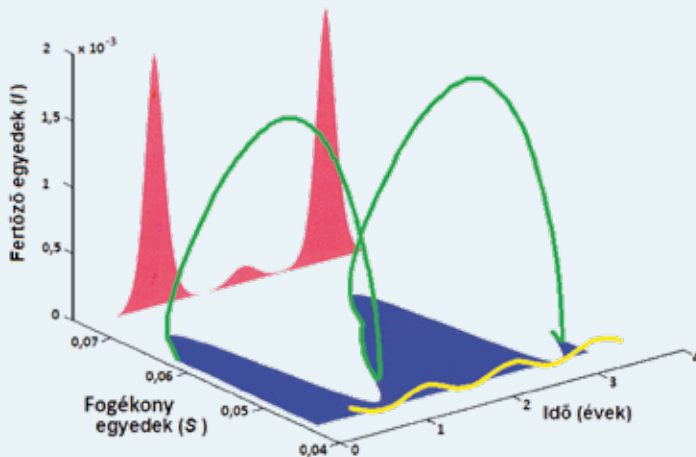
országokban már megszűnt, azonban egyes kevéssé fejlett régiókban kétévenként jelentkező, viszonylag erős járványok formájában tér vissza. A determinisztikus modellben a metapopulációt a betegségre fogékony emberek (gazdák) alkotják. A betelepülés (kolonizáció) az egyes szigetfoltok (egyedek) megfertőzése a betegséggel, amely fertőzött egyedek beáramlásával valósul meg. A modell négy csoportot használ, vagyis a **SIR**-hez képest (11.TA1) egy változattal bővül: *S* az fogékony, **E (Exposed) a megfertőzött, de még nem fertőző**, *I* a fertőző és *R* a meggyógyult egyedek száma (együtt **SEIR**). Az *E* egyedek a fertőzést az *I*-ktől veszik fel, a betegséget egy-két hétig hordozzák, majd végül egy életre immunissá lesznek. A teljes populáció mérete $S+E+I+R = N$, a modell csak az első három populációrésszel számol, mert az *R*-k nem vesznek részt a további folyamatokban. A modell a következő differenciálegyenlet-rendszerre épül:

$$\frac{dS}{dt} = m(1-S) - \beta c(t)IS,$$

$$\frac{dE}{dt} = \beta c(t)IS - (m+a)E,$$

$$\frac{dI}{dt} = aE - (m+g)I,$$

amelyek rendre a **fogékony egyedek**, a **megfertőzött egyedek** és a **fertőző egyedek** számának időbeli változását adják meg. Az egyes paraméterek értéke a következő: *a* és *g* az egyedek mozgásának mértékét adja meg az *E* és *I* (jelentésük fentebb) csoportokból, β a fertőzési (átviteli) paraméter és *m* a természetes mortalitás (de nem a betegség következtében). A $\beta[c(t)]$ paraméter a „szezonálisra”, azaz a kétévenkénti csúcsra utal.



11.TA6/1. ábra. A SEIR-modell illusztrálása. Az időtengelyen látható sárga hullámvonal az évenkénti szezonális időszakot jelzi. A piros felületek a kanyaró epidémiát, a fertőző (egyben a fertőzött, *I*) egyedek számát jelentik. Az epidémia azzal szűnik meg (pontosabban húzódik vissza a küszöbértékre), hogy elfognak a fogékony egyedek (*S*, kék felület). Ezt a zöld vonal mutatja, amely az fogékony egyedek elfogyását és a fertőzők növekedését egyesíti a spirálban. Az epidémia mérete a fogékony egyedek számától függ [Grenfell és Harwood (1997) nyomán módosítva].

A paraméterek értékei a kanyaró esetében a következők: $m = 0,02$, $a = 48,67$, $g = 56,19$ és $\beta = 1010,7$ [valamennyi per nap, β per fertőző (*I*) per nap]. A modell fenti paraméterekkel végzett a szimulációját mutatja be a 11.TA6/1. ábra.

Ha az *S* egyedek száma nagy, akkor a fertőzötték száma durván exponenciálisan növekedik az *I*-k meglepedése után. Ekkor kezdődik a járvány, melynek ez a része determinisztikus. Amint az *S*-k elfognak, a fertőzés meredeken csökken és egy ún. **determinisztikus inváziós küszöb** alá esik, amely mögött R_0 , az alap populációnövekedési ráta áll (11.2.2a). A lokális fertőzés fennmaradása ekkor már **sztochasztikus** esemény. Ezután az fogékony egyedek száma lassan megint növekedik, ha az inváziós küszöböt átlépi, újabb epidémia indul el kb. 2 év múlva.

A modellben tehát determinisztikus és sztochasztikus fázisok váltakoznak, emiatt a kanyaró folt(sziget) kolonizációja és kihalása hasonló a természetes populációk metapopulációs viselkedéséhez, bár fontos különbségek is vannak, amelyek a fenti modellt kissé komplexebbé teszik.

Lényegi elem a **kritikus közösségméret**, a küszöbérték (11.TA13), amely alatt a kanyaró fertőzés kihal. Ez több nagyváros vizsgálata alapján kb. 250-400 ezer egyedet jelent. A betegség „kihalása” (évente legalább három hétig nem fordul elő újabb fertőzés) meghatározható egy olyan függvényből, amely az vízszintes tengelyen a populáció méretét, az függőleges tengelyen pedig a megbetegedések számát (esetszám, „kihalások”) tünteti fel (11.TA13/2. ábra). A betegség fennmaradása (perzisztenciája) tehát fordítottan arányos a „kihalást” kifejező hetek számával, ezért exponenciálisan csökkenő görbét kapunk. Kis populációkban gyakori az, hogy három vagy több hétig nem jelentkezik a betegség, de nagy populációkban, ha három hétig ben fordul elő megbetegedés, az a járvány megszűnését jelenti.

11.TA7 A BUBÓPESTIS METAPOPULÁCIÓS DINAMIKÁJA

A bubópestis járványokat hagyományosan az európai múlt részének tekintik, pedig ma is jelentős betegségként tarthatjuk számon. Baktériuma (*Yersinia pestis*) a patkányok viszonylag kisméretű populációiban is fennmaradhat, melyekből az alkalmi humánfertőzések – Ázsiában jelenleg is – keletkeznek. Az emberi vakcinálás nem képes a járványt eliminálni, ezért például a patkányok és a rajtuk élő pestis baktériummal fertőzött bolhák (vektorok) irtása és ennek időzítése kritikus feladat. A pestis tehát tulajdonképpen **zoonózis**, a patkányok betegsége. A járványok rezervoárjai a vad patkányok, melyek az ember környezetében élő patkányokra, azok pedig az emberekre viszik át a fertőzést. A kialakuló járvány négy szakaszból áll:

- a bolhák a patkányon vért szívnak, felveszik a baktériumot,
- a fertőzött patkány elpusztul, a bolhák új gazdát keresnek,
- a bolhák más patkányt találnak, a betegség terjed a patkánypopulációban,
- ha a patkányok száma alacsony, a bolhák – alternatív gazdaként – megjelennek az emberi közösségben, ahol

rágcsáló nélkül is több-kevesebb ideig önfenntartó járvány alakulhat ki.

A fentiek alapján látszik, hogy a rendkívül szigorú középkori intézkedések a járvány megfékezésére (pl. karantén), miért nem voltak hatásosak: a betegséghordozó patkányok a humánpopuláción belül maradtak. A pestis ellen csak a fertőzésből kigyógyult vagy a beoltott ember védett, a betegség azonban továbbra is jelen van.

Determinisztikus térbeli metapopulációs modellt alkalmaztak annak vizsgálatára, hogy a pestis fennmaradása hogyan függ össze a patkányok populációméretével (Keeling és Gilligan 2000). Ehhez hat egyenletről álló differenciálegyenlet-rendszer adnak meg, nagyszámú paraméterrel. Az egyes egyenletek a patkányok számára, a fogékony patkányok számára, a fertőző patkányok számára és a rezisztens patkányok számára, valamint a patkányokon élő bolhák számára és a fertőzött bolhák számára vonatkoznak.

A $T_R = S_R + I_R + R_R$ a teljes patkánypopuláció létszáma, az R alsó index a „rat” (patkány) szóra utal. Az S_R a betegségre fogékony patkányok száma, I_R a fertőző patkányok száma, R_R a betegségre ellenálló patkányok száma.

A megfertőződő személyek számát az alábbi egyenlet írja le:

$$\lambda_H = F \exp(-aT_R),$$

ahol λ_H a várható humán fertőzési esetek száma [a H alsó index az emberre (human) utal], amit azon fertőzött bolhák számával becsülnek, amelyek nem találtak patkánygazdát, ezért számuk arányos a potenciálisan előforduló humán fertőzések számával. F a kórokozóval fertőzött bolhák (Flea) teljes száma, amelyek éppen gazdát keresnek. Feltételezve, hogy a bolhák véletlenszerűen keresik az új patkányegyet egy limitált területen belül, a siker valószínűségét az $1 - \exp(-aT_R)$ kifejezés adja meg, ahol a a keresési hatékonyság mértéke. A szerzők megmutatták, hogy a korábban definiált dinamika hatására a λ_H oszcillálva konvergál egy nagyon alacsony egyensúlyi érték felé.

A fenti modellezést egy sztochasztikus modellel folytatták, ahol minden esemény (születés, halálozás, fertőzés stb.) véletlenszerűen fordult elő, bár a differenciál egyenletek által meghatározott gyakorisággal. A térbeli szerkezet figyelembe vétele azt jelentette, hogy a teljes rágcsáló és bolhapopulációt 25 kisebb rész(szub)populációra bontották egy négyzetes háló elrendezésében. Minden részpopuláció saját sztochasztikus dinamikával rendelkezett és minden szomszédos négyzet a patkányok esetében 0,03, a bolhák esetében 0,008 sebességű „mozgással” került kapcsolatba, ami nem más, mint a betegség terjedési gyorsasága.

A sztochasztikus modell eredményei azt mutatják, hogy a betegség fennmaradása a patkány metapopulációban néhány olyan részpopulációtól függ, amelyek természetes módon hordozzák a kórokozót és nem okoznak humán fertőzéseket. Ezzel ellentétesen, ha a betegségre fogékony patkányok aránya a populációban nagyobb, mint 80%, akkor egy nagyméretű, rövid lezajlású járvány tör ki a patkánypopulációkban, mely igen jelentős mortalitást okoz a patkányoknál, így a bolhák átkerülnek

az emberre és jelentős epidémiát okoznak. Relatív alacsony patkánypopuláció (kb. 50 ezer egyed) több évig is képes fenn tartani a betegséget. Az embert veszélyeztető járványok tehát nem kell, hogy újabb patkánypopulációk megjelenésével essek egybe.

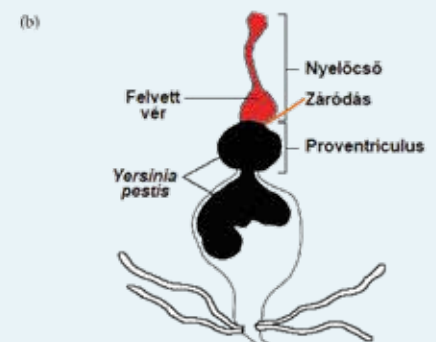
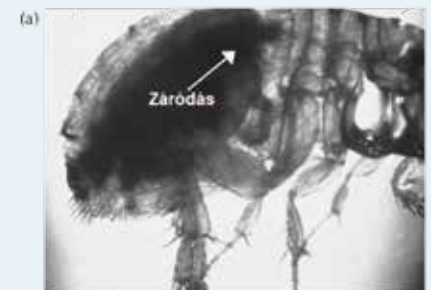
A patkánypopulációk méretének csökkentése egy lehetséges módja a járvány elkerülésének, azonban időzítése problematikus és rendszerint akkor

kerül előtérbe, amikor az első emberi fertőzések már megjelentek. Sok értelme tehát nincs, a csökkentésnek mert addigra hatalmas fertőzési rezervoár van jelen a patkánypopulációban és az irtásuk csak növelné annak valószínűségét, hogy a fertőzött bolhák az emberre kerülnek. Minden nagyváros mellett, ahol a betegségre fogékony patkányok milliói találhatóak, jelentős „mezei” (nem urbánus) populációk léteznek, melyek ellenállóak és rezervoárként funkcionálnak. A modellből az látszik, hogy a humán fertőzések valószínű száma a patkányok populációnövekedési rátájától (R_0) függ. A kritikus populációméretnél (ennek értéke kb. 3000 patkány/km²) általában jóval több patkány fordul elő a városok többségében!



11/32. kép. A versenyegérfajok (*Meriones* spp.) között a pestisbaktérium krónikus hordozói fordulhatnak elő © Yoav Motro

A fertőzés kialakulásának és fennmaradásának fent leírt magyarázatát és modelljét „klasszikusnak” is nevezhetjük, ui. néhány évvel később egy részben alternatív modellt is publikáltak (Drancourt és mtsai 2006). Ez a modell nem cáfolta meg a korábbi, de érvényességét szűkítette, viszont fontos változókkal ki is egészítette. Fontos részévé vált az a megállapítás, hogy a baktérium spórái a talajban folyamatosan jelen vannak különböző talajlakó rágcsálók járataiban



11.TA7/1. ábra. (a) Egy bolha fénymikroszkópos felvételén is azonosítható a nyelőcső és a proventriculus határán kialakult elzáródás (fehér nyíl), amit a pestisbaktérium idézett elő. (b) A sematikus rajzon áttekinthetőbb az elzáródás (narancssárga nyíl mutatja). Részleteket lásd a 11.TA7-ben [Ray és Collinge (2006) nyomán módosítva].

és azt közvetíthetik az ember felé. A nagyobb pestis járványok kialakulásában a fertőzővé vált talajlakó rágcsálókról kerül át bolhák közvetítésével az ember környezetében élő patkányokra, majd onnan az emberre. Az emberek közötti terjedését bolhák és tetvek egyaránt elősegítik.

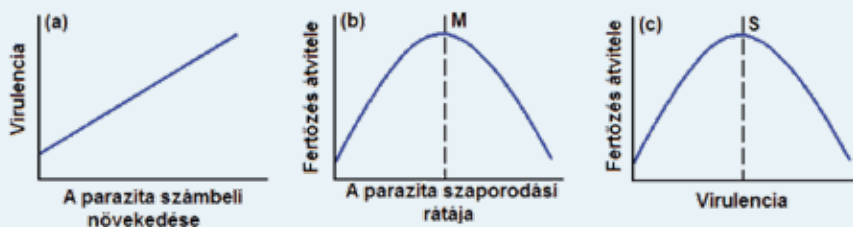
Érdekességként említjük meg, hogy a pestis baktérium olyan módosulásokat hoz létre a bolhákon, amelyek lehetővé teszik, hogy minél több kórokozó jusson át a potenciális gazdába. A baktérium toxintermeléssel elzárja a bolhák nyelőcső és proventriculus közötti átjáróját, és visszatartja a felszívott vér továbbáramlását (11.TA7/1. ábra). Ebben a közegben a baktérium szaporodik, közben azonban a bolha éheznek, ami újabb táplálkozási próbálkozásokra készteti, melynek folyamán a baktériummal szaporodott vért és nyálát öklendezik a sebbe (Ray és Collinge 2006).

Egy másik fertőző betegség, a háziállatok száj- és körömfájása járványának kezelésére a fentiekkel éppen ellenkező eljárás, az állatok tömeges levágása vezet célra (Ferguson és mtsai 2001).

11.TA8 A VIRULENCIA MODELLEK ALAPJA

A virulenciával foglalkozó modellek (pl. Lively 2006, Frank 1996) általában közbülső virulenciaszinteket jósolnak, azon az alapon, hogy a szintet egy olyan negatív korreláció határozza meg, amely a parazita gazdán belüli szaporodása és a betegség gazdák közötti átvitelének valószínűsége között áll fenn. Negatív korreláció azért áll fenn, mert minél nagyobb a virulencia, annál kisebb a túlélés és a fertőzésátvitel lehetősége. A virulenciát a gazda mortalitásának vagy a gazda fertilitásának csökkenésével definiálják, illetve mérik. A virulencia és a fertőzésátvitel közötti negatív korreláció alapján három fontos megállapítás tehető (Leggett és mtsai 2013, 11.TA8/1. ábra):

- (1) a parazita gazdán-belüli szaporodásával növekedik a virulencia (11.TA8/1a. ábra),
- (2) a fertőzés ideje alatt, amikor a parazita szaporodik a gazdában, növekedik az átvitel más gazdára egy szintig, majd csökkenni kezd, mert a parazita elpusztítja a gazdát (11.TA8/1b. ábra), és



11.TA8/1. ábra. Elméleti kapcsolatok a parazita virulenciája és átviteli képessége között. (a) A parazita gazdán belüli egyedszámának növekedésével növekszik a virulenciája. (b) A parazita gazdán belüli növekvő szaporodásával nő a fertőzés átadásának lehetősége más gazdára, majd egy maximum (M) után csökkenni kezd, mert a paraziták miatt egyre több gazda pusztul el. (c) A virulencia növekedésével az átvitel csak egy szintig (S) emelkedhet, mert a magas virulencia megrövidíti a fertőzési időszakot. Nem szükséges, hogy a görbék azonos szinteket mutassanak [Leggett és mtsai (2013) nyomán módosítva].


- (3) a virulencia növekedésével az átvitel is emelkedik, de csak egy adott pontig, majd csökkenni kezd, az átvitel magas szintje megrövidíti a fertőzöttségi állapotot (11.TA8/1c. ábra).

Az ábrából arra következtethetünk, hogy míg a fokozott átvitel és a virulencia egyaránt növelheti a parazita sikerességét egy adott szintig (az ábrán azonos szintek láthatók), ezután azonban csökkentik, mert a gazda forrásait felélik a paraziták és mortalitást okoznak. A parazita sikeressége az átvitelből adódó előny és a virulenciából adódó hátrány egyensúlyával mérhető. A legegyszerűbb negatív kapcsolat akkor áll fenn, ha az átvitel csökken, mert a gazda forrásai apadnak a virulencia növekedése miatt (11.TA8/1c. ábra).

Bár a virulencia és az átvitel közötti kapcsolat alapvető, ugyanakkor más hatások is befolyásolják a parazita sikerességét. Gandon és mtsai (2001) kimutatták, hogy a kórokozó egyedszámának növekedésével csökken a gazdában a kórokozó toxinjával szembeni ellenállóképesség, ami a patogén egyre magasabb virulenciáját eredményezi. Ha az átviteli és fertőző képességet gátolták, akkor alacsonyabb virulencia volt a válasz. Ennek alapján azt javasolják, hogy a fertőzést meggátoló vakcinálást érdemes alkalmazni.

11.TA9 VIRULENCIA ÉS TÉRLÉPTÉK

Az álomkór okozójának egyik alfaja, a *Trypanosoma brucei brucei* állatot betegít meg (nagana-kór). A vadállatoknál enyhe a betegség lefolyása, a háziállatoknál viszont súlyos, emiatt Afrika egyes területein az állattartást szinte lehetetlen. A kórokozó az embert is képes megfertőzni, de nem képes megbetegíteni, mivel gyorsan elpusztul a vérben. A nagana kórokozó virulenciája összefüggésben áll a fertőzés **térbeli léptékével**, vagyis azzal, hogy a patogén milyen távolságra képes eljutni. A virulencia csökken, ha a gazdák közötti kölcsönhatások (a fertőzés átvitelének lehetőségei) nagy mértékben lokálisak.

A térbeliség hatását szellemes mikroevolúciós szelekciós kísérletekkel bizonyították (Boots és Meador 2007). A lokális vagy nagyobb léptékű interakciók kiváltásához az aszalványmoly (*Plodia interpunctella*, kép a 4/4. ábrán) táptalajának viszkozitását változtatták. Ez a hernyók mozgási lehetőségét, azaz a fertőzés (ebben az esetben egy fajspecifikus  granulózis vírus) átadását csökkentette vagy növelte, vagyis úgy funkcionált, mintha a távolságot változtatták volna. Negyven hét alatt a fertőzőképesség csökkent ott, ahol csak lokális átvitelre volt lehetőség. A jelenség magyarázata az ún. „önárnyékolás”, amely akkor áll fenn, ha a patogén terjedési lehetősége kismértékű, mert lokálisan valamennyi gazda fertőzött és beteg. Ekkor a granulózis vírus olyan mutánsa jut előnyhöz, amely kevésbé fertőző, ezért a

lárvaik többet mozogva nagyobb valószínűséggel találkoznak nem fertőzött egyedekkel, vagyis kisebb lesz az önárnyékolás. A virulencia csökkenésének hajtóereje ebben az esetben tehát nem a parazita/kórokozó „megszelidülése”, hanem a továbbfertőzés kényszere.

11.TA10 A PARAZITÁK KAPCSOLATGAZDAGSÁGA

A táplálkozási hálózatok vizsgálata rendszerint nem terjed ki a hálózatot alkotó fajok parazitáira. Thompson és mtsai (2013) a fajösszetételükben részletesen ismert (jól felbontott) hálózatokba utólagosan, az irodalmi adatok ismerete alapján rendelték a hálózat fajaihoz a parazitáikat, A módszer újszerű, de csak korlátozott információkat adhat a paraziták hálózati szerepéről. A gazdák és parazitáik együttes táplálék hálózati vizsgálatát, nem helyettesítheti ez az újabb, „irodalmi” módszer.

Thompson és mtsai (2013) a Watt-tenger (az Északi-tenger holland–német–dán árapály zónája) 51 fajt tartalmazó táplálék hálózatába 36 parazita taxont is beépítettek, melyek a hálózat 40 fajn fordultak elő. A parazitákat azonban ugyanazokon a szinteken helyezték el, mint ahol gazdáik voltak. Ezután a gazdák közötti átviteli útvonalakat is megrajzolták a hálózatban. A paraziták hozzáadása a hálózathoz dramatikusan megváltoztatta annak léptékét és topológiáját. Táplálkozási láncok meghosszabbodtak, növekedett a kapcsolatok száma és megváltozott a ragadozó–zsákmány arány is (19.4.1). Az utóbbi azzal függ össze, hogy egy hálózatba lépés fokozott specializációt követel (Huxham és mtsai 1996). A nagyobb energiamentiségű közvetítő hálózati útvonalakon több volt a parazita és így azokon a csomópontokon is, ahol a hálózat működtetése szempontjából fontos fajok találhatóak. Lényeges azonban, hogy a táplálkozási hálózati paramétereinek változásai alapvetően a hálózatok méretének növekedéséből és nem a parazitákhoz rendelhető specifikus hatástól származtak (Chase 2013).

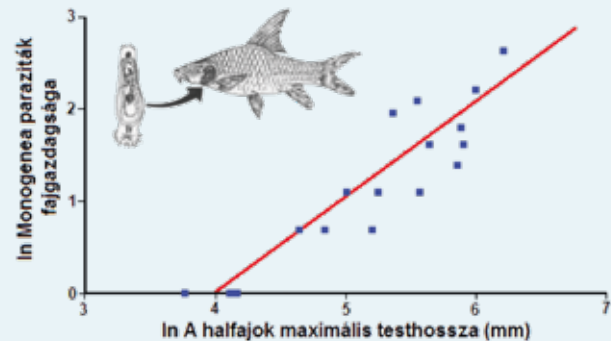
A hálózatok teljes kapcsolatszámának növekedését a paraziták és a gazdáik fajszerelmének emelkedésével más vizsgálatok is bizonyították (Mouillot és mtsai 2008). A kutatók kisemlős gazdák (a *Didelphimorphia*, *Soricomorpha*, *Lagomorpha* és *Rodentia* rendekbe tartozó fajok) és parazita bolháik kapcsolatát tanulmányozták 33 palearktikus földrajzi régióban (többségében belső-ázsiai területeken). A gazdafajok száma és a teljes kapcsolatszám



11.TA10/1. ábra. Kisemlős gazdák és bolha parazitáik közötti kapcsolatok száma növekedik a gazdafajok számának emelkedésével. A pontok 33 élőhelyről származnak és 4-30 kisemlősfajt, valamint 8-44 bolhafajt reprezentálnak. A tengelyek természetes alapú logaritmus értékeket mutatnak [Mouillot és mtsai (2008) nyomán módosítva].

között a logaritmizált adatok lineáris összefüggést mutattak (11.TA10/1. ábra). Vagyis a valós adatok alapján a gazdafajok számának növekedésével nőtt a közösség kapcsolatgazdagsága, de kisebb mértékben.

A legtöbb vizsgálat azt is kimutatta, hogy a **parazita és gazda fajgazdagság** pozitív összefüggést mutat, azaz a gazdafajok számának növekedésével a parazita fajok száma is növekedik. Kamiya és mtsai (2014) szerint a parazita fajgazdagságot befolyásolhatja a **gazda testmérete**, **geográfiai elterjedése**, a **gazda populációdensitása**. Kérdés volt az is, hogy a szélességi körök mentén dél felé haladva növekedik-e a parazita fajgazdagság, ha egyszerre valamennyi ismert parazitát (mikrogomba, növény és állat) figyelembe vesszünk. A testméret, az elterjedés és a denzitás bizonyult általánosan jelentős meghatározó tényezőnek, a földrajzi szélesség nem. Egy nyugat-afrikai vizsgálat szerint a pontyfajok (*Cyprinidae*) kopoltyúin élő közvetlen fejlődésű ektoparazita mótelyfajok (*Monogenea*) száma



11.TA10/2. ábra. A közvetlen fejlődésű mótelyek (*Monogenea*) fajszerelmének növekedik a gazda halfajok (pontyfélék) maximális testméretével. A nagyobb testméret szigetbiogeográfiai értelemben nagyobb kolonizációs felületet jelent a paraziták számára. Az ektoparaziták legtöbbször a kopoltyúkon találhatók [Guégan és mtsai (1992) nyomán módosítva].

és a halfajok maximális testhossza között pozitív korreláció van (11.TA10/2. ábra), azaz a nagyobb testméretű fajokon többféle parazita élt (Guégan és mtsai 1992). Másrészt, sikerrel kimutatták, hogy a szigeteken kevesebb parazita faj van jelen a kontinentális fajkészlethez képest. Az Európában elterjedt barátposzáta (*Sylvia atricapilla*) vonuló faj, de az Azori-szigeteken élő populációk nem vonulnak. A madarakon élősködő tolltetvek fajgazdagsága a szigeteken élő barátposzáta-populációban kisebb (2 faj), mint az európai kontinens területén, specifikusan a csehországi populációban (5 faj). A prevalenciájuk és egyedszámuk viszont fordított viszonyban volt: az Azori-szigeteken (3 szigeten) 50-80% és átlagosan 12 tolltetű volt a madarakon, a cseh populációban ugyanezek a mutatók 3% és



11/33. kép. Barátposzáta (*Sylvia atricapilla*, *Sylviidae*)
Fotó: Michl Gábor

átlagosan kevesebb, mint egy tolltetű fordult elő madáregyedenként (Literák és mtsai 2015).

Az észak- és nyugat-európai tengerparti homokdűnék primer növényi **kolonizációja** a perjék közé tartozó homoknádhoz (*Ammophila arenaria*) kötött. A homoknád után jelenik meg a vörös csenkesz (*Festuca rubra*). Mindkét faj jól tolerálja a homokkal való időleges betakarást. Amennyiben a homok megkötődik, mindkettőt inhibíciós **szukcessziós** folyamatban lecseréli a tengeri sás (*Carex arenaria*), az ezüstoffélékhez tartozó homoktövis (*Hippophae rhamnoides*) és egy rozssal rokon faj, az *Elymus athericus*. A homoknád és később a homoktövis lecserélése azonban nem csak a versenyképesebb fajok megjelenésének köszönhető. A gyökérszónában élő *Tylenchorhynchus* és *Longidorus* genusbba tartozó fonálférgek,



11/34. kép. Homoknád (*Ammophila arenaria*, Poaceae) © creativecommons.org

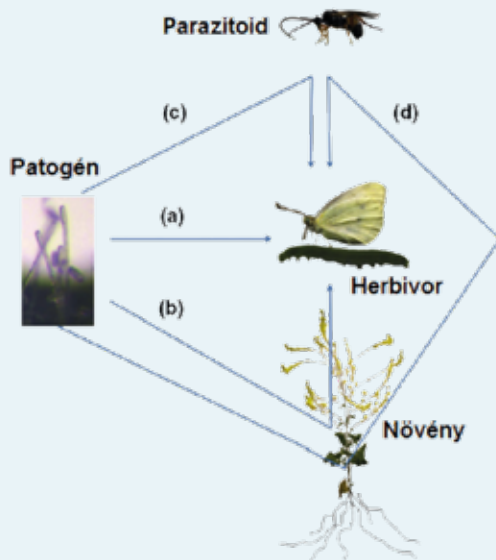
valamint gombafajok jelentősen befolyásolják a következő sukceszionális fázis fajainak sikerét, ui. azok nem fogékonyak a parazitákra (van der Putten és mtsai 1993). Nemcsak a sukcesziós fázisok között, hanem egy fázison belül élő **növényfajok közötti versenyképességet** is befolyásolják paraziták. Egy

négy évig tartó kísérletben kimutatták (Clay és Holah 1999), hogy ugyanabban a sukcesziós állapotban egy növényekben élősködő gomba (*Neotyphodium coenophialum*) (13/6. kép) megváltoztatta a vizsgált közösség szerkezetét, csökkentette a fajgazdagságot. A *N. coenophialum* összfehérje tömege csak 0,1%-a a talaj feletti biomasszájának, ennek ellenére hatása igen jelentős.

A paraziták hatása általában közvetlen, azonban közvetlen is befolyásolhatják a táplálkozási lánc részvevőit (11.TA10/3. ábra) (Tack és Dicke 2013).

11.TA11 PARAZITÁK ÉS AZ EMBER KULTURÁLIS EVOLÚCIÓJA

A paraziták jelentős hatással lehetnek a gének és a kulturális tapasztalat nemzedékek özötti átvitelének együttesére, leegyszerűsítve az ún. **gén-kultúra koevolúcióra**, amelyben az említett két elemet az kapcsolja össze, hogy mindaz, amit az egyed elsajátít, függ a géneitől és viszont, a gének szelekciója függ az adott kulturális környezettől és sajátosságoktól (Feldman és Laland 1996). Például a maláriával szembeni ellenállóképesség egyik formája a sarlósejtes deformált vörösvértest, mely heterozigóta állapotban előnyt nyújt a hordozója számára. A sarlósejtes mutáció gyakorisága Nyugat-Afrikában függ attól, miként él egy humánpopuláció. Ahol az emberek erdőrészeket vágnak ki és mezőgazdasági tevékenységre [jamsz- (*Dioscorea* spp.) termesztésre] használják a területet (slash-and-burn módszer, 18/7. kép), olyan környezetet teremtenek maguknak, ahol az esőzések következtében rengeteg tócsa keletkezik. Ezekben a maláriászúnyogok sikeresen tenyésznek és a maláriás megbetegedés intenzív szelekció alatt tartja a humánpopulációt. Olyan populációkban, ahol szavannajellegű területeken folytatnak termesztést, a csapadékvíz elszivárog, a szelekciós nyomás és a heterozigóta egyedek gyakorisága jóval alacsonyabb. A szelekció eredményeként a „malária-rezisztens” egyedek szaporodási sikere lesz nagyobb (Wiesenfeld 1967). Tehát a szelekció intenzitása korrelációban áll a kulturális sajátosságokkal (itt a jamsz-termesztéssel). A szervezet malária elleni védekezése más hisztokompatibilitási komplex (MHC, Major Histocompatibility Complex) haplotípussal van kapcsolatban Kelet-Afrikában, mint a kontinens nyugati részén. Ennek a komplex genállománynak a változásában is tükröződik a kórokozó szelekciós nyomására adott adaptív válasz (Ebert és Lorenzi 1994). Hasonló példák és az evolúciós összefüggések kifejtése Jablonka és Lamb (2005) könyvében található.



11.TA10/3. ábra. Hipotetikus modell, amelyben közvetlen és közvetett módon hat egy növényi patogén a növényt fogyasztó herbivorra és rajta keresztül parazitoidjára. Közvetlen hatás keletkezhet (a) ha a patogén nemcsak a növényt, hanem a rovar is képes megbetegíteni. (b) Közvetett a hatás, ha a parazita a megbetegített növényen keresztül hat a herbivorra. A növénynek emiatt megváltozik a minősége. (c) Befolyásolhatja a természetes ellenség (parazitoid) magatartását, ami visszahat a herbivorra, végezetül (d) a megbetegített növényen keresztül közvetett módon befolyásolja a természetes ellenséget, például olyan anyagok megváltoztatásával, amelyek a természetes ellenségnek jelzik a herbivor rovar jelenlétét. Ez ismét visszahat a herbivorra, például növeli annak parazitáltságát [Tack és Dicke (2013) nyomán módosítva].

11.TA12 LOKÁLIS ADAPTÁCIÓK A PARAZITA-GAZDA VISZONYBAN

A parazita-gazda viszonyban azt várjuk, hogy a parazita lokálisan adaptálódjon a vele együtt élő (szimpatrikus előforduló) gazdához, ami egy specializációs folyamat eredménye. Így a lokálisan adaptált parazitáknak fertőzőbbnek, rátermettebbnek kell lenniük azon a gazdán, mellyel szimpatrikusán élnek, ahhoz a gazdához képest, melyet megfertőznek, de nem élnek vele együtt (allopatrikus gazda)

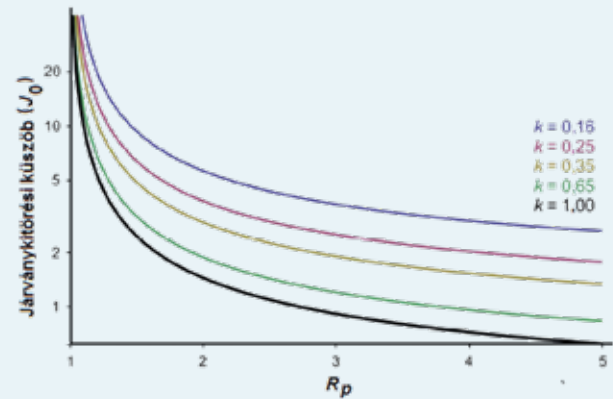
(Koskela és mtsai 2000). A parazita **lokális adaptációját** több parazita–gazda viszonyban is megfigyelték, de vannak vizsgálatok, ahol az adaptációt nem sikerült kimutatni. A parazita lokális adaptációjának háttérében több tényező állhat: környezeti heterogenitás, a gazdához képest gyorsabb szaporodás, más populációkhoz viszonyított eltérő diszperziós ráta és a szelekció intenzitása. Mivel mindkét résztvevő diszperziót mutathat, a lokális adaptáció attól függ, hogy a gazda vagy a parazita diszperziója nagyobb-e. Ha a parazitáé nagyobb, mint a gazdáé, akkor a parazita mutat lokális adaptációt, mert a gazdapopulációk között lesz különbség, és fordítva, ha a gazda diszperziója nagyobb és a parazitáé kisebb, akkor a gazda adaptálódik lokálisan (Morgan és mtsai 2005).

A paraziták lokális adaptációs képessége meghatározza, hogy mennyire hatékonyak **ugyanabban (szimpatrikus) vagy földrajzilag eltérő (allopatrikus) környezetben**. A tapasztalat az, hogy szimpatrikus hatékonyabban fertőznek gyakori gazdagenetípusokat, mint ritkábbakat (Lively és Dybdahl 2000). Ez összefügg a parazita és a gyakori gazdagenetípus koadaptációs kapcsolatával (17.1). Ugyanez a folyamat generálhat lényeges genetikai és fenotípusos polimorfizmust mindkét résztvevőben, amely reprodukcióhoz és később speciációhoz is vezethet. Ilyen események például a gén–génért típusú válasz, az MHC genotípusok szerepe az immunválaszban (az utóbbiban különösen gyors genetikai változások zajlanak), gyakoriságható szelekciós folyamatok, a szexuális szaporodásra irányuló szelekció és mások. Az ízeltlábúak speciációjában szerepet játszhatnak a *Wolbachia* genus fajai (obligát intracelluláris szimbióta baktériumok) is. A paraziták és ragadozók befolyásolják a gazdapopulációk szimpatrikus és allopatrikus elkülönülését. Laboratóriumi mikrokozmosz kísérletekben egy baktérium (*Pseudomonas fluorescens*) és vírus parazitájának (SBW25φ2 fág) viszonyát vizsgálták. Ugyanabban a térben (szimpatrikus), heterogén környezetben és a fág hiányában, a baktérium gyorsan diverzifikálódott niche-specialistává (a médium különböző részeit más-más morfortípusa foglalta el) az ugyanazon forráshasználat miatt kialakult kölcsönhatások következtében. A fág jelenlétében a szimpatrikus diverzifikálódás szignifikánsan lecsökkent a baktérium denzitásának csökkenése miatt. Allopatrikusan (külön edényekben, homogén környezetben), fágok jelenlétében a diverzitás viszont jelentősen megnövekedett a kontrollhoz képest, a baktérium rezisztenciájára gyakorolt szelekciós nyomás miatt (Buckling és Rainey 2002).

11.TA13 JÁRVÁNY KITÖRÉSI ÉS MEGSZŰNÉSI KÜSZÖB

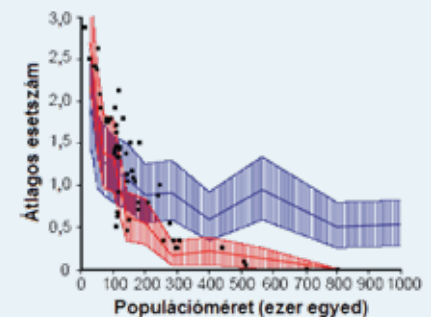
11.TA13.1 Hogyan keletkeznek a járványok?

Egyszerű modellekkel kimutattuk, hogy a fertőzés **terjedéséhez** a parazita populációnövekedési (szaporodási) rátájának (R_p) nagyobb-nak kell lennie 1-nél, másképp kihál (11.2.2). A modell szerint ez csak **végtelen nagy** méretű populációkra igaz. Ha a populáció



11.TA13/1. ábra. A járványkitörési küszöb (J_0) növekvő R_p értékek mellett. A fekete vonal homogén populációt, a többi heterogént jelent (lásd a szöveget), amelyeket különféle betegségek adatai alapján kaptak. A k -értékek a negatív binomiális eloszlás paraméterei, amelyek a betegség diszperzióját jellemzik. Minél kisebb k értéke, annál kevesebb egyed képes járványt okozni. A függőleges tengely logaritmikus beosztású [Hartfield és Alizon (2013) nyomán módosítva].

végtes, akkor a fenti némileg módosul. Ebben az esetben azt a kérdést tehetjük fel, hogy hány fertőzési eset szükséges, hogy egy epidémia biztosan kialakuljon. Amikor egy parazita ritka egy populációban, van arra esély, hogy kihál, aminek az oka a már ismert demográfiai sztochaszticitás. Arra azonban nincs kritérium, hogy egy parazitapopuláció mikor válik veszélyessé és okoz epidémiát. Szükség van egy ún. **járvány kitörési küszöb** (J_0) bevezetésére, amely azon fertőzött gazdaegyedek száma, amely ahhoz szükséges, hogy a járvány kialakuljon és terjedjen. Ha a gazdapopuláció homogén és a fogékony egyedek száma nem merül ki a fertőzés terjedése közben, valamint minden gazdaegyed egyforma valószínűséggel képes másokat megfertőzni, akkor a kórokozó kihálási valószínűsége, amennyiben I fertőzött gazda van jelen $(1/R_p)^I$. (Heterogén gazdapopulációkban, ahol a betegséggel szembeni ellenállóképesség mértéke különbözik, az egyedek nem azonos valószínűséggel fertőznek.) Ha a kihálási valószínűség 0-hoz tart, akkor $J_0 = 1/\log(R_p)$, vagyis ennyi fertőzött egyed szükséges, hogy járvány törjön ki (11.TA13/1. ábra). Ha a kitörési küszöb 1 alá csökken, akkor egyetlen fertőzött egyed is nagy valószínűséggel okozhat járványt (Hartfield és Alizon 2013).



11.TA13/2. ábra. Kanyarjárvány megszűnésének folyamata 1944 és 1968 között 60 angol és walesi város adatai alapján. A fekete pontok az eredeti esetszámokat mutatják (három hét alatt, újabb megbetegedés nélkül megszűnt esetek átlagos száma/év). A kék jelek a klasszikus, a pirosak az újabb, a normál eloszlást feltételező modell alapján kapott eredményeket mutatják (a sávok a 95%-os konfidencia intervallumot jelzik). Az újabb módszer realiztikusabban írta le a megszűnési folyamatot [Keeling és Grenfell (1997) nyomán módosítva].

11.TA13.2 Hogyan szűnnek meg a járványok?

A járványok megszűnésével kapcsolatban az

a kérdés merül fel, hogy mekkora az a gazdapopuláció-méret, amely mellett a betegség tartósan fennmarad (perzisztens) vagy eltűnik? A legegyszerűbb megoldásnak az látszik, ha az egészségügyi hatóságok a regisztrált betegség esetek számát figyelik és amint ez elhanyagolhatóan alacsonnyá válik, a járványt megszüntetnek tekintik (pl. influenza). A valóságban azonban más módszert követnek. Egyrészt az esetek csökkenése ellenére még sok látens fertőzőshordozó egyed lehet a populációban, akik ellenállóak vagy egyéb ok miatt nem jelentkeztek rajtuk a szimptomák. Ők a potenciális fertőző források, amelyek esetleg csak a körülmények folytán (pl. időszakos izoláltságuk) nem robbantanak ki újabb epidémiát. Éppen ezért a hatóságoknak azt a populációméretet kell ismerniük, amely még éppen fenntartja a betegséget (és azt, amely mellett az eltűnik a populációból). Ezt a populációméretet **kritikus közösségméretnek** nevezik (Bartlett 1957). Ez például

a kanyaró (a *Morbilivírus* genus tagjai által okozott, rendkívül fertőző és szövődményei következtében igen súlyos, sokszor halállal végződő betegség) esetében 250-400 ezer embert jelent. Ez az adat 60 angol és walesi város vakcinálás előtti (1944 és 1968 közötti) vizsgálatából származik. (A vakcinálás csak 1963 után kezdődött.) Az említett egyedszám alatt a betegség járványként rendszerint nem észlelhető (egyedeken természetesen igen). Az korábbi epidemiológiai modellek túlbecsülték ezt a számot, mert sztochasztikusan változó tényezők miatt csak bizonytalan becsléseket tudtak adni 1 millió egyed alatt. Ennek oka az volt, hogy a lappangási és fertőzési szakasz elnyúló, exponenciális eloszlásúként vették figyelembe. Ezzel szemben, a jelenleg alkalmazott ún. realiztikus korstrukturált modellek az előbbi helyett inkább normális eloszlást alkalmaznak (Keeling és Grenfell 1997). Ekkor a betegség lecsengése pontosabban becsülhető (11.TA13/2. ábra).

Interspecifikus verseny

12.1 Bevezetés.....	258
12.2 Az interspecifikus verseny alapvető jellemzői.....	258
12.3 Kísérletes és megfigyeléses példák.....	259
12.3.1 Egy korai laborkísérlet: Egysejtűek a kémcsőben.....	259
12.3.2 Szesszilis rákok a tengerparti sziklákon.....	260
12.3.3 Észak-amerikai szalamandrák.....	261
12.3.4 Európai cinegék.....	261
12.4 A Lotka–Volterra-modell.....	262
12.5 Versengő fajok együttélése niche-felosztás nélkül.....	264
12.5.1 Hiányfoltok szerepe az együttelésben.....	264
12.5.2 Fluktuáló ökológiai környezet szerepe az együttelésben.....	264
12.5.3 Foltos környezet szerepe az együttelésben.....	264
12.5.4 Látszólagos verseny.....	265
12.6 Versengő fajok együttélése niche-felosztással.....	265
12.6.1 Verseny a múltban és a jelenben.....	265
12.6.2 Élőhely-kiterjesztés versengő partnerfajok hiányában.....	266
12.6.3 Jellegkülönülés.....	267
12.7 Korlátozott hasonlóság.....	268
12.8 A versengés jelentősége a populációs interakciók között.....	268
Támogató anyagok	
12.TA1 Mutualista antagonizmus és a versengés.....	270
12.TA2 Látszólagos jellegkülönülés.....	270
12.TA3 Fajtaárfelismerési és ökológiai jellegkülönülés.....	271
12.TA4 Változó klíma, változó verseny.....	272
12.TA5 A szociális tanulás versengő fajoknál.....	273
12.TA6 Fajok közötti verseny és az állati személyiség.....	275

12.1 BEVEZETÉS

A természetes élőlényközösségek komplex rendszerek, a környezet, amiben léteznek, sokszor heterogén, a felhasználható források foltokban találhatóak, és a környezeti viszonyok dinamikusan változnak. Ha a készletek elérhetősége csökken, vagy az azokat használó egyedek száma növekszik, felerősödik az egyedek közötti verseny (kompetíció), aminek következtében csökkeni fog az egyedszám. Amikor ugyanazért a készletért versengő egyedek eltérő faji minősítésűek, akkor fajok között (interspecifikus) verseny alakulhat ki. Az azonos fajú egyedek közötti (intraspecifikus) versenyt a 4. fejezetben tárgyaljuk.

Charles Darwin (1859) evolúciós szemléletének formálódásában leginkább az intraspecifikus versengés játszott alapvető szerepet, a fajok közötti verseny csak sporadikusan jelent meg munkáiban. Hasonlóan „elhanyagolt” ez a versenytípus



12/1. kép. Alfred J. Lotka (1880-1949)
© Wikipedia

Charles Elton (1927) állatökológiai könyvében is, amelyben csak a szukcesszió folyamatának taglalásakor kerül elő. A huszadik század első felében Alfred Lotka, Vito Volterra és mások elméleti munkáinak köszönhetően elkezdődött a populációs kapcsolatok, így

az interspecifikus verseny matematikai modellezése, amely komoly inspirációt jelentett a verseny kísérletes vizsgálatához. A nagyhatású brit ökológus, David Lack (1944, 1947), Gause (1934) labor kísérleteit adaptálta a természetben megfigyelhető folyamatokra, és úgy gondolta, hogy a fajok elkülönülésében és a közösségek szerveződésében meghatározó folyamat volt a versengés. E nézet általánossá és uralkodóvá válását az erősen formálódó ökológiai gondolkodásban Evelyn Hutchinson (1957) cikke segítette elő. Napjainkban a kutatók többsége elfogadja az interspecifikus verseny létezését, de gyakoriságát, dinamikáját és közösségalakító szerepének elsődlegességét egyre többen kérdőjelezik meg.

Egy közösségben ugyanazért a forrásért egyszerre sok faj is versenghet, ezt a versengést **diffúz versenynek** nevezik. A versenynek, és természetesen más populációs interakciónak is, evolúciós következményei lehetnek, új fajok keletkezhetnek és meglévők pusztulhatnak ki, jelentősen átalakítva a közösségek összetételét és működését (Pastore és mtsai 2021). Ebben a fejezetben a fajok közötti versenyt két faj interakciójára



12/2. kép. Vito Volterra (1860-1940)
© Wikipedia

szűkítjük le (**a két résztvevős interakciót elemi kapcsolatnak** nevezzük). A természetben egy faj egyedei populációkat alkotnak és a fajok közötti interakciók az eltérő faji minősítésű populációkhoz tartozó egyedek között zajlanak. Ezt figyelembe véve az **interspecifikus verseny** definícióját a következőképpen adhatjuk meg: **különböző faji minősítésű populációk egyedei között zajló versengés, amely egy vagy több korlátozott mennyiségben lévő készlettényezőért folyik.** Az egyszerűbb fogalmazás miatt ebben és más fejezetekben is, a faj kifejezést használjuk a faji minősítésű populáció helyett.

12.2 AZ INTERSPECIFIKUS VERSENY ALAPVETŐ JELLEMZŐI

A versengés definíciója szerint az intra- és az interspecifikus verseny negatívan befolyásolja a versengő egyedeket. A negatív hatás szelekciós szempontból értelmezhető: a versengő egyedek rátermettsége (pl. utódszáma és/vagy túlélése) csökken a nem versengő egyedekéhez képest. Az **interspecifikus versenynél** a negatív hatás gyakran nem azonos mértékben jelentkezik a két faj egyedeinél, vagyis **a hatás aszimmetrikus**. Azaz az erősebb kompetitor faj egyedeinek rátermettsége kevésbé csökken, míg a gyengébb kompetitornál erőteljesebben érvényesül a negatív hatás. A versengés következményeként megjelenő egyedi rátermettséghatások populációs szinten a növekedési ráták változásával értelmezhetők. Lawton és Hassel (1981) kvantitatív elemzése alapján a fajok közötti versengéssel foglalkozó vizsgálatok kétharmadában aszimmetrikus volt a negatív hatás, és csak egyharmadukban tapasztaltak közel szimmetrikus hatást. Az interspecifikus versenynél is megfigyelhető a denzitásfüggés, amit az intraspecifikus verseny kapcsán részletesen tárgyaltunk a 4. fejezetben. Ha nő a versengő egyedek denzitása, függetlenül attól, hogy az egyedek azonos vagy különböző fajhoz tartoznak, akkor a verseny is erőteljesebbé válik.

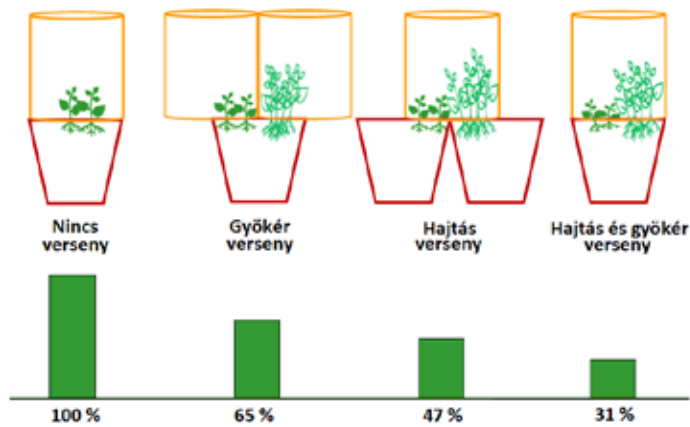
A korlátozott elérhetőségű források megszerzésének, használatának és megtartásának mechanizmusai eltérők lehetnek. Hasonlóan az intraspecifikus versenyhez, ebben az esetben is **két fő típust lehet elkülöníteni. Ezek az interferencia (interference) és a kizsákmányoló (exploitative) verseny.** Az interferencia versengésnél **közvetlen**, sokszor **fizikai kontaktusok** alakulhatnak ki a felek között, például a nagyobb testméret fizikai fölényt jelenthet (12.3.2). A Skócia körüli kisebb szigeteken gyakran tapasztalható, hogy a szécincégék (*Parus major*) és az erdei pintyek (*Fringilla coelebs*) egymással küzdenek a territóriumokért (Reed 1982). A táplálékkészlet szűkössége miatt például az Eigg szigeten a két



12/3. kép. Erdei pinty (*Fringilla coelebs*, Fringillidae)
Fotó: Török Miklós

faj territóriumai nem fedhetnek át. A **közvetett** interakciókon alapuló kizsákmányoló versengésnél a két populáció egyedei általában nem kerülnek fizikai összeütközésbe. A versengő partner jelenlétét az egyébként is limitáló mennyiségben lévő készlet folyamatos csökkenéséből érzékelik. A kizsákmányoló verseny megfélemlithető az intraspecifikus versengésnél bemutatott tolongásos (scramble) típusú versenynek, az interferencia pedig a küzdő vagy konteszt (contest) versengésnek.

Több limitáló forrás esetén mindkét mechanizmus előfordulhat, akár egyetlen egyednél is. Téli időszakban például a szén- és a kék cínegé (*Cyanistes caeruleus*) között közvetlen, fizikai összezapás (interferencia) lehet az éjszakázó odúkért, míg a költési periódusban megfigyelhető táplálékért folytatott versenyük általában kizsákmányoló típusú. Az egyik forrásért folyó versengés befolyásolhatja egy másik forrásért folytatott versengést. Groves és Williams (1975) földbentermő here (*Trifolium subterraneum*) és a nyúlparéj (*Chondrilla juncea*) hajtás és gyökér versengését tesztelték laboratóriumban (12/1. ábra). Korlátozó tényezők nélkül növekvő nyúlparéj termeléséhez



12/1. ábra. Gyökér és hajtás versengés két növényfaj, a földbentermő here (*Trifolium subterraneum*) és a nyúlparéj (*Chondrilla juncea*) üvegházban nevelt egyedei között. Az oszlopdiagram a nyúlparéj száraz tömegben mért produktumát jelöli a versengő partner hiányában mért produktum százalékában. A cserepeken látható okkersárga hengerek átlátszóak voltak és az alsó részükön a légáramlást segítő lyukakkal rendelkeztek és a talajfelszíntől 10 cm-es magasságig fényvisszaverőréteg borította őket, ami megakadályozta az oldalról jövő fények bejutását [Groves és Williams (1975) nyomán módosítva].

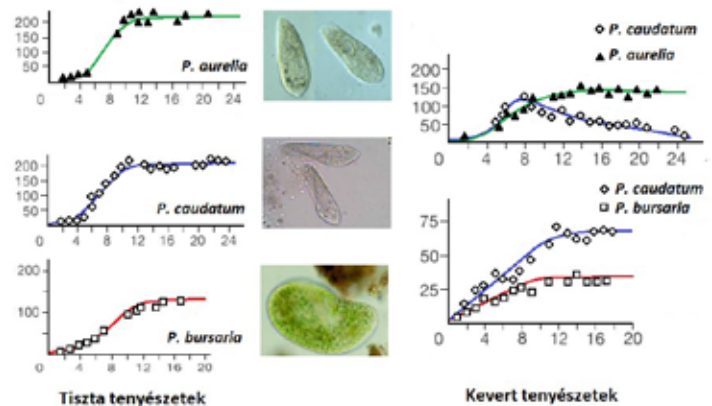
viszonyítva a gyökerek interspecifikus versengésénél 65%-os, a hajtások versengésénél 47%-os, illetve a két szervrendszer szimultán versengésénél a hatások szorzataként előálló 31%-os produktót ért el a nyúlparéj-populáció. Összefoglalva az interspecifikus verseny fő jellegzetességei tehát:

1. **limitált forrásokért folyik,**
2. **a versengő fajok egyedeinek rátermettségét csökkenti,**
3. **a hatás általában aszimmetrikus a versengő feleknél,**
4. **a verseny intenzitása denzitásfüggő és**
5. **két jellemző mechanizmusa az interferencia és a kizsákmányolás.**

12.3 KÍSÉRLETES ÉS MEGFIGYELÉSES PÉLDÁK

12.3.1 Egy korai laborkísérlet: Egysejtűek a kémcsőben

Az orosz biológus, Gause (1934) csillós egysejtűekkel kontrollált körülmények mellett végzett versengéses kísérleteket. Az egyik vizsgálatában három *Paramecium*-fajt (*P. caudatum*, *P. bursaria*, *P. aurelia*) külön-külön tartott kémcsőben, és nézte az egyedszámok

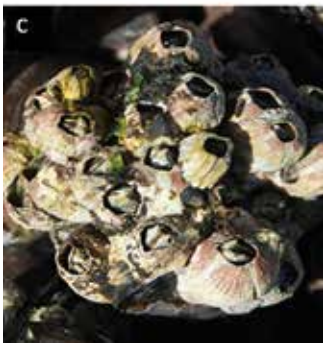


12/2. ábra. Gause (1934) kísérletei szerint kémcsővekben külön-külön tenyésztett három *Paramecium*-faj (bal oldali ábraoszlop) populációjának növekedése kb. két hét alatt elérte a maximális egyedszámot (K érték). Versengő körülmények között (jobb oldali ábraoszlop) a *P. caudatum* és *P. aurelia* kevert tenyészetéből a *P. caudatum* egyedei kipusztultak. A *P. caudatum* és *P. bursaria* kevert tenyészetében viszont mindkét faj egyedei megmaradtak. Az ábrákon a kémcsővenkénti egyedszámok láthatók az idő (napok) függvényében [Gause (1941) és Begon és mtsai (1990) nyomán módosítva].

időbeni alakulását (12/2. ábra), ami tipikus logisztikus populáció-növekedést mutatott. Majd egy-egy kémcsőben párosával helyezte el a papucsállatkafajokat. Az *P. aurelia* és *P. caudatum* párosításnál az *P. aurelia* rövid időn belül teljesen kiszorította a *P. caudatum*-ot, viszont egyedszáma nem érte el a tiszta tenyészetben tapasztalt értéket, ami várható, mert a nyertes fajnál is jelentkezik a versengés negatív hatása. Gause szerint a fajok versengtek, és ennek eredményeként az erősebb faj egyedei kiszorították a gyengébb faj egyedeit, mert igényeik nagyon hasonlóak voltak (**Kompetitív Kizárás Elve**). Együttesen nevelve a *P. caudatum* és a *P. bursaria* párost nem tapasztalta, hogy bármelyik faj kipusztult volna a tenyészetből. A két faj, bár alacsonyabb egyensúlyi egyedszámokkal, de együtt tudott hosszabb időn keresztül is élni. A tiszta tenyészetekhez képest alacsonyabb egyensúlyi egyedszámok ebben az esetben is mutatják a versengés negatív hatását. Gause megfigyelései szerint a két populáció egyedei elkülönültek egymástól („niche differenciáció” történt): a *P. bursaria* egyedei az aljzat közelében táplálkoztak a nagyobb, leülepedett szerves-törmelék-szemcsék felületén élő baktériumokkal, a *P. caudatum* egyedei viszont a kémcső középső

részét foglalták el, és a vízben szuszpendált szerves törmelék felszínén élő baktériumokat fogyasztották.

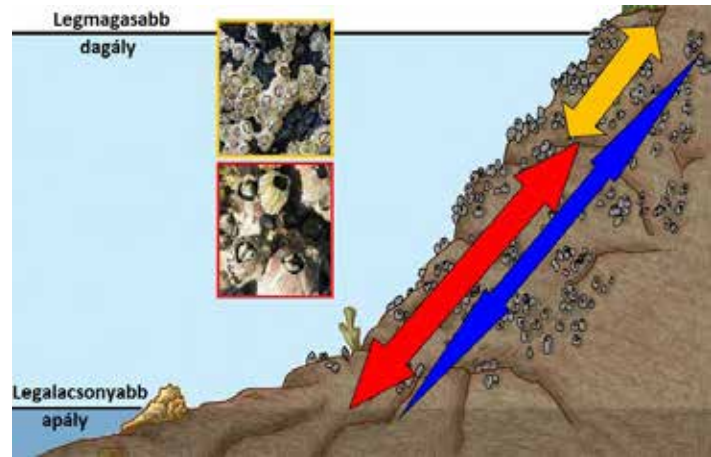
12.3.2 Szesszilis rákok a tengerparti sziklákon



12/4. kép. (A) A kacslábú rákok (*Cirripedia*) lebegő életmódot folytató fejlődési stádiuma, valamint (B) az abból kialakuló atipikus cypris lárva. (C) Az árapály zónában a köveken és sziklákon megtelepedő lárva letapadás után mészlemezekből álló héjat növesztenek, és szesszilis (helytűlő) életmódra váltanak.

A kacslábú rákokhoz (*Cirripedia*) tartozó szesszilis rákfajok sokszor tömegesen lepik el a hullámverés zónájában lévő tengerparti sziklákat. Connell (1961a) Skócia partjainál vizsgálta két faj, a csillagos tengerimakk (*Chthamalus stellatus*) és a közönséges tengerimakk (*Balanus balanoides* [jelenleg *Semibalanus*]) (továbbiakban *Semibalanus*) eloszlását. A két faj szabadon élő lárvai a letelepedéskor hasonló vertikális szinteket választanak (12/4. kép). Az átfedő zónában a helyszűke miatt a növekvő egyedek közül sok elpusztul. A *Semibalanus* egyedek gyorsabban és nagyobbra nőnek, így fizikailag elnyomják a *Chthamalus* egyedeket (12/3. ábra). A versengési zónában esetlegesen túlélő *Chthamalus* egyedek jóval kisebbre nőnek, emiatt kevésbé erős a rögzülésük, és az erősebb áramlások lesodorhatják őket a sziklákról. Kísérletesen

csökkentve a *Semibalanus* egyedek mennyiségét a *Chthamalus* egyedek túlélési esélyét növelni lehetett a mélyebb zónákban is. Connell az eredményekből arra következtetett, hogy a két faj között versengés folyik a „helyért” (valóságban a tengervíz szállította táplálékért), és mivel a középső és alsó zónában a *Semibalanus* egyedek kompetíciós képessége jobb, kiszorítják a másik faj egyedeket. A felső zónában viszont azt figyelhetjük meg, hogy a *Chthamalus* egyedek vannak túlsúlyban a *Semibalanus* egyedekhez képest.



12/3. ábra. A skóciai Millport árapály zónájában két szesszilis kacslábú rákfaj, a közönséges tengerimakk (*Semibalanus balanoides*) és a csillagos tengerimakk (*Chthamalus stellatus*) letelepedő lárvainak (kék sáv) és kifejlett szaporodóképes egyedeknek vertikális eloszlása. A piros sáv a közönséges, a narancssárga a csillagos tengerimakk kifejlett egyedek elhelyezkedését mutatja [Connell (1961b) nyomán módosítva].

Felületesen arra következtethetnénk, hogy itt fordított a versengés kimenetele, és a *Semibalanus* egyedek alulmaradnak a másik fajjal szemben. Ha viszont figyelembe vesszük a fajok szárazságtűrését is (amit Connell részletesen vizsgált), akkor egyértelműbb a letelepedési mintázat. A *Semibalanus* egyedek nagyon rosszul viselik el a szárazra kerülést, a *Chthamalus* egyedek viszont sokkal jobban tűrik a kiszáradást. Vagyis ebben a felső zónában nem a versengés, hanem a szárazságtűrés alakítja ki a letelepedési egyedszámokat. Connell (1961b) kiterjedt vizsgálatai azt is kimutatták, hogy a sziklákon élő kacslábú rákok zonális elhelyezkedésében a predáció (ragadozó csigák, *Nucella lapillus* táplálkozása) is szerepe van. Joan Roughgarden Észak-Amerika nyugati partjainál, szintén kacslábú rákokkal végzett vizsgálatai alapján arra a következtetésre jutott, hogy csak a letelepedő lárva magas denzitása mellett jelentős a versengés (Gaines és



12/5. kép. *Nucella lapillus* (*Muricidae*) táplálkozása kacslábú rákokon © M Talbot

Roughgarden 1985). Ez jellemző a skóciai tengerpartokra és Észak-Amerika csendes-óceáni partvidékének északi részére is. A Csendes-óceán déli partszakaszain sokkal kisebb a letelepedő lárva denzitása, így a versengés kisebb intenzitású, vagy egyáltalán nem mutatható ki. Ha azonban ezeken a helyeken a letelepedő *Semibalanus* lárva denzitása olyan nagy, hogy az elfoglalható helyek több, mint 75%-án megtalálhatók, akkor kimutatható a versengés a két faj között a megfelelő vízborítottságú zónában (a gyakran szárazra kerülő területeken már csak a szárazságtűrő *Chthamalus* egyedek tudnak megmaradni). A denzitások azonban egy

éven belül is erősen változhatnak (kb. 30-hetes ciklusban), így a versengés intenzitása is változik. Ezek a megfigyelések rávilágítanak arra, hogy a nem kellően alapos (pl. rövid idejű megfigyeléseken alapuló) vizsgálatok félrevezető következtetéseket eredményezhetnek.

12.3.3 Észak-amerikai szalamandrák



12/6. kép. Appalache-hegységi szalamandra (*Plethodon jordani*, Plethodontidae)
© Fredlyfish4

pedig a *P. glutinosus* egyedeket (kísérletes *P. jordani* populációk) távolította el. Három területen nem bolygatta a két együtt élő faj egyedeit (kontroll populációk). Öt éven keresztül, minden évben, mind a hét élőhelyen, hat alkalommal megvizsgálta a populáció egyedszámváltozását és korcsoporteloszlását.

A három kontroll terület mindegyikén a *P. jordani* volt a gyakoribb. A *P. glutinosus* kísérletes populációiban jelentősen megnőtt az egyedszám a kiindulási értékekhez képest, ugyanakkor az kísérletes *P. jordani* populációkban az egyedek száma nem növekedett. Az utóbbi populációkban ugyanakkor jelentősen emelkedett az egy- és kétéves korcsoportok aránya. Hairston szerint az **elvonásos kísérlet** egyértelműen bizonyította, hogy a két faj egyedei között versengés folyik. Az interakció aszimmetrikus, és a *P. jordani*, jobb kompetíciós képessége miatt nagyobb populációméretet képes elérni az együttélés alkalmával. A gyengébb kompetíciós képességgel rendelkező *P. glutinosus* egyedeknek is van hatása a *P. jordani* egyedekre, mert az együtt élő populációkhoz képest az kísérletes *P. jordani* populációkban (megszabadulva a kompetitor hatásától) megnövekedett a fiatal korosztályok túlélési esélye.

12.3.4 Európai cinegék

A belga André Dhondt (1977) az előző fejezetben a szalamandráknál alkalmazott manipulációk nélkül is arra a következtetésre jutott, hogy a két gyakori európai cinegefaj a szén- és a kék cinege között intenzív versengés folyhat. A „Gent study” elnevezésű hosszú távú kutatás keretében tizenhét év költésdenzitási és

Az Appalache-hegységi szalamandra (*Plethodon jordani*) és az ezüstös aprófogúszalamandra (*P. glutinosus*) két gyakori szalamandra-faj az Appalache-hegység (USA) déli vonulatának erdei élőhelyein. Hairston (1980) két olyan területről, ahol mindkét faj élt kifogta a *P. jordani* faj egyedeit (kísérletes *P. glutinosus* populációk), két másik közös előfordulású élőhelyről

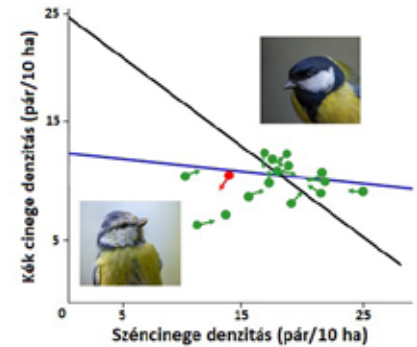


12/7. kép. Ezüstös aprófogú szalamandra (*Plethodon glutinosus*, Plethodontidae)
© Greg Schechter

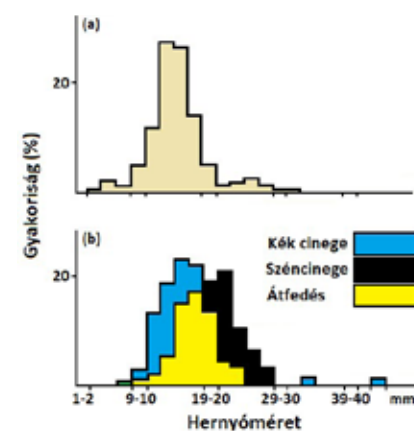
szaporodási adatait elemezte (12/4. ábra), és megállapította, hogy ha a két faj együttes denzitása 27,5 pár/10 ha (amiből 17 pár a szén- és 10,5 pár a kék cinege), akkor a populációk egymásra hatása kb. ugyanakkora. Ha ennél nagyobb a kombinált denzitás, akkor a kék cinege kerül előnybe sikeresebb szaporodása révén. Alacsonyabb kombinált denzitásnál viszont a széncinegék kerülnek előnybe a versengés során. Később manipulációs kísérletekkel is bizonyították Dhondt

korrelatív adatokból levont következtetéseit. Török és Tóth (1999) a Pilis–Visegrádi-hegységben egy hatéves kísérlet során minden évben kísérletesen (az egyik faj egyedének kizárásával) olyan területeket hozott létre, ahol csak a széncinege, vagy csak a kék cinege egyedei költettek, kontrollként szimpatrikusan élő populációkat használt. Kimutatták, hogy a széncinege a versengő partner hiányában nagyobb tömegű fiókákat repített, mint amikor versengésre kényszerült a szimpatrikusan élő helyeken a kék cinegével. Ugyanakkor a kékcinege-fiókák tömege nem különbözött az allopatrikus és szimpatrikusan élő populációkban. Dhondt

feltételezte, hogy a költési időszakban a táplálékért folyhat a cinegék versengése. A feltételezést Török és Tóth (1999) részletes táplálkozási vizsgálatokból nyert adatokkal támasztotta alá. A költési időszakban a fiókákat mindkét cinegefaj túlnyomórészt (60-95%-ban) l o m b f o g y a s z t ó hernyókkal eteti. A fiókanevelés alatt a cinegék táplálékigénye (a költési időszak előttihez képest) 5-7-szeresére is nőhet a nagy



12/4. ábra. Versengő szén- (fekete egyenes) és kék cinegék (kék színű egyenes) nullklínái (azon egyedszám párok összessége, melyek mellett nem növekszik, és nem is csökken a populáció nagysága). A zöld pontok az egyes években mért cinegedenzitásokat jelölik, a belőlük induló nyílak a következő évi adatok felé mutatnak. A denzitások, a piros pont és nyíl kivételével a nullklínák metszéspontja felé mozognak. További magyarázat a szövegben [Dhondt (1977) nyomán módosítva]. Fotók: Török Miklós



12/5. ábra. A hernyók méreteloszlása (a) a táplálékkészletben és (b) a két versengő cinegefaj fiókáknak hordott táplálékában. A kisebb méretű kék cinegék a készletben gyakoribb kisebb hernyókkal, míg a nagyobb termetű széncinegék a készletben jóval ritkább nagyobb hernyókkal etették a fiókáikat [Török és Tóth (1999) nyomán módosítva].

fészkaljak miatt. A nagyobb termetű széncinegék a nagyobb méretű hernyókat, míg a kisebb méretű kék cinegék a kisebbeket fogyasztják. A 12/5. ábrán látható, hogy a készletben található hernyóméretre viszonyítva a széncinegék által fogyasztott nagyobb hernyók ritkábban fordulnak elő. A kék cinegék viszont a leggyakoribb méretű hernyókkal etetik a fiókáikat. A kék cinegék a hernyókért folytatott kizsákmányoló típusú versengésben tehát előnyt élveznek a széncinegékkel szemben. A hernyókészlet évről évre változhat egy adott élőhelyen, így a táplálék elérhetőségének függvényében a verseny intenzitása is jelentősen variálhat (pl. gradációs években nem valószínű a táplálékért folytatott versengés).

A két cinegefaj versengése nemcsak a költési időszakban lehet kiélezett, hanem a téli időszakban is, amikor egy másik készlet válik limitálónak (Dhondt és Eyckerman 1980, Kempnaers és Dhondt 1991). A költőodúkat télen mindkét faj egyedei pihenőhelynek vagy éjszakázóhelynek használják. Különösen a hidegebb és ezért az éjszakai kihűlés miatt veszélyesebb időszakban a két faj egyedei interferencia versengést folytathatnak az éjszakázóodúkéért. Míg a költési időszakban a táplálék keresés során a széncinege nagyobb mérete nem jelentett előnyt a kék cinegével szemben, addig télen a fizikai összecsapások során a másfélszer nagyobb széncinegék sikerrel űzik el a kék cinegékét a limitált mennyiségben elérhető, alkalmas éjszakázóhelyekről, növelve saját és csökkentve a kék cinegék túlélési esélyeit.

Az odúban költő madarak között a versengés (fészkelőhelyekért, táplálékért) nem szorítkozik csak a két cinegefaj közötti elemi populációs interakcióra. Valójában az interakció inkább a 12.1 pontban említett diffúz versengésnek tekinthető, amelyben más gyakori odúban költő fajok (pl. kormos, *Ficedula hypoleuca* vagy örvös légykapó, *F. albicollis*) (5/16. kép) részvétele is erősen feltételezhető (Merilä és Wiggins 1997). Az újabb vizsgálatok szerint egyes többfajú rendszerekben a **szociális tanulás** jelentősen módosíthatja a populációs kapcsolatokat, így a versenyt is (12.TA5).

12.4 A LOTKA-VOLTERRA-MODELL

Mindkét versengő fajnál időben folytonos populációnövekedést feltételezve (a generációk átfednek) induljunk ki a Verhulst–Pearl-féle logisztikus növekedési egyenletből (4.3.1.2) és nézzük meg, hogy milyen feltételek mellett alakulhat ki együttes („stabil” egyensúly) a két versengő populációnál. A hatások vizsgálatához írjuk fel a két faj (1 és 2) populációnövekedési differenciálegyenletét

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \left(\frac{K_1 - N_1}{K_1} \right), \quad (1)$$

$$\frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 \left(\frac{K_2 - N_2}{K_2} \right). \quad (2)$$

Az egyenletekben az N_1 és N_2 folytonosnak tekintett egyedszám, K_1 illetve K_2 a két fajra vonatkozó környezeti eltartóképesség, r_1 és r_2 a két faj populációnövekedési rátája és α_{12} és α_{21} arányossági tényezők, másként **versengési együtthatók**

(kompetíciós koeficiens), amelyek a *per capita* (egy egyedre vonatkozó) kompetíciós hatást fejezik ki. Például α_{12} jelentése, 2-es faj hatása az 1-es fajra, az α_{21} pedig ennek fordítottja, az 1-es faj hatása a 2-es fajra. Az α kompetíciós koeficiens segítségével beépíthetjük az egyik faj hatását a másik faj populációnövekedési egyenletébe. Leegyszerűsítve például α_{12} reciproka azt fejezi ki, hogy hány egyed fejt ki a 2-es fajból az 1-es egyedére ugyanakkora hatást, mint az 1-es faj egyetlen egyede a fajtársára. Ha $\alpha_{12} = 0,1$, akkor a 2-es fajból 10 egyed fejt ki ugyanakkora hatást az 1-es faj egy egyedére, mint a fajtársak közül egyetlen egyed. Az α_{12} segítségével az N_2 -t átkonvertálhatjuk N_1 -é és hozzáadhatjuk az N_1 -hez.

A nemlineáris differenciálegyenlet-rendszer első egyenlete szerint a dN_1/dt egyedszámváltozás sebességét nemcsak a pillanatnyi N_1 egyedszám-növekedés fékezi a $K_1 - N_1$ tényező $K_1 > N_1$ miatt, hanem hozzájárul a fékezéshez a másik versengő faj is, éspedig az α_{12} tényezővel szorzott N_2 egyedszám révén, vagyis az 1-es egyenlet a következőképpen módosul.

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \left(\frac{K_1 - N_1 + \alpha_{12} N_2}{K_1} \right), \text{ átrendezve}$$

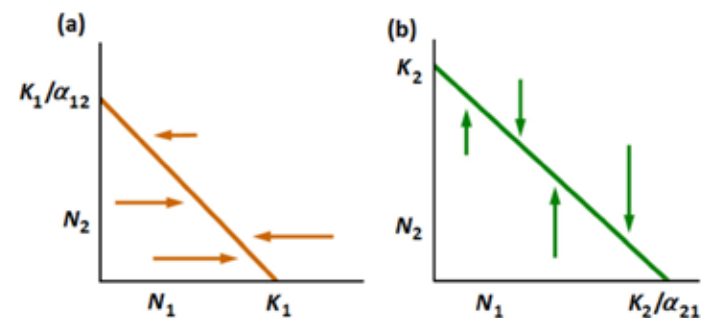
$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \left(\frac{K_1 - N_1 - \alpha_{12} N_2}{K_1} \right). \quad (3)$$

Hasonló egyedszámváltozás áll fenn a másik, versenyben résztvevő faj esetében is:

$$\frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 \left(\frac{K_2 - N_2 - \alpha_{21} N_1}{K_2} \right). \quad (4)$$

A továbbiakban határozzuk meg a két differenciálegyenlethez tartozó nullklínákat, melyek azon (N_1, N_2) egyedszám párok halmazai, másképpen azon (N_1, N_2) állapotok összességei, melyek mellett az egyenletek idő szerinti deriváltja 0-val egyenlő. Az 1-es faj esetében a (3) egyenlet alapján $dN_1/dt = 0$ -ból következően az egyenlet jobb oldala is 0:

$$r_1 N_1 (K_1 - N_1 - \alpha_{12} N_2) = 0. \quad (5)$$



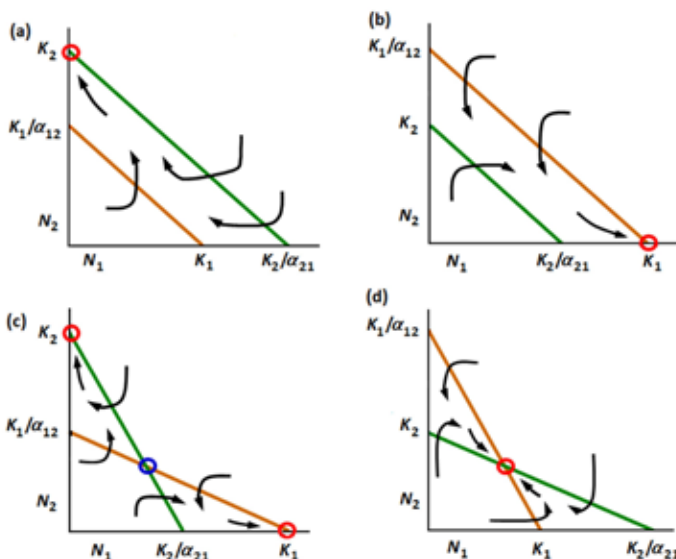
12/6. ábra. Két versengő faj (1-es faj barna szín, 2-es faj zöld szín) nullklínája a Lotka–Volterra-modell alapján. A mindkét fajnál a populációk egyedszáma a nullklíná elérése felé mozdul el (a nyilak mutatják az irányt). A nullklína feletti tartományoknál csökken az egyedszám, alatta viszont nő. (a) Az 1-es faj esetében, ha egyedül van, akkor K_1 -nél éri el az egyensúlyi állapotot, ha versengés van, akkor ez az érték a 2-es fajból K_1/α_{12} egyednek felel meg. A függőleges tengelyen ábrázolt 2-es faj nullklínája K_2 -nél éri el az egyensúlyi állapotot, ami az 1-es fajból K_2/α_{21} egyedet jelent.

vagyis az N_1 nullklína pontjaira ekkor az (N_1, N_2) „állapot-térben” igaz, hogy:

$$N_1 = K_1 - \alpha_{12} N_2 \quad (6)$$

azaz az N_1 - N_2 koordináta-rendszerben (12/6a. ábra) az $N_1 = K_1$ és $N_2 = K_1/\alpha_{12}$ tengelymetszetű egyenes megfelelő része (egyenes szakasz) képezi az N_1 nullklínát. Az N_2 nullklína, hasonló megoldással szintén egyenes szakasz, $N_2 = K_2$ és $N_1 = K_2/\alpha_{21}$ tengelymetszetekkel (12/6b. ábra).

A két fajra vonatkozó nullklínákat tekintve négyféle esetet különböztethetünk meg (12/7. ábra). Két esetben a nullklínák nem metszik egymást, két esetben viszont metszik. A nullklínák a teljes (N_1, N_2) egyedszámtartományt résztartományokra bontják. Az adott faj nullklína feletti tartományában az egyedszáma csökken, alatta növekszik. Az (N_1, N_2) rendszerben



12/7. ábra. Két versengő faj nullklínái négyféle nullklínapárt alkothatnak. Az adott (N_1, N_2) egyedszámon (állapoton) áthaladó pályákat a fekete nyilak mutatják. Az (a) és (b) esetben bármilyen kezdeti egyedszámárból indulunk ki, az a faj nyer és szorítja ki a másikat, amelyik nullklínája másiké felett helyezkedik el. A (c) esetben, vagy az egyik, vagy a másik faj pusztul ki. A nullklínák metszéspontjában egy belsőnyeregpon (instabil egyensúlyi pont, kék kör) található. A piros körök mutatják a lokálisan stabil fixpontokat, amik megfelelelhetnek K_1 -nek és K_2 -nek. Ebben az esetben az interspecifikus hatásoknak nagyobb szerepe van, mint az intraspecifikus hatásoknak. A (d) esetben a két faj egyedszáma aszimptotikusan közelít bizonyos (N_1, N_2) egyedszám párhoz, egy stabil fixponthoz (piros kör), ami az együttélés lehetőségét mutatja. Ennek feltétele, hogy az intraspecifikus hatások erősebbek legyenek az interspecifikusoknál.

a két faj egyedszám párijai Δt idő alatti elmozdulását nyilakkal jelöljük. Az elmozdulási pályák közül csak néhányat ábrázolunk.

- Az (a) esetben az 1-es faj nullklínája a 2-es fajé felett helyezkedik el, a $K_2 < K_1/\alpha_{12}$ és $K_1 > K_2/\alpha_{21}$, így minden nyíl a $(K_1, 0)$ állapotba, azaz a 2-es faj eltűnéséhez vezet. Ez azt mutatja, hogy az 1-es faj erősebb kompetitor, mint a 2-es.
- A (b) esetben $K_2 > K_1/\alpha_{12}$ és $K_1 < K_2/\alpha_{21}$, ezért minden nyíl $(0, K_2)$ állapotba irányul. A 2-es faj egyenesen foglalja

magába az 1-es fajt. Ekkor a 2-es faj a nyertes és az 1-es faj kipusztul.

- A (c) esetben a nullklínák metszéspontjában (részletek mellőzésével) a rendszernek ún. instabil egyensúlyi pontja van. Csekély elmozdulás az instabil pontból vagy az egyik, vagy a másik faj kizáródásához vezet. Másként fogalmazva ebben az esetben mindkét fajnál az interspecifikus hatások az erősebbek. Ilyen eset lehet például a **mutualista antagónizmus** (12.TA1), amit jól szemléltetnek Park (1948, 1954, 1962) kísérletei.
- A (d) esetben viszont t idő elteltével bármilyen állapot „stabil” egyensúlyi ponthoz (fixpont) vezet, ami a két faj együttélését jelenti. Ennek feltétele, hogy $K_2 > K_1/\alpha_{12}$ és $K_1 < K_2/\alpha_{21}$. Másként fogalmazva ilyenkor az intraspecifikus hatások korlátozzák a populációk növekedését és az interspecifikus hatások kevésbé fontosak az együttélés tekintetében.

A természetben kevés megfigyelést végeztek azzal kapcsolatban, hogy az intra- és interspecifikus hatások relatív erősségétől hogyan függ a kompetitorok együttélése. Talán a legismertebb Dhondt (1977) már a 12.3.4 pontban említett vizsgálata a szén- és a kék cinegékkel. A Belgiumban végzett 17 éves vizsgálat eredményei jó egyezést mutattak a 12/7d. ábrán látható Lotka–Volterra-modell predikciójával. A 12/4. ábrán látható pontok az adott évre jellemző szén- és kékcinege-denzitásokat (pár/10 ha) jelölik, míg a pontokból induló nyilak mutatják, hogy a populáció nagyságok milyen irányban mozdultak el a következő költési periódusra. A szén- és a kék cinege egyensúlyi egyenesei úgy metszik egymást, hogy az intraspecifikus denzitásfüggések előbb korlátozzák a populáció növekedését, mint az interspecifikus hatások. A nullklínák meghatározása speciális módszerrel történt (természetes populációknál szinte lehetetlen ezeket megállapítani): Dhondt nyolc kollégájának becslései alapján alakította ki a két faj egyensúlyi egyenesét. Látható, hogy a pontokhoz tartozó nyilak egy kivétellel (ekkor az extrém téli időjárás miatt különleges helyzet alakult ki) mind az egyensúlyi pont felé mutatnak, vagyis a két populáció hajlamos az egyensúlyi helyzet kialakítására.

A Lotka–Volterra egyenletek a gyakran nem érvényesülő előfeltevéseik miatt ritkán alkalmazhatók természetes szituációkra, segítségükkel viszont szemléletessé tehető a fajok közötti verseny kimenetele. A kétfajú kapcsolatokban a kompetíciós együtthatók (α) és az eltartóképesség (K) viszonya szabja meg a verseny kimenetelét, három faj egymásra hatásánál (ezzel itt nem foglalkozunk) az r paraméter is szerepet kap. A többfajú rendszerekben (amilyen a legtöbb valós rendszer) fontos, hogy melyik populáció éri el előbb az egyensúlyi állapotot (erre utal az r értéke).

A Lotka–Volterra-modell predikcióiból és az ismertetett kísérletekből is láthatjuk, hogy két populáció versengése vagy az egyik faj kizáródásához (nehezebben érhető tetten), vagy együttéléshez vezet, ami könnyebben megfigyelhető. Nicheelméleti megközelítéssel (2. fejezet) az előző esetet Hardin (1960)

alliterációjával jellemezhetjük („complete competitors cannot coexist”), amely arra utal, hogy **azonos niche-ű** (reálisabban: nagyon hasonló niche-sel rendelkező) fajok nem élhetnek tartósan egymás mellett. A Gause (1934) nevéhez kapcsolódó és már korábban említett **Kompetitív Kizárás Elve** ugyanezt fejezi ki. Ezt láttuk a *Semibalanus balanoides* és *Chthamalus stellatus*, valamint a *Paramecium caudatum* és *P. aurelia* fajokkal végzett vizsgálatokban. Ezekben az esetekben a versengés eredménye, hogy az egyik faj kiszorítja a másikat. Együttélés esetén a háttérben niche-elkülönülés húzódik meg, vagyis a korlátozottan elérhető források felosztása történik. A fajok niche-e a versengés következményeként (annak elkerülésére vagy mérséklésére) megváltozik és bizonyos mértékű elkülönülést (szegregációt) mutat (ennek nagyságára a 12.7.-ben visszatérünk). A természetben ezzel az esettel találkozunk általában, a versengő fajok egy vagy több niche-tengely mentén elkülönülnek egymástól. Fontos megjegyezni, hogy más folyamatok (pl. predáció) is okozhatnak niche-szegregációt, tehát a niche-elkülönülésből nem lehet a verseny meglétére következtetni (2.2.2). A fenti kísérletekben koegzisztenciát tapasztaltak a *P. caudatum* és *P. bursaria* párosnál, a két észak-amerikai szalamandrafajnál, valamint a két európai cinegefajnál is.

12.5 VERSENGŐ FAJOK EGYÜTTÉLÉSE NICHE-FELOSZTÁS NÉLKÜL

A Lotka–Volterra-modell jóslásai csak „stabil” ökológiai környezetben, meghatározott feltételek mellett érvényesülnek. A természetben az élőhelyek heterogenitása és az előre nem jelezhető hatások változatos kimeneteleket eredményeznek a populációs kapcsolatrendszerekben. Az alábbiakban néhány példát mutatunk, hogy kimutatható niche-szegregáció nélkül is tapasztalhatunk együttélést eltérő versengőképességű fajoknál.

12.5.1 Hiányfoltok szerepe az együttélésben

Az élőhelyek szerkezete állandóan változik. Erdőtüzek, vulkánkitörések vagy egyszerű szélviharok egyaránt okozhatják, hogy egy adott élőhelyen olyan területek (hiányfoltok, lécek, „gap”-ek) jönnek létre, amelyekről kipusztulnak az élőlények, és „szűz” területként lehetőséget adnak az újra benépesülésre. Ezekben a helyeken (ahol sokszor a termőréteg is hiányzik) először a gyenge kompetíciós képességű, pionír (gyors életmenetű) fajok telepednek meg, majd később átveszik az uralmat a jobb kompetíciós képességű fajok. E folyamat játszódik le például a tengerparti hullámverészőnákban is, ahol a tenger görgető hatása miatt bizonyos nagyság alatti kövek felszíne újra és újra benépesíthető hiányfoltként jelenik meg. Észak-Amerika atlanti-óceáni partjainál a „görgethető” köveken először a 60 cm hossza is megnövő *Postelsia palmaeformis* nevű barnamoszat telepszik meg, teljesen benöve a kövek felszínét. Később a kaliforniai kékkagyló (*Mytilus californianus*) letelepedő lárvái

helyet követelnek a köveken, és növekedésnek indulva fokozatosan kiszorítják a barnamoszatot. Ha újabb diszturbancia (görgetés) nem fordul elő, akkor egy idő múlva teljesen eltűnik a barnamoszat, és a köveken csak kagylókat láthatunk. A kékkagylók és a moszatok



12/8. kép. *Postelsia palmaeformis* (Laminariaceae) barnamoszat ©Steve Lonhart /NOAA MBNMS



12/9. kép. Kaliforniai kékkagyló (*Mytilus californianus*, Mytilidae) © National Science Foundation

csak olyan partszakaszokon élhetnek együtt, ahol évente a teljes benépesíthető felület legalább 7%-án keletkeznek hiányfoltok. Az **állandó foltképződés így lehetővé teszi a két faj koegzisztenciáját**. (Lásd még Sousa kísérleteit is a 21.TA5)

12.5.2 Fluktuáló ökológiai környezet szerepe az együttélésben

A niche-elmélet (2.) operatívabbá tételében jelentős szerepet játszó Hutchinson (1961) tengerbiológiai vizsgálatai során azt figyelte meg, hogy egy relatíve „egyszerű” élőhelyen, mint például egy víztestben, igen sok planktonikus faj képes együtt élni kimutatható niche-szegregáció hiányában. Ezt a látszólagos ellentmondást nevezte Hutchinson **plankton paradoxonnak** (the paradox of the plankton). Bár a környezet egyszerűnek tűnhet, a tüzetesebb vizsgálatból kiderül, hogy állandóan változik (fluktuál). Mielőtt a kompetíciós hatások következtében fajok záródnának ki a közösségből, az ökológiai környezet (pl. tengermozgások, felmelegedés, lehűlés miatt) megváltozik, és a jobb kompetíciós képességű fajok egyedszáma jelentősen csökken, így hatásuk a többi fajra gyengül, vagy megszűnik. Az állandó fluktuáció a kompetíciós hatások csökkentésével lehetővé teszi sok száz planktonikus faj együttélését. (Lásd még a 21.3.1.)

12.5.3 Foltos környezet szerepe az együttélésben

A készletek gyakran aggregált (foltos) eloszlásban találhatók a természetben. Ez az eloszlástípus jelentősen befolyásolhatja a fajok, populációk közötti versengést, mert az intraspecifikus (populáción belüli) hatások felerősödnek, és fontosabbakká válnak, mint az interspecifikusak (populációk közötti). Hanski és Kuusela (1977) laboratóriumban állattetemeken élő legyek populációs kapcsolatait vizsgálta. Egy 5 m²-es arénában 50 májdarabot (táplálékfoltok) helyeztek el és a természetes élőhelyeken előforduló döglégyekkel (melyek lárvái a tetegekben fejlődnek) kolonizáltatták azokat. Összesen 9 légyfaj

fejlődött ki az 50 tetemből, de foltonként átlagosan csak 2,7 faj fordult elő. Az egyes légyfajok egyedei egy foltba sok tojást (megtermékenyített petét) raktak, de csak néhány foltot használtak az elérhető 50 közül. Gyakran előfordult, hogy az erős vagy gyenge kompetíciós képességű fajok egyedülként rakták le tojásaikat egy foltba, így a lárvák között „csak” az intraspecifikus versengés szabta meg a bábokból történő kikelés sikerét. A gyengébb kompetíciós képességű fajok így megmenekülhettek a többi fajjal történő versengéstől. Természetesen, ha több faj lárvái is fejlődtek egyetlen táplálékfoltban, akkor a fajok versengőképessége szabta meg a szaporodási sikereket.

12.5.4 Látszólagos verseny

Két együtt élő populáció negatív hatással lehet egymásra, aminek következtében megváltozhat készlethasznosításuk, és csökkenhet az egyedszámuk is. Ha részletesebben megvizsgáljuk az ilyen kapcsolatrendszerket, előfordulhat, hogy nem indokolt a verseny feltételezése. A kimenetüket tekintve versenyre hasonlító, de bizonyítottan más okozati háttérrel rendelkező interspecifikus kapcsolatokat Holt (1977) vizsgálatai nyomán **látszólagos versenynek** nevezik. A látszólagos versenyenél nemcsak a populációk jellegzetes dinamikája mutatja a versenyt, hanem sokszor niche-elkülönülés is tapasztalható, ezért a kapcsolatra gyakran használják a „**versengés az ellen-ségmentes helyekért**” kifejezést is.

A látszólagos és a valódi interspecifikus versengés populációs kapcsolatait a 12/8. ábra szemlélteti. A látszólagos versenyenél egy ragadozó (de lehet egy parazita is) fogyasztja a két, feltételezeten egymással versengő prédapopuláció egyedeit, így a prédafajok a ragadozón keresztül kapcsolatban vannak. A ragadozó az egyik prédafaj egyedeinek fogyasztásával csökkent

annak egyedszámát, ugyanakkor a másik prédafaj egyedeivel is táplálkozik, melynek egyedszáma szintén csökkenhet. A hatékony táplálékfelvétel következtében nő a ragadozó populáció nagysága, ami erősebb predációs nyomást jelent a két prédafajon, így csökkeni fog az egyik vagy mindkét prédapopuláció egyedszáma. Mindkét prédafaj egyedei igyekeznek elkerülni, hogy táplálékká váljanak, ezért például a ragadozómentes helyeket keresik. A két faj egyedei feltehetően különböző módon teszik ezt meg. Ha nem ismernénk a kapcsolatrendszerben a ragadozó létét és szerepét, feltételezhetnénk, hogy a két faj, mivel egyedszámuk csökken, és sokszor nem azonos arányban, versengésben áll, és együttélésük niche-szegregációval realizálódhatott, ami ebben az esetben az eltérő módon hasznosított ragadozómentes helyekre vonatkozik. A látszólagos (indirekt) populációs kapcsolatok bizonyítása, a direkt kapcsolatokhoz hasonlóan, csak kísérletes megközelítéssel lehetséges.

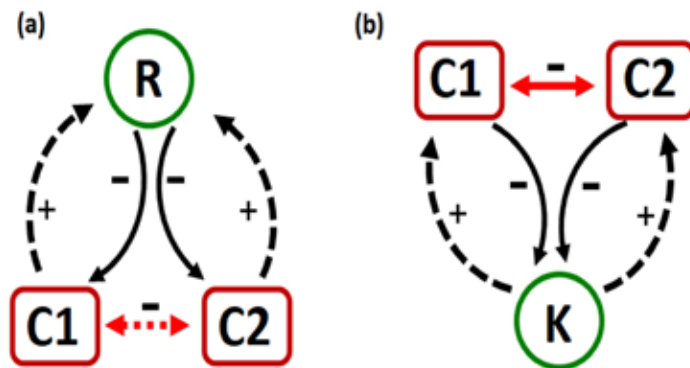
A ragadozók (vagy paraziták) hatására kialakuló látszólagos verseny lehet rövid ideig ható vagy hosszan fennálló. A rövid idejű látszólagos verseny hatása egy generáción belül érzékelhető, amikor például egy növényevő faj egyedszáma jelentősen megnő, és emiatt egy másik növényevő fajon a predációs vagy parazitahatás felerősödik, ami miatt csökkeni fog az egyedszáma (Holt és Lawton 1994). A hosszú távú látszólagos verseny generációkon keresztül is fennállhat, és egy természetes ellenség jelentős egyedszámváltozásokat okozhat a két zsákmánypopulációnál. A látszólagos verseny természetesen nem jelentkezik mindig, amikor két fajnak közös predátora vagy parazitája van.

12.6 VERSENGŐ FAJOK EGYÜTTÉLÉSE NICHE-FELOSZTÁSSAL

12.6.1 Verseny a múltban és a jelenben

A Gause (1934) kísérleteit követő időszakban az oxfordi David Lack (1944, 1971) nézete uralkodott az interspecifikus versenyen kapcsolatban. Lack elismerte a versengés létét, de inkább az evolúciós múltban lejátszódott eseményként tekintett rá. Számára azt jelentették a most látható niche-elkülönülések, hogy a hasonló, sokszor rokon fajok ugyanazon az élőhelyen azért használnak eltérő (vagy eltérő módon) készleteket, hogy elkerüljék a versenyt. A múltban, a fajok szétválásakor, valóban lehetett verseny közöttük. A verseny eredményeként vagy eltűntek fajok, vagy niche-szegregáció történt közöttük és ezt az elkülönülést láthatjuk most. Éppen ennek az elkülönülésnek köszönhető, hogy most már nem kell versenyezniük.

Egyes kutatók a versengés szerepét inkább a közösségek szerveződése szempontjából ítélték meg. MacArthur (1955), Cody (1974) és Diamond (1975) egyaránt azt hangsúlyozta, hogy a versengésnek meghatározó szerepe volt (a múltban) a közösségek felépítésének alakításában, ugyanakkor Wiens



12/8. ábra. A látszólagos és a valódi interspecifikus versengés populációk közötti kapcsolatai. Az (a) ábrán C1 és C2 fajok látszólagos negatív kapcsolatának (szaggatott piros kétirányú nyíl) háttérben a közös predátoruk (R) áll. A (b) ábrán a kizsákmányoló versenyben lévő C1 és C2 faj a közösen fogyasztott limitáló készleten (K) keresztül (folytonos piros kétirányú nyíl) kapcsolódik össze. A fekete nyilak az előnyös (+) és hátrányos (-) kapcsolatokat irányát mutatják. További magyarázat a szövegben.

(1992), Simberloff (1983) és Underwood (1986) úgy gondolták, hogy a múltban lehetett verseny, de az nem terjedt ki minden közösségre, és inkább rövid ideig fennálló folyamat volt, ezért nem lehetett meghatározó szerepe a közösségek alakításában. Szerintük csak részletes, jól megtervezett kísérletek alapján lehet bizonyítani a verseny szerepét a közösségekben. A kísérleti megközelítés természetesen nemcsak a közösségformálódás miatt érdekes, hanem mert a jelenleg folyó versenyt is csak kísérletek segítségével tudjuk igazolni. A verseny közösségek szerveződésében betöltött szerepével részletesen foglalkozunk a 20. fejezetben.

A természetben megfigyelhető niche-elkülönülések bemutatását kezdjük Lack (1971) cinegefajokon végzett megfigyeléseivel. Európa lomberdeinek többségében a három



12/10. kép Barátcinege
(*Poecile palustris*, Paridae)
Fotó: Török Miklós

leggyakoribb cinegefaj a szén-, a barát- (*Parus palustris* [jelenleg *Poecile*]) és a kék cinege. Ezek az énekesfajok rezidensek vagy részlegesen kóborolók, vagyis télen az egyedek többsége a költőhelyük közelében marad. Betts (1955), Gibb (1954) és Lack (1971) részletesen vizsgálták a három faj morfológiai és viselkedési jellegzetességeit (12/1. táblázat). Ezek mindegyike azt mutatja, hogy a három faj különböző potenciális

niche-tengelyek (táplálékméret, táplálékkeresési helystb.) mentén elkülönül egymástól (hasonló példák találhatók a 2.5-ben). A fenti elkülönülésre legalább három magyarázat adódhat:

- A fajok között jelenleg versengés folyik és ennek eredménye az elkülönülés.
- A fajok között korábban volt versengés, jelenleg azonban nincs, és most a korábbi versengés eredményeként kialakult niche-szegregációt tapasztaljuk. Mivel a versengésben lévő populációk „rátermettsége” csökken, evolúciósan előnyt jelent az, ha niche-szegregációval elkerüljük a versengést és így kisebb mértékben csökken a rátermettségük. Ez a folyamat a múltban játszódott le,

12/1. táblázat. Három cinegefaj táplálékkeresési viselkedésének elkülönülése az őszi-téli periódusban angliai erdőkben [Betts (1955), Lack (1971), Gibb (1954) adatai alapján].

Potenciális niche-tengelyek	Szén-cinege	Kék cinege	Barátcinege
Leggyakoribb táplálékméret (mm)	7-8	1-2	3-4
Átlagos keresési magasság (m)	8,8	10,2	7,7
Fő keresési mikroélőhely	Talaj	Vékony ágak	Közepesen vastag ágak

ezért egyesek ezt a **múltbeli verseny „kísértetének”** (ghost of competition past) nevezik.

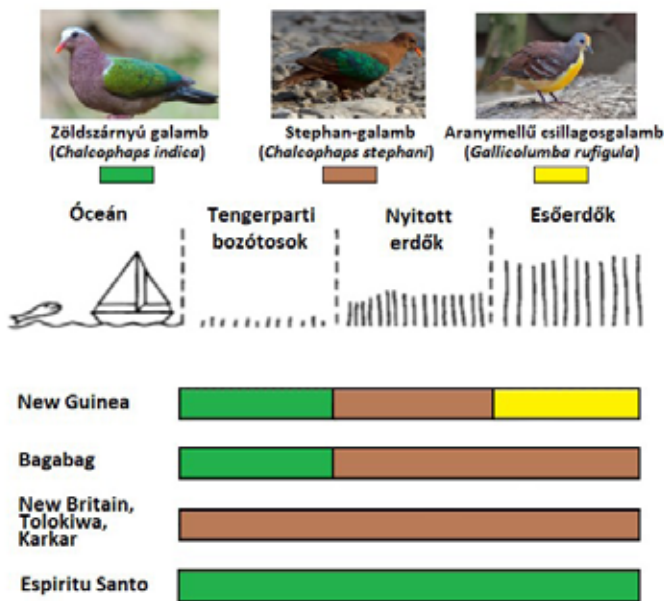
- A tapasztalt elkülönülés a versengéstől független szelekciós hatásokra alakult ki. Tehát a niche-mintázatot nem a fajok egymásra hatása alakította ki, hanem a populációkat egymástól független hatások érték, amelyek eredménye a jelenlegi niche-használat.

Dönteni a három lehetőség közül csak kísérletek segítségével lehet, ami sok esetben nehéz feladat. Az evolúciós változások reprodukálása a legtöbb fajnál természetes körülmények között megoldhatatlan, ezért kísérletekkel csak az első magyarázat érvényességét tudjuk megvizsgálni. Ha azt kapjuk, hogy jelenleg nincs versengés a fajok között, akkor a másik két magyarázat között tervezett kísérletekkel sem tudunk dönteni. Az interspecifikus versengés kísérletes vizsgálatánál két megközelítést szoktak alkalmazni. Az **additív kísérletekben** (főleg növényekkel kapcsolatban alkalmazzák) a szimpatrikusan élő populációknál az egyik populáció méretét megnövelik, és nézik, hogy a versengő partner hogyan reagál a felerősödő kompetíciós hatásra. Az **elvonásos kísérletekben** a szimpatrikusan élő két faj közül az egyik kompetitor egyedeit eltávolítják az élőhelyről és vizsgálják a kompetíció alól felszabadult másik faj demográfiai, niche-hasznosítási és/vagy fenotípusos rátermettségváltozóit. Egy párhuzamos kísérletben a másik faj egyedeit távolítják el a szimpatrikus élőhelyről és mérik az ott maradó faj populációjában a fenti paraméterek változását. Az elvonásos kísérletre példa az észak-amerikai szalamandrakkal végzett kísérlet (12.3.3). A 12.3.4-ben pedig láthattuk, hogy Dhondt (1977) korrelatív adataiból feltételezhető volt a szén- és a kék cinege közötti versengés, de bizonyításhoz kísérletesen (a fajok kölcsönös kizárása a szimpatrikus élőhelyről) kialakított különélő populációk adataira is szükség volt (Minot 1981, Török és Tóth 1999).

12.6.2 Élőhely-kiterjesztés versengő partnerfajok hiányában

Jared Diamond (1975) Új-Guinea szigetein kutatta a gyümölcs-galambok élőhelyválasztását. Azt tapasztalta, hogy azokon a szigeteken, ahol a zöldszárnyú galamb (*Chalcophaps indica*) és a Stephan-galamb (*C. stephani*), valamint az aranymellű csillagosgalamb (*Gallicolumba rufigula*) is előfordul, jellegzetes elkülönülést mutatnak az élőhelytípusok tekintetében (12/9. ábra). A partközeli területeket a zöldszárnyú, a közepes szintmagasságú, ritkás (sokszor másodlagos) erdei területeket a Stephan-galambok, és a szigetek belső részében előforduló esőerdőket az aranymellű galambok népesítették be. Voltak szigetek, ahol hiányzott az aranymellű, ilyenkor a szomszédos élőhelyen élő faj foglalta el a területét. Azokon a szigeteken, ahol csak egy faj fordult elő, ott a faj minden típusú élőhelyen megtalálható volt.

Diamond a habitat elfoglalási mintázatból arra következtetett, hogy a fajok felosztják maguk között az élőhelyeket és ott, ahol valamelyik hiányzik, a másik faj, felszabadulva a hiányzó faj nyomása alól, elfoglalja ezt az élőhelyet is. Diamond számára az élőhelyfelosztás oka egyértelműen a fajok közötti versengés volt. A versengő partner hatásának megszűnésével kapcsolatos szétterjedést (competitive release) nevezik még niche-kiterjesztésnek is. Ez utóbbi elnevezés felületesnek tűnik, mert az élőhely nem tekinthető egy konkrét niche-dimenzióknak (2.2.2)!



12/9. ábra. Három új-guineai földigalambfaj élőhelyfelosztása. A főszigeten a zöldszárnyú galamb (*Chalcophaps indica*) a parti élőhelyeket, a Stephan-galamb (*C. stephani*) a nyitott erdőket és az arany mellű csillagosgalamb (*Gallicolumba rufigula*) pedig a szárazföld belsejében elhelyezkedő esőerdőket népesíti be. Új-Guinea szigetén mindhárom faj él, Bagabagon két faj, a többi feltüntetett szigeten csak egy faj, vagy a Stephan-, vagy a zöldszárnyú galamb fordul elő [Diamond (1975) nyomán módosítva].

12.6.3 Jellegkülönülés

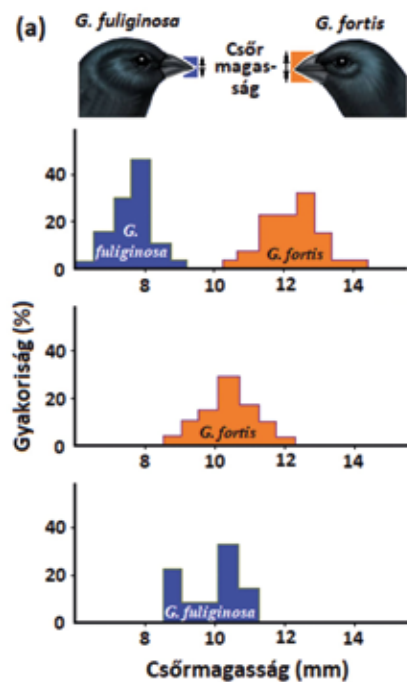
Brown és Wilson (1956) elsőként hívta fel a figyelmet egy érdekes mintázatra, ami növényeknél és állatoknál egyaránt megfigyelhető: a rokon fajok egyedei könnyen megkülönböztethetők, ha szimpatrikusan élnek, viszont az egymástól elkülönült populációkban (allopatrikusan) élő fajok egyedei feltűnően hasonlítanak egymásra. A szimpatrikus élőhelyeken a rokon fajok elkülönülése megnyilvánulhat morfológiai, akusztikus, vizuális vagy viselkedési tulajdonságokban. Brownék ezt **jellegkülönülésnek** vagy **jellegpolarizációnak** (character displacement) nevezték el.

Klasszikus példáját találjuk az ökológiai jellegpolarizációnak a Galápagos-szigeteken élő Darwin-pintyeknél. Darwin vizsgálatait követően Lack (1947) foglalkozott behatóan a galápagosi földipintyekkel, melyek csőr magassága a táplálékként fogyasztott magvak méretétől függ. A csőrméretben, vagyis

egy morfológiai jellegben megfigyelhető elkülönülés tehát utal a készletek hasznosításának különbözőségére. A kis (*Geospiza fuliginosa*) és a közepes földipinty (*G. fortis*) allopatrikusan előforduló populációiban megmérve a csőr magasságokat azt tapasztalta, hogy azok nagyfokú hasonlóságot mutatnak (12/10. ábra). Egyes szigeteken azonban együtt él a két faj, és ilyenkor a csőrméretük jelentősen különbözik. Lack feltételezte, hogy a közös táplálékforrásért folytatott versengés eredménye a csőrméretük elkülönülése. Dolph Schluter részletes készletfelmérései, táplálkozási és populációdinamikai vizsgálatokkal támasztotta

alá, hogy a jellegpolarizáció háttérben valóban a versengés áll (Schluter és Grant 1984, Schluter és mtsai 1985). Erős környezeti változások (pl. az El Niño hatások, 28.TA1) szinte láthatóvá tehetik az evolúciós folyamatokat a fajszegény közösségekben, így átírhatják az eddig megismert mintázatokat a Galápagos-szigeteken is. Egy 1984-ben kialakuló száraz időszak hatására a Daphne szigeten élő kis földipintyek közül a kisebb csőrméretűek tudtak túlélni és szaporodni (és örökíteni csőrméretüket), mivel a fő táplálékukat jelentő királydinnyefélékhez tartozó *Tribulus cistoides* (Zygophyllaceae) faj magvainak nagyobb része az átlagosnál csak kisebb méretűre fejlődhetett (Grant és Grant 1993).

A kisebb csőrméret elterjedésében szerepet kaphatott a nagy földipinty (*G. magnirostris*) is, amely két évvel korábban jelent meg és telepedett le a szigeten. Ez a faj a nagyobb méretű, keményebb magokat hatékonyan képes fogyasztani. A nagyobb magokat a kis földipinty nagyobb egyedei is

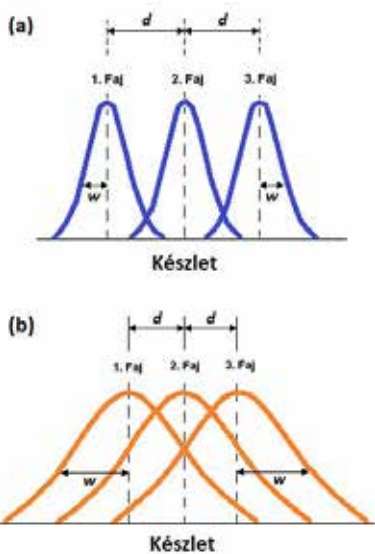


12/10. ábra. Ökológiai jellegkülönülés két galápagosi földipintyfajnál. A kis (*Geospiza fuliginosa*) és a közepes földipinty (*G. fortis*) csőr magassága nagyon hasonló eloszlást mutat az allopatrikus élőhelyeken (Daphne, illetve Los Hermanos szigeten) viszont jelentős különbséget tapasztalhatunk Pinta és Marchena szigeteken, ahol szimpatrikusan fordulnak elő [Lack (1947) nyomán módosítva].

fogyasztották korábban. A két faj közötti verseny csökkentésére jellegkülönülés indulhatott el, a kis földipinty főleg a kisebb magvakkal táplálkozott, a nagy pedig a nagyobbakkal. Grant és Grant (2008) részletes vizsgálatokkal bizonyították, hogy alig több mint 20 év alatt valóban megtörtént a két faj csőrméretének elkülönülése, ami a *Tribulus cistoides* eltérő méretű magvainak fogyasztásához kapcsolható.

12.7 KORLÁTOZOTT HASONLÓSÁG

A koegzisztencia lehetőségét legtöbbször niche-elkülönüléshez kötik. Vajon milyen nagyságúnak kell lennie a niche-elkülönülésnek, hogy létrejöjjön a „stabil” (fennmaradó) együttélés? Másképpen fogalmazva, ha két populáció készlethasznosítását a készlettengely mentén közelítjük egymáshoz, mikor erősödik fel a versengés, és mikor lép életbe a Kompetitív Kizárás Elve, vagyis **mekkora hasonlóságot** (limiting similarity) **képesek a versengő populációk tolerálni?** MacArthur és Levins (1967) elméleti fejtegetéseit Robert May (1973a) építette egy egyszerű modellbe, amihez a 12/11. ábrán látható készlethasznosítási görbéket feltételezte. Vegyünk három fajt, melyek hasznosítási görbéje folytonos, normál eloszlású és hasonló alakú (ebben az esetben a kompetíciós hatás szimmetrikus, mindhárom fajnál azonos értékű).



12/11. ábra. Korlátozott hasonlóság. May (1973) modellje összekapcsolja a niche-átfedés mértékét a fajok közötti versengés erősségével. (a) A fajok közötti versengés hiányát vagy csekély voltát jelezheti, hogy a három faj készlethasznosítási görbéje között kicsik az átfedések. (b) Ha a fajok közötti átfedések nagyok, akkor intenzív versengést feltételezünk. (d = két hasznosítási csúcs távolsága, w = szórás, ami a niche-szélességgel arányos.) További magyarázat a szövegben [May (1973a) és Begon és mtsai (1990) nyomán módosítva].

Kicsi az esélye, hogy természetes körülmények között ennyire hasonlóságot találjunk. Jelölje d a csúcsok közötti távolságot, w pedig a szórást, ami megfeleltethető a niche-szélességnek. May modelljében a kompetíciós koefficiens, az α következőképpen függ a d -tól és a w -tól:

$$\alpha = e^{-\frac{d^2}{4w^2}}$$

Ha a d nagy w -hez képest, a fajok közötti átfedések kisebbek, az α értéke kisebb, ezért a köztük lévő versengés is kisebb mértékű. Ha viszont d kisebb, mint w , akkor a fajok közötti átfedés sokkal jelentősebb, α értéke nagy, a versengés is jelentősebb.

May szimulációval kereste a választ arra, hogy az átfedések mértéke miként befolyásolja az egyedszámváltozásokat, vagyis milyen feltételek mellett alakulhat ki a fajok együttélése (12/12. ábra). (K_1 és K_2 azonos, az egyszerűség miatt May K_3 -at egyenlőnek tekintette K_1 -el.) Látható, ha $d/w < 1$ -nél, akkor finoman egyensúlyozott egyedszámok mellett is csak egy törékeny egyensúly alakulhat ki, egyébként minden más aránynál instabil a rendszer, és az egyik faj kiszorítja a másikat. A $1 < d/w < 3$ tartományban a kiindulási egyedszámok függvényében stabil és instabil együttélések alakulhatnak ki, $d/w > 3$ esetében stabil koegzisztencia lehetséges a fajok között.

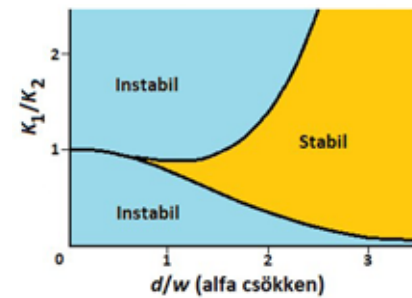
A modell kevés realitást tükröző előfeltevései mellett problémaként merül fel, hogy csak egy készlettényező szerepel benne. Több forrástengely esetén a fajok között nagyobb mértékű hasonlóság is megengedett (lásd még 2. fejezet). May determinisztikus modellje nyilván nem veszi figyelembe a sztochasztikus folyamatokat és a környezeti heterogenitást sem, melyek a 12.4.3 pontban ismertetett példák szerint lehetővé teszik $d/w < 1$ mellett is a stabil koegzisztenciát. A korlátok ellenére érdemes May-modelljét bemutatni, mert egyszerűsége segít megérteni, hogy a niche-szétválás hogyan vezethet a versengő fajok együttéléséhez. Egyes kutatók szerint egy adott környezetben a közösségben élő fajok legtöbbször együttesen evolválódtak, ami a populációk között az ún. **optimális hasonlóság** (optimal similarity) kialakulását eredményezte. Elméleti vizsgálatok azt mutatják, hogy az optimális hasonlóság kisebb (vagyis a fajok távolabb helyezkednek el egymáshoz képest), mint az itt tárgyalt a korlátozott hasonlóság.

Ha a d nagy w -hez képest, a fajok közötti átfedések kisebbek, az α értéke kisebb, ezért a köztük lévő versengés is kisebb mértékű. Ha viszont d kisebb, mint w , akkor a fajok közötti átfedés sokkal jelentősebb, α értéke nagy, a versengés is jelentősebb.

A limitált hasonlóság problémaköre átvezet a közösségeket alkotó **fajok közötti limitált morfológiai hasonlósághoz**. Tapasztalati tényekre alapozva Hutchinson (1959) egy limitált morfológiai hasonlóság szabályt is alkotott.

12.8 A VERSENGÉS JELENTŐSÉGE A POPULÁCIÓS INTERAKCIÓK KÖZÖTT

A fenti fejezetekből láthatjuk, hogy az interspecifikus kompetíció valós kapcsolatrendszer a természetben, bár tényleges



12/12. ábra. Korlátozott hasonlóság. May (1973) szimulációs vizsgálata szerint a stabilitási viszonyok a d/w nagyságától függenek. K_1 és K_2 az 1., illetve a 2. faj környezeti eltartókapossága. $d/w < 1$ -nél instabil (kék terület) a fajok közötti egyensúly, egyik faj kiszoríthatja a másikat. $1 < d/w < 3$ esetén az egyedszámviszonyoktól függően az egyensúly lehet stabil (együttélés alakul ki, sárga terület) vagy instabil (fajkizáródás, extinkció történik). $d/w > 3$ -nál stabil egyensúly alakul ki a fajok között [May (1973a) és Begon és mtsai (1990) nyomán módosítva].

működését leginkább csak kísérletes módszerekkel bizonyíthatjuk. E populációs kapcsolatrendszer „fontosságának” megítélése legalább olyan nehéz probléma, mint magának a kapcsolatnak a kimutatása. John Connell és Thomas Schoener 1983-ban készített egy-egy összefoglaló tanulmányt a versengés kísérletes eredményeinek feldolgozásával. A két tudományos cikk az *The American Naturalist* folyóirat ugyanazon számában jelent meg. Mindkettő az irodalomban fellelhető publikációk alapján próbálták ki a versengés „jelentőségét” meghatározni. Connell (1983) munkájában 215 fajjal végzett összesen 527 kísérlet szerepelt. A kísérletek 40%-ánál, a fajok esetében pedig 55%-ban mutattak ki interspecifikus versengést. A cikkekben leggyakrabban a 4 fajjal végzett kísérletek fordultak elő. Ebben az esetben potenciálisan 6 fajpár alakítható ki. Ezek közül 3 párosításban a szomszédok fednek át, vagyis ezeknél megvan a versengés lehetősége. Az 50% körüli versengés megfelel ennek az aránynak. Növelve a fajok számát csökken a versengő fajpárok aránya, viszont két fajjal végzett vizsgálatokban 90% körül talált interspecifikus versengést. Connell végkövetkeztetése az volt, hogy nem jelentős az interspecifikus versengés a fajok közötti kapcsolatrendszerben.

Schoener (1983a) pontosan az ellenkező következtetésre jutott, mint Connell, vagyis gyakori jelenségnek találta a fajok közötti versengést. A feldolgozott kb. 150 kísérlet 90%-ánál kimutatható volt a versengés, a kísérletekbe vont fajoknak pedig 77%-a résztvevője volt a versengéseknek. Schoener szerint a tengeri szervezeteknél gyakoribb volt a versengés, mint a szárazföldiekénél. A szárazföldiekben belül viszont a ragadozók, a dögevők és a magevők között gyakoribb a versengés, mint a herbivoroknál.

1986-ban ugyancsak a *The American Naturalist* folyóiratban publikáltak egy rövid összefoglalót Ferson és munkatársai a következő címmel: „Versengő összefoglalók, avagy miért nem ért egyet Connell és Schoener?” (mármint az interspecifikus versengés jelentőségének megítélésében). Szerintük az alábbi

érvek miatt nem igazán használható egyik összefoglaló sem az interspecifikus versengés szerepének megítéléséhez:

- Az összefoglalókhoz használt irodalombázis jelentősen eltért a két kutatónál.
- Connell és Schoener más kritériumok alapján szelektált az irodalomból. Ezenkívül másként is interpretálták a publikált eredményeket, ami fontos szerepet kaphatott a verseny fontosságának megítélésében. Például Connell kritériumai alapján Schoenernél a fajokra kapott 77%-os gyakoriság csak 66-os lenne.
- Az igazi probléma azonban az, hogy mindkettőjük kérdésfeltevése rossz. Ha a versengés fontosságát akarjuk kideríteni, akkor nem elégséges a versengés előfordulásának gyakoriságát megállapítani. Reálisabb kérdésfeltevés, ha más populációs kapcsolatok (predáció, parazitizmus stb.) jelentőségéhez hasonlítjuk az interspecifikus versengést.
- Végül felróták, hogy az irodalomból vett példák (adatok) nem minősíthetők a természetben lejátszódó folyamatok véletlenszerű mintavételezésének, mivel a szerkesztők általában „belső kényszert” éreznek arra, hogy a pozitív eredményeket inkább elfogadják, mint azokat a munkákat, ahol nem mutatnak ki egymásra hatást a fajok között. (A 21.3.1.1-ben a témához kapcsolódó további megjegyzések találhatók.)

A Connell–Schoener vitát követő kiterjedt elméleti és az empirikus vizsgálatok mára világossá tették, hogy a versengés mellett a populációs interakciók mindegyike fontos eleme lehet a közösségek szerveződésének és működésének. Napjainkban a klímaváltozás egyre erősödő hatása, az idegen honos fajok térhódítása, a természetes élőhelyek fokozódó pusztulása és más, az antropocénre jellemző folyamatok inspirálóan hatnak a versengéssel kapcsolatos vizsgálatokra is (Moller és mtsai 2020, Åkesson és mtsai 2021, Govaert és mtsai 2021, Neuman és Pinter-Wollman 2022).

12.TA1 MUTUALISTA ANTAGONIZMUS ÉS A VERSENGÉS

Előfordul, hogy két faj versengése során a fajok egymásra hatása sokkal jelentősebb, mint a fajtársak közötti versengés, ezt az esetet nevezik **mutualista antagonizmusnak** („kölcsonös ellentét”).



12/11. kép. Kis lisztbogár (*Tribolium confusum*, Tenebrionidae) © Sarefo

Thomas Park (1948, 1954, 1962) a II. világháborút követő évtizedekben lisztbogarakkal kísérletezett és eredményei jelentős hatással voltak az interspecifikus verseny elméletének fejlődésére. Kísérletei általában 4-6 évig tartottak, és több mint 400 laborpopulációt és 3 millió bogáregyedet vizsgált. Park a *Tribolium* genusba tartozó két lisztbogárfaj (*T. confusum*, *T.*

castaneum) egyedeit egyszerűen búzaliszton tartotta, és tenyésztette. A bogarak a táplálékért versenyezhettek, ugyanakkor más táplálékot is fogyasztottak, mert egyidőben predátorok és részben kannibálok is voltak. Mindkét faj lárvái és kifejlett egyedei a mozdulatlan fejlődési alakokat, a tojásokat és a bábokat is fogyasztották függetlenül faji hovatartozásuktól. Park kísérletei szerint a reciprok predáció jóval erőteljesebben érintette a populációkat, mint a kannibalizmus (Park 1965). Vagyis az interspecifikus hatások erősebbek voltak, mint az intraspecifikusak. Bármilyen is a mechanizmus, ami a mutualista antagonizmus mögött rejlik, a Lotka–Volterra-modell (12.4) azt jóslja, hogy ilyenkor a versengő populációk relatív



12/12. kép. Kukorica-kislisztbogár (*Tribolium castaneum*, Tenebrionidae) © Sarefo

dobozokban (inszektáriumok-

denzitása szabja meg a versengés kimenetelét. Park is ezt tapasztalta, amikor különböző környezeti feltételek mellett vizsgálta a versengés eredményeit. Ismert volt, de Park kísérletekkel is igazolta, hogy a *T. castaneum* a meleg és relatíve nedves környezetet szereti, míg a *T. confusum* a hideg és száraz körülmények között éri el a legnagyobb egedszámot. A 12.TA1/1. táblázat összefoglalja, hogy a különböző hőmérséklet és nedvességtartalom-kombinációk mellett végzett kísérletekben (kombinációként 20-30 kísérlet átlaga a százalékos megoszlás) milyen arányban nyerték a versengést a fajok. A modell predikciójának megfelelően a *T. castaneum* (meleg és nedves környezetben) vagy a *T. confusum* (hideg és száraz környezetben) nyert 100%-ban, de átmeneti hőmérsékleteken és köztes nedvességtartományokban, a nyeres valószínűsége nagy változatosságot mutatott.

12.TA2 LÁTSZÓLAGOS JELLEGKÜLÖNÜLÉS

Fenchel (1975) Dánia tengerparti területein élő hasas vízcsigát (*Hydrobia ventrosa* [jelenleg *Ecrobia*]) és az iszapcsigát (*H. ulvae* [jelenleg *Peringia*]) vizsgálta. A néhány milliméteres csigák átlagmérete az allopatrikus élőhelyeken megegyezett, míg szimpatikus előforduláskor az iszapcsiga házmérete nagyobb volt, mint a hasas vízcsigá egyedeké (12.TA2/1. ábra). A házméreten kívül a csigák által fogyasztott táplálék szemcsék méretében is különbséget találtak. A vártan megfelelően a nagyobb méretű iszapcsigák fogyasztották a nagyobb méretű táplálékot (Fenchel és



12/13. kép. Hasas vízcsga (*Ecrobia ventrosa*, Hydrobiidae) © H. Zell

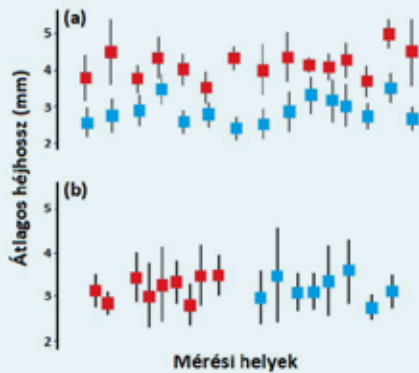


12/14. kép. Iszapcsiga (*Peringia ulvae*, Hydrobiidae) © H. Zell

Kofoed 1976, 12.TA2/2. ábra). Fenchel megfigyelése megalapozott példának tűnt a versengés alakította ökológiai jellegkülönülésre (csigaház mérete alapján). Pár évvel Fenchel kutatásai után Cherrill és James (1978) ugyanezeket a fajokat tanulmányozták Anglia tengerpartjainál. Részletesen felmérték a két faj élőhelyeinek jellegzetességeit, és azt tapasztalták, hogy az **allopatrikus és szimpatikus élőhelyek eltérnek egymástól**, legalábbis Angliában. A szimpatikus területeken kicsi az árapály mozgás, és sekély vízben élnek a populációk. Azokon a helyeken, ahol az iszapcsiga él allopatrikusan, erős az árapály hatás, míg a hasas vízcsga allopatrikus élőhelyei szinte árapálymenteseknek tekinthetők. Kísérletesen azt is kimutatták, hogy az iszapcsiga

12.TA1/1. táblázat. Két, *Tribolium* genusba tartozó lisztbogárfaj által megnyert versengések százalékos megoszlása a különböző hőmérséklet- és páratartalom-kombinációk esetén [Park (1954) nyomán módosítva].

Hőmérséklet	Nedvesség	<i>T. confusum</i>	<i>T. castaneum</i>
Hideg	Száraz	100	0
	Nedves	71	29
Átmeneti	Száraz	87	13
	Nedves	14	86
Meleg	Száraz	90	10
	Nedves	0	100

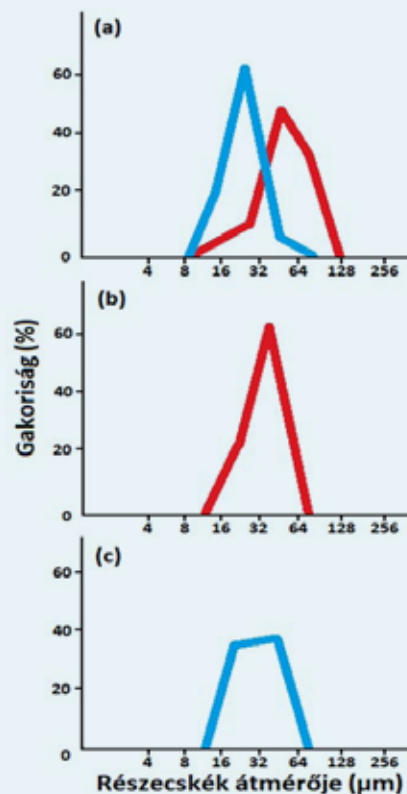


12.TA2/1. ábra. Dánia tengerpartjainál élő iszapcsigák (piros négyzet) és hasas vízcisgák (kék négyzet) héjhossza (a) kifejezett elkülönülést mutatva vizsgált 15 szimpatikus élőhelyen. (b) Az allopatrikus élőhelyeken (17 hely) a két faj átlagos héjhossza nagyfokú hasonlóságot mutat. A négyzetek egy adott területen mért egyedek héjhosszáinak átlagát mutatják (függőleges vonal a szórást jelöli) [Fenchel (1975) nyomán módosítva].

is az élőhely különbözősége okozhatja a morfológiai különbségeket a szimpatikusan élő két populációban. Az iszapcsiga nagyobbra növeszti házát a sekély, áramlástól elzárt, lagúnaszerű élőhelyeken, melyeken a hasas vízcisiga is előfordul.

Fenchel vizsgálataiban a szimpatikus élőhelyen nagyobb méretükkel elkülönülő iszapcsiga egyedek Cherrillék és Saloniemi vizsgálatának fényében nem biztos, hogy a versengés elkerülése miatt lettek nagyobbak, hiszen a sekély vízű, szimpatikus élőhelyeken az iszapcsiga egyedek eleve nagyobbra nőnek.

sokkal gyorsabban nő, és nagyobb testméretet ér el a kevésbé erős árapály zónában. A hasas vízcisgára vonatkozóan nem végeztek növekedési vizsgálatokat. Saloniemi (1993) a Balti-tenger finnországi partjainál vizsgálta ugyanezeket a fajokat, és szintén erős jellegpolarizációt talált a szimpatikus populációkban. Bár e tengerpartszakaszokon az allopatrikus hasas vízcisiga populációk nagyon ritkák, a vizsgálatokból egyértelműen az derült ki, hogy ebben az esetben



12.TA2/2. ábra. Az iszapcsiga (piros vonal) és a hasas vízcisiga (kék vonal) által fogyasztott táplálék szemcsék méreteloszlása (μm) (a) egy szimpatikus és (b,c) két allopatrikus élőhelyen. A vízszintes tengely logaritmikus beosztású [Fenchel és Kofoed (1976) nyomán módosítva].

12.TA3 FAJTÁRSFELISMERÉSI ÉS ÖKOLÓGIAI JELLEGELKÜLÖNÜLÉS

A jellegkülönülések vizsgálatok már a folyamat eredményét tapasztaljuk (magát az elkülönülést), a kezdetét és az időbeliségét nehezen tudjuk tetten érni. Felmerülhet a kérdés, hogy a kiindulási (allopatrikus) populációk egyedeire jellemző jelek változnak-e meg, ha a két populáció egyedei együtt élnek egy élőhelyen, vagy éppen ellenkezően, a szimpatikusan élő két faj egyedeinek eltérő morfológia bélyegei válnak hasonlónak, ha a fajok egyedei allopatrikus populációkat formálnak. Ez utóbbi folyamatot **jellegkiterjesztésnek** is nevezik.

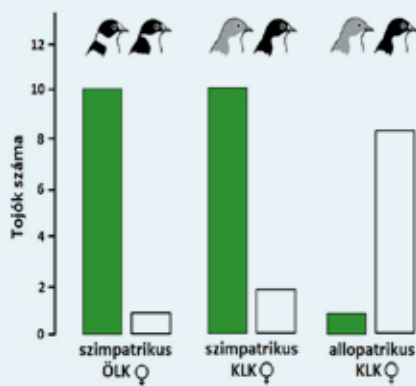
A 12.6.3 pontban ismertetett **ökológiai jellegkülönülés** hátterében a szimpatikusan élő fajok egyedeinek versengése húzódnak meg. A versengés következtében a limitált készletek felosztása, niche-szegregáció is megfigyelhető. Fontos megjegyezni, hogy az ökológiai elkülönülés, például a galápagosi pintyeknél tapasztalt csörméret-elkülönülés, ami hatékonyabb magkéslet-felhasználást eredményez, szintén evolúciós következményekkel jár. Az elkülönülés csökkenti a versengést, és egyben növeli a rátermettséget, vagyis az evolúciós értelemben vett sikerességet.

A **fajtaársfelismerési jellegkülönüléssel** (azaz az együtt élő rokon fajok egyedei morfológiai, színezeti, hangadási, illatanyag kibocsájtási különbségek alapján elkülöníthetők) általában a szimpatikusan élő rokon fajoknál találkozhatunk. A fajtaársak biztos felismerése és ezáltal a hibridizáció elkerülése a párba állások során vitathatatlan reprodukciós (evolúciós) előnyként jelentkezik. Az irodalomban a fajtaársfelismerési elkülönülést **evolúciós jellegkülönülésnek** nevezik. Fontos azonban megjegyezni, hogy a fajtaársfelismerési és az ökológiai jellegkülönülésnek is van hatása a rátermettségre, így mindkettő evolúciós hatású (ezért mi az evolúciós jellegpolarizáció helyett a fajtaársfelismerési jellegpolarizáció kifejezést használjuk).

A szaporodási siker talán a legfontosabb összetevője az egyed rátermettségének. A nőstények párválasztása alapvetően a (direkt és indirekt előnyök szempontjából) megfelelő fajtaárs-hím választását jelenti. Szimpatikusan élő rokon fajok esetében a fajtaárs-hím felismerése meghatározó jelentőségű, mert tévesztés esetén a hibrid utódok legtöbbször alacsony termékenységűek, vagy terméketlenek.

A kormos és az örvös légykapó olyan közeli rokonságban lévő énekesmadárfajok, melyek számos ökológiai, viselkedésökológiai és evolúciobiológia kérdés vizsgálatánál modellfajként szerepelnek. Európa egyes területein populációik szimpatikusak (pl. Csehország), míg máshol allopatrikusak (pl. Finnország; kormos légykapó, Magyarország; örvös légykapó). Glenn Peter Sætre és mtsai (1997) kísérletesen vizsgálták a rokon fajok allopatrikus és szimpatikus élőhelyeken költő tojóinak fajfelismerését a párválasztásukon keresztül. Az allopatrikus populációkban mindkét faj hímjeinek feje, szárnya és háta fekete, fehér foltokkal díszítve. A szimpatikus élőhelyeken azonban a kormos légykapó hímek többségénél a fekete szín helyett

a tojókhoz hasonló, barna színezet jelenik meg. Genetikai vizsgálatokkal bizonyították, hogy a két faj hibridjei ugyan szaporodóképesek, de jelentős a fertilitáscsökkenés náluk, ezért a hibridizáció rátermettségsökkenéssel jár. Rőpdékben, körültekintően tervezett kísérletekben a tojóknak ismeretlen (távoli populációból származó) hímeket mutattak párosával. A hasonló színezetű két hím mindegyikét átfestették (barnát feketére, feketét barnára). A vizsgálat szerint a szimpatikus élőhelyről származó örvös légykapó tojók a szimpatikus örvös hímeket (szélesebb a fehér nyakörvük és kiterjedtebb a fehér homlokfoltjuk), míg a kormos légykapó tojók a barna színezetű kormos légykapó hímeket preferálták (12. TA3/1. ábra). Az allopatikus populációból származó kormos légykapó tojók viszont a fekete színű kormos légykapó hímeket választották, és nem a barna hímeket. A szimpatikus élőhelyeken a színezeti jellegben megjelenő különülés

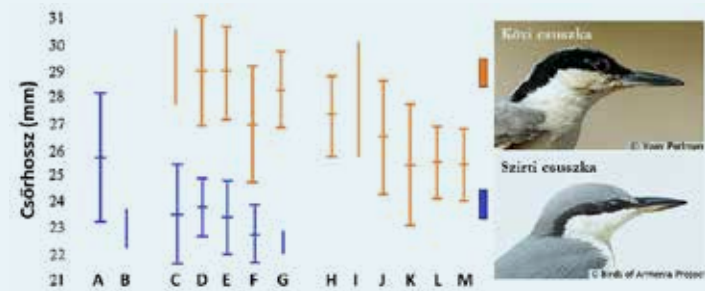


12.TA3/1. ábra. Szimpatikus és allopatikus populációban élő örvös (ÖLK) és kormos (KLK) légykapó tojók párvalasztási preferenciája különböző színezetű (oszlopok feletti stilizált rajzokkal illusztrálva) örvös és kormos légykapó hímek esetében. Az oszlopok mutatják, hogy a párvalasztási teszt során a tojók milyen mértékben részesítették előnyben az oszlop feletti mintázzal rendelkező hímeket. A zöld oszlopok a szimpatikus hím formákra, a fehér oszlopok az allopatikus formákra vonatkozó választást mutatják [Sætre és mtsai (1997) nyomán módosítva].

pedig a színezeti anyagok tekintetében az örvös tojók barnaságával egyezik meg és nem a kormos tojókéval. Ebből arra következtettek, hogy az örvös hímek a barna kormos hímeket nagy valószínűséggel örvös tojóknak tekintik, és nem mutatnak irányukban agressziót, például nem zavarják el őket a szomszédos költőhelyekről. Elképzelhető, hogy az örvös hímek félrelépésekben „reménykednek”, melyek eléggé gyakoriak mindkét fajnál.

Hasonló színezeti különülést figyeltek meg két csuszka-fajnál, a kövi (*Sitta tephronota*) és a szirti csuszkánál (*S. neumayer*), amelyek elterjedési területe Ázsiában, Irán térségében átfed (Vaurie 1951). A fekete szemsáv erőssége alapján a két faj

allopatrikusan élő populációi nagyfokú hasonlóságot mutatnak. Az átfedő elterjedési területen a színezeti jellegek egyértelműen elkülönülnek. A kövi csuszka szemsávja erősebb, és a nyak oldalára is lehúzódik, míg a szirti csuszkánál vékonyabb szemsávot láthatunk. A szemsávok különbözősége a szimpatikus populációkban, hasonlóan a légykapók színezeti eltérése-



12.TA3/2. ábra. Jellegpolarizáció két csuszka-fajnál. A szirti csuszka (*Sitta neumayer*) Dalmáciától Iránig, a kövi csuszka (*S. tephronota*) Irántól Közép-Ázsiáig elterjedt. A C-G élőhelyeken (Irán) a két faj együtt fordul elő. Itt a fajok, csőrméretüket (és szemsávjukat) tekintve élesen elkülönülnek egymástól. Az A, B és H-M allopatrikus élőhelyeken (pl. Dalmácia, Üzbegisztán) a két faj csőre (és szemsávja) hasonló méretű [Vaurie (1951) nyomán módosítva].

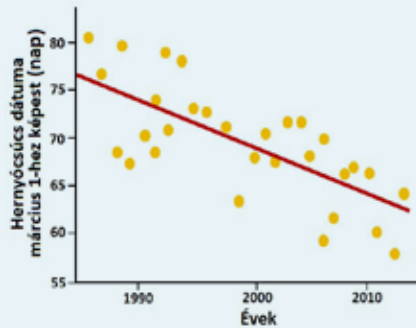
ihéz, inkább fajtársfelismerési jellegpolarizációnak tűnik, bár erre vonatkozóan kísérleteket még nem végeztek. A színezeti különülés mellett csőrmorfológiai különülést is tapasztaltak ennél a fajpárnál (12.TA3/2. ábra). A szimpatikus élőhelyeken a kövi csuszka csőre hosszabb és átmérője vastagabb, a szirti csuszkáé rövidebb és vékonyabb. Az allopatrikus populációk egyedeinek csőre viszont nem különbözik egymástól. A frissebb vizsgálatok (Mohammadi és mtsai 2016) szerint a csőrméret polarizációja a táplálékméret elkülönüléséhez kapcsolható, így ezt ökológia jellegpolarizációnak tekinthetjük. A kövi csuszka erőteljesebb csőrrel a nagyobb magvakat és rovarokat (bogarakat), míg a szirti csuszka a kisebbeket fogyasztja a szimpatikus élőhelyeken. Az allopatrikus populációkban élő egyedek táplálékméreteiről azonban még nincsenek információk.

12.TA4 VÁLTOZÓ KLÍMA, VÁLTOZÓ VERSENY

A XX. század második felétől számos jelét látjuk a földi klíma változásának, melyet a lokálistól a globális léptékig mindenhol tetten érnek a kutatók. A predikciók szerint a klíma átalakulása sok más populációs interakció mellett a versengést (intra- és interspecifikust egyaránt) is megváltoztathatja azáltal, hogy megváltozik a limitáló készletek mennyisége, a versengő populációk denzitása és elterjedése (Dunn és Møller 2019). A klímaváltozásra mint (összetett) szelekciós tényezőre adott populációs válaszok különbözőek lehetnek: elvándorlás, kipusztulás, egyedszámváltozás, fenológiai viselkedések változása. E folyamatok háttérben lokális adaptáció vagy fenotípusos plaszticitás húzódhat meg, melynek révén fiziológiai

és morfológiai jellemzők átalakulnak, és ez lehetővé teszi, hogy a populáció egyedei tolerálják a megváltozott környezeti viszonyokat.

12.3.4-ben megismerhettük, hogy a szén- és a kékcinegepopulációk Európa számos élőhelyén a költési időszakban versenyben állnak a táplálékért. Lokális skálán Laczi és mtsai (2019a) egy magyarországi gyertyános-tölgyesben vizsgálták a lombfogyasztó hernyók elérhetőségét az 1986-ot követő 28 évben. A lokális hőmérséklettel leírható melegedési folyamat a három

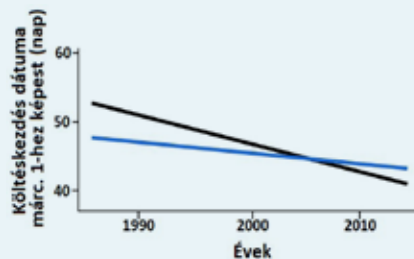


12.TA4/1. ábra. Egy magyarországi tölgyerdőben a lombfogyasztó hernyók maximális biomasszájának (hernyócsúcs) időpontja 28 év alatt közel 7 nappal tolódott korábbra [Laczi és mtsai (2019) adatai alapján].

évtized során kb. 17 nappal hozta előbbre a cinegék legfontosabb táplálékának, a lombfogyasztó hernyókak a megjelenését (12. TA4/1. ábra). A cinegék „optimális” költéskezdetése (az első tojás lerakása) kb. 4 héttel előzi meg a „hernyócsúcsot” (ekkor legnagyobb az elérhető hernyók biomasszája). A lokális melegedésre a versengő szén- és kék cinegék különböző fenológiai választ adtak (12.

TA4/2. ábra). A szécinegék költéskezdetése 11 nappal tolódott korábbra, vagyis bizonyos mértékig követte a táplálékcúcs mozgását, ugyanakkor átlagos fészkaljnagyságuk nem változott a három évtized alatt. A kék cinegék költéskezdetése alig tolódott előbbre a vizsgált periódusban, viszont az átlagos fészkaljnagyságuk csökkent. A kisebb fészkalj rövidebb tojásrakási és inkubációs periódussal párosulva lehetővé tette, hogy közel maradjanak a táplálékban leggazdagabb periódushoz, a hernyócsúcshoz. Bár eltérő „technikával”, de mindkét cinegefaj követni tudta a klímaváltozás hatására bekövetkező készletváltozásokat. A kutatók szerint, ha folytatódik a trend, akkor a táplálékért folyó versenyben eddig erősebb kompetitornak számító kék cinegék fokozatosan hátrányba kerülhetnek a szécinegékkel szemben.

Møller és mtsai (2020) 75 európai és észak-afrikai cinegepopuláció adatainak elemzésével kontinentális skálán kimutatták a klíma hatását a szaporodás kezdetére és sikerességére. Külön



12.TA4/2. ábra. Egy magyarországi tölgyerdőben a szécinegék (fekete vonal) költéskezdetése 11 nappal, a kék cinegéké (kék vonal) 2 nappal tolódott korábbra 33 év alatt [Laczi és mtsai 2019 adatai alapján].

elemezve a tavaszi és téli klíma változásának hatásait alátámasztották, hogy a **melegedő tavaszok** kontinentális léptékben is **korábbi költéskezdetést eredményeztek** a cinegéknel, a **melegedő telek** pedig enyhén **csökkentették a fészkaljnagyságot** mindkét fajnál. Az általános trendet azonban a két faj populációinak aktuális denzitása is befolyásolta. Amikor a szécinegepopulációk egyedszám-növekedése egybeesett a téli időszak melegedésével, akkor mindkét cinegefaj egyedei később kezdték a költést, ha pedig a kék cinegék denzitásának növekedése esett egybe a tavaszi melegedéssel, akkor mindkét faj egyedei korábban kezdték a szaporodást. A mintázatok hátterét még nem ismerjük.

A fészkaljnagyság esetében is megvizsgálták a klíma és a denzitások változásának hatását. Ha emelkedett a téli hőmérséklet, és egyúttal nőtt a kék cinegék denzitása is, a szécinegék kevesebb tojást raktak, a kék cinegék tojásszáma viszont nem változott. Ha tavasszal volt a melegedés, akkor a két faj denzitása pontosan ellentétesen hatott a szécinege fészkaljnagyságára: a saját populáció denzitásnövekedése csökkentette a tojások számát, a kék cinegéké viszont növelte. Møllerék szerint a két cinegefaj közötti verseny intenzitása megváltozott a klímaváltozás hatására. A költéskezdetés korábbra tolódása nem akadályozta meg a fészkaljak csökkenését, ami a szécinegénél volt jelentősebb főleg az intraspecifikus denzitásnövekedés miatt.

A kontinentális és lokális léptéken végzett két vizsgálat időléptéke hasonló volt, de a kováltozók (olyan változók, melyek a klíma–költéskezdetés és a klíma–tojásszám kapcsolat statisztikai elemzésekor egyéb magyarázó változóként szerepeltek az analízisekben) különbözőek voltak: az egyikben denzitások szerepeltek, a másikban pedig a táplálék elérhetősége. A két tanulmány következtetése megegyezett abban, hogy kifejezettebb lehet a két cinegefaj között a verseny, de eltért abban, hogy melyik faj juthat előnyhöz a felerősödő interakcióban.

12.TA5 A SZOCIÁLIS TANULÁS VERSENGŐ FAJOKNÁL

A 12.3.4-ben láthattuk a szimpatrikusan élő cinegefajok (szén- és kék cinege) versengését a táplálékért és a téli pihenőhelyekért. A szintén odúban költő kormos és örvös légykapók sok élőhelyen együtt élnek a szén- és a kékcinegével és készlethasználatuk (költőhely és táplálék) is átfed velük (Török 1986, Lundberg és Alatalo 1992, Forsman és mtsai 2007). Lars Gustafsson (1987) kísérletesen is bizonyította, hogy a Svédországhoz tartozó Gotland szigeten az örvös légykapók rátermettséget a cinegékkel való verseny csökkenti. Ennek fényében különösen érdekesek azok a megfigyelések, melyekben a légykapók

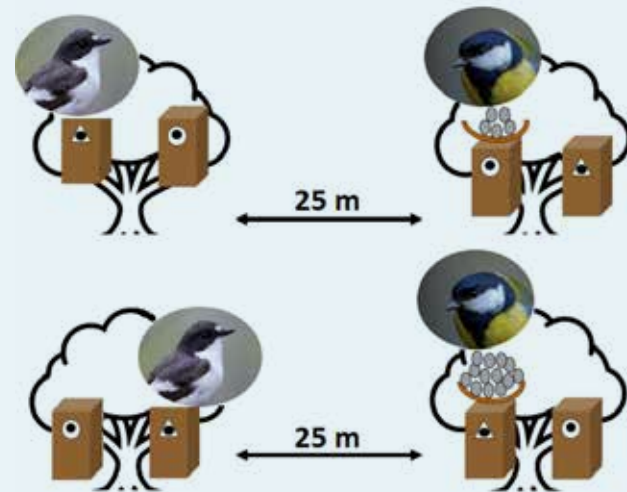


12/15. kép. Örvös légykapó (*Ficedula albicollis*, Muscipicidae), tojó és hím a fészkekodúnál. Fotó: Laczi Miklós

előnyökhöz is juthatnak, ha szociális információáramlás (tanulás) révén a cinegék költőhely- és élőhelyválasztását másolják (Forsman és mtsai 2002). Sokáig csak a potenciális versenytársak közötti kapcsolatok hátrányait keresték a kutatók, és a lehetséges pozitív (előnyt eredményező) hatások vizsgálatát elhanyagolták. Gustafsson (1987) a légykapóknál rátermettségcsökkenést kimutató kísérletéhez képest 15 évvel később Forsman és mtsai (2002) pontosan ellentétes eredményeket kaptak: a légykapók szaporodási sikere jobb volt, amikor együtt éltek a cinegékkel. A cinegék közelsége korábbi költéskezdet, nagyobb fészekalj, több és nagyobb termetű fiókat eredményezett. A légykapók mind táj-, mind költőhely léptékben nagyobb rátermettséget értek el, amikor a cinegékkel (szén- és kék cinege) együtt költöttek. Forsmanék Gustafssontól eltérő eredményeit kezdetben azzal magyarázták, hogy a rezidens fajok denzitása ötször akkora volt Gotlandon, mint Forsmanék kísérleti területein. A kétezres évek elején alternatív hipotézisként megfogalmazódott, hogy a negatív interspecifikus hatások pozitívvá válásának (és fordítva) egyik mechanizmusa lehet az **interspecifikus szociális információszerezés**.

A fajtársak közötti szociális tanulás számos aspektusát vizsgálták már a viselkedéskutatók (Byrne és mtsai 2004), ugyanakkor a **fajok közötti** információáramlás kisebb figyelmet kapott. Ez utóbbi szociális információátadás leginkább olyan fajoknál várható, melyek ugyanolyan vagy nagyon hasonló készleteket használnak, vagyis amelyek között versenyt is feltételezhetünk (Goodale és mtsai 2010, Loukola és mtsai 2013). A fajtársak és az eltérő fajú egyedek közötti információcserére a finn kutatók egy olyan többfajú rendszert használtak, melyben rezidens (szén-, kék cinege) és vonuló (kormos légykapó vagy örvös légykapó) madárfajok egyedei egyaránt megtalálhatók voltak, és közösen használhatták az elérhető fészkelőhelyeket (Loukola és mtsai 2012, 2013). A vizsgálatok természetes élőhelyeken, mesterséges költőodúk kihelyezésével történtek. Jellemző ezekre a madarakra, hogy ha mesterséges odúk is elérhetőek, akkor azokat a fészkelésnél előnyben részesítik. Változó környezetben könnyen elképzelhető, hogy a genetikailag megszabott információk önmagukban nem elégségesek az olyan döntések meghozatalához, mint hogy az egyed hol szaporodjon, milyen párt válasszon, hol táplálkozzon, mit fogyasszon stb. Ez a megközelítés jelenik meg az életmenetek kapcsán említett egyedi optimalizációnál is (5.TA2). Az egyedek a környezet megismeréséhez saját maguk gyűjtenek információkat, illetve más egyedek viselkedését használják fel erre. Régóta ismert, hogy az odúban költő fajok egyedei „meglátogatják” (benéznek, bemennek) a potenciális fészkelőodúkat. Feltételezték, hogy ez a viselkedés információt nyújthat például a költőhely biztonságáról vagy az élőhely minőségéről.

A cinegék és a légykapók közötti információcserét szellemes kísérletekkel vizsgálták finn kutatók (12.TA5/1. ábra). A potenciális költőterületre kihelyezett mesterséges odúk közül a költéskezdetkor a széncinegék szabadon választhattak, és bármelyiket elfoglalhatták (Seppänen és mtsai 2011). Az elfoglalt odúkat a bejárónyílás körül fehér háromszöggel vagy karikával jelölték meg (véletlenszerűen választva a jelek közül), és az



12.TA5/1. ábra. Finn kutatók természetes körülmények között mesterséges odúk kihelyezésével tanulmányozták a széncinegék és a kormos légykapók közötti információcserét. A korábban költő széncinegék szabadon választhattak az odúk közül. A kutatók a választott odú mellé egy másik, üres odút helyeztek el és újabb két odút kb. 25 méterre az elfoglalt odútól. Minden odúpárnál az egyik odú nyílása köré fehér háromszöget, a másik köré pedig fehér kör alakú foltot festettek. A vonulásból később érkező légykapók a nagy cinegefészekaljokat tartalmazó odúk (az ábra alsó részén a háromszöggel jelölt odú) jelzését másolva foglalták el az egyik odút a még üresen álló odúpároknál. A kevés cinegetojást tartalmazó odúk jelzésével ellátott, még üres odúkat rendre nem választották (az ábra felső részén a kör alakú folttal jelölt odú helyett a háromszöggel ellátottat foglalták el). További magyarázat a szövegben [Seppänen és mtsai (2011) adatai alapján].

odú közvetlen közelébe (2-6 m) a másik jellel ellátott üres odút helyeztek el (mintha két odú közül választottak volna a cinegék). Egyúttal másik két jelölt odút is kitétek kb. 25 m-re az elfoglalt odútól, hogy a vonulásuk miatt később érkező kormos légykapók elfoglalhassák azokat. A légykapók választása szoros kapcsolatot mutatott a cinegék fészekalj nagyságával (tojások és fiókok száma). A kisebb cinegefészekaljknál (5-8 tojás) a 25 méterre lévő üres odúk közül az ellenkező jelűben telepedtek le, míg a nagyobb fészekaljknál (9-13 tojás) a cinegeodúval megegyező jelű odút választották fészkelésre. A légykapók odúválasztását egyértelműen a cinegék fészekalj nagysága határozta meg. Az egyéb, legtöbbször ismeretlen korreláló hatótényezők kiküszöbölésére a kutatók megismételték a vizsgálatokat úgy, hogy a letelepedő cinegék eredeti fészekalját manipulálták. A fészekaljkat megváltoztatták, és nagy (13 tojásos) valamint kis (5 tojásos) fészekaljkat hoztak létre a tojások áthelyezésével (Loukola és mtsai 2013). A fészekalj-manipulációs kísérletek megerősítették a korrelatív vizsgálatok során kapott eredményeket: a nagy cinegefészekalj az odújelzés másolására készítették a légykapókat, míg a kis fészekalj esetében pont ellentétes volt a légykapók választása.

A fajok közötti információcsere fenti vizsgálati módszerét alkalmazta Loukola és mtsai (2012) a széncinege egyedek közötti információáramlás tanulmányozására. Két pár fészekodút helyeztek el egymástól 25 méterre, hogy megtelepedhessenek a cinegék. Mindegyik párban az egyik odú nyílása köré egy fehér háromszöget, a másiknál pedig egy fehér karikát

festettek. Az egyik odúpárnál az egyik odúba természetes anyagokból cinegefészket tettek és 4 vagy 13, műanyagból készített cinegetojás-utánzatot helyeztek el. Feltételezték, hogy a fészkaljnyagság mint fontos rátermettségkomponens befolyásolja a letelepedő színcinegékét. A 80 kísérleti elrendezésnél közel 60 cinege kezdte el a költést. A kutatók várakozása nem igazolódott: a cinegék letelepedése nem kapcsolódott a mesterséges fészkaljnyagsághoz, ugyanakkor a kutatók erős kapcsolatot találtak a hímek kora és a szimulált költést tartalmazó odú jelölése között. Az egyévesnél idősebb, tapasztaltabb hímek költése abban az odúban volt, amelynek jele megegyezett a szimulált költést tartalmazó odúéval. A fiatal (egyéves) hímek költése, pedig az ellenkező jelet viselő odúban volt. Az eredmény ezért is érdekes, mert a konkrét költőhely kiválasztásában eddig a tojóknak tulajdonítottak meghatározó szerepet, de a tojók fenotípusos tulajdonságai egyáltalán nem mutattak kapcsolatot a választással.

A fajok, illetve fajtársak közötti szociális tanulással kapcsolatos kísérletek legfontosabb eleme, hogy nem laboratóriumi körülmények között, hanem természetes élőhelyeken, természetes populációkban történtek. Mindegyik esetben a madarak előtt egy egyszerű (háromszög vagy kör) választás állt, melynél feltételezések szerint az információt szolgáltató cinege viselkedését vagy a fészkekben lévő tojások mennyiségét figyelhette meg az információt gyűjtő egyed. A pontos mechanizmus jelenleg nem ismert. A cinegék és légykapók közötti versenyben a cinegék a domináns felek (Gustafsson 1987). Meglehető módon a légykapók odújelzés-másoló viselkedése és így a cinegékhez közeli letelepedése tovább növelhette a versengő felek által használt készletek közötti átfedést, ami fokozhatta a táplálékért folyó verseny intenzitását. Seppänen és mtsai (2007) szerint az interspecifikus tanulási folyamat a közösséget alkotó fajok viselkedését hasonlóvá teheti kialakítva egy közösség-specifikus viselkedést. Még nincs bizonyítékunk a Seppänen-féle fajok közötti **viselkedési konvergenciára** vagy másként viselkedési homogenizációra (Slagsvold és Wiebe 2021), de ha lenne, akkor is váratna magára annak magyarázata, hogy a közösségben hasonlóan viselkedő fajok hogyan tolerálják a készletek hasznosításának növekvő átfedését úgy, hogy a fenti eredmények szerint nem csökken, hanem növekszik az egyedek rátermettsége, ami ellentmond a versengésről szerzett eddigi ismereteinknek.

12.TA6 FAJOK KÖZÖTTI VERSENY ÉS AZ ÁLLATI SZEMÉLYISÉG

A niche-elkülönülést eredményező interspecifikus verseny átszabhatja az egyedek fenotípusát megváltoztatva morfológiai és színezetbeli tulajdonságait, valamint viselkedésüket. A viselkedésnek öröklött és környezettől függő komponense is van. Az 5.TA2-ben említett egyedi optimalizáció lényege éppen az, hogy az egyed saját belső (elsősorban fiziológia) állapota és a külső feltételek (abiotikus és biotikus egyaránt) függvényében változtatja viselkedését azért, hogy növelje szaporodási sikerét vagy túlélési esélyeit. Ebből

értelemszerűen következik, hogy versengő partner jelenlétében vagy hiányában az egyedek viselkedése más és más lehet. Például attól, hogy egy viselkedési elem a versengő partner hiányában csökken a rátermettségét, versengési szituációban akár növelheti is. Több faj esetében is kimutatták, hogy bizonyos egyedek konzisztensen viselkednek (térben és időben) eltérő kontextusokban, vagyis személyiséggel rendelkeznek. Mondhatjuk egy leegyszerűsítő, de gyakran alkalmazott megközelítéssel, hogy vannak „bátor” és „félénk” egyedek a populációban. A kétezres évek elejétől gyorsuló ütemben kutatják az állati személyiség jellegzetességeit, főleg a fajtársak közötti szociális kapcsolatokban betöltött szerepüket tekintve (Garamszegi és Herczeg 2012, Garamszegi és mtsai 2013). Ugyanakkor, viszonylag kevés vizsgálat ismert az interspecifikus interakciók személyiségi jegyekkel való kapcsolatáról, és ami ismert, az többségében gerinces állatokra vonatkozik.

Napjainkban mindennaposá vált az invazív, idegenhonos fajok megjelenése eredeti areájuktól igen messze lévő területeken is. Hatásukat az újonnan meghódított közösségre és az ott élő rokon fajakra most kezdjük megismerni. Wauters és mtsai (2019) Olaszországban vizsgálták az idegenhonos (észak-amerikai) szürkemókus (*Sciurus carolinensis*) és az őshonos európai mókus (*S. vulgaris*) közötti versengés hatását az európai mókusok személyiségére. Azokon a területeken, ahol megjelenik az invazív szürkemókus, erős versengési folyamat indul el a két mókustípus között a táplálékért és a szaporodásra alkalmas helyekért.



12/17. kép. Európában őshonos európai mókus (*Sciurus vulgaris*, Sciuridae)
Fotó: Török János



12/16. kép. Európában idegenhonos szürke mókus (*Sciurus carolinensis*, Sciuridae)
© Jesse Hickman

A versengési folyamatnak csak a korai szakaszában lehetséges együttélés, a szürkemókus idővel teljesen kiszorítja az európai mókust. Wauters-ék 184 európai mókus személyiségét vizsgálták meg, melyek egyik része a szürkemókus-szal szimpatikusan élő populációkból, másik része európai mókusok allopatrikus populációiból származott. A mókusok személyiségét a mozgási és felfedező aktivitással, az elkerülési viselkedéssel, az agresszív és veszélyjelző viselkedéssel, valamint a társas hajlamot, a szociabilitást leíró változókkal jellemezték. A személyiségjegyek mellett a mókusok rátermettségét is becsülték az éves túlélésükkel és szaporodási sikerükkel. A kísérletek szerint a szürkemókus-szal együtt élő európai mókusok társas hajlama sokkal erősebb volt, és egyúttal e viselkedés egyedek közötti variációjára is jelentős volt. Más személyiségváltozóknál nem volt különbség az allopatrikus és szimpatikus populációkból származó egyedek között. Egyes vizsgálatok szerint gyorsan alakulhat a

személyiség a versengés hatására (Adriaenssens és Johnsson 2013), ennek ellenére Waulterék szerint nem a versengés következményeként terjedtek el szociábilisabb mókusok. Elképzelésüket az is alátámasztotta, hogy egyik személyiségjegyet sem kapcsolódott szignifikánsan a rátermettségváltozókhoz. Valószínűbbnek tartották, hogy az elkerülő egyedek elvándorlása, valamint a társas hajlamú egyedek helyben maradása eredményezte, hogy a szürkemókussal szemben elfogadóbb európai mókusokat találtak a szimpatrikus élőhelyeken, míg az elkerülő típusok elvándoroltak a konfliktusok elől. Az európai mókusok erős szociális hajlamot mutató egyedei valószínűleg könnyebben kezelik a versengő szituációk stresszhelyzeteit, bizonyos idő elteltével azonban ők is alulmaradnak a szürkemókussal szemben.

Webster és mtsai (2009) a személyiségjegyek szerepét vizsgálták versengő halfajoknál. Laboratóriumi körülmények között



12/18. kép. Kilenctüskés pikó
(*Pungitius pungitius*, Gasterosteidae)
© Piet Spaans

kimutatták, hogy a háromtüskés (*Gasterosteus aculeatus*) (8/4. kép) és a kilenctüskés pikók (*Pungitius pungitius*) közötti, táplálékért folyó interspecifikus versenynél a háromtüskés pikók bátrabb egyedei sikeresebbek voltak a kilenctüskéspikó-egyedeknél és a táplálék nagyobb részét tudták elfogyasztani. Sajnos ebben a kísérletben nem vizsgálták a

személyiség–versengés kapcsolatrendszer rátermettségkövetkezményeit, így maga a versengés léte sem egészen megalapozott feltevés.



12/19. kép. Vörösbugyú kékmadár
(*Sialia sialis*, Turdidae)
© William H. Majoros

versengés erős volt, az őshonos vörösbugyú kékmadarak asszortatív párba állást mutattak, vagyis a hasonlóan viselkedő hímek és tojók alakítottak ki párkapcsolatot. Bár a fiókák számában nem volt különbség az egymástól eltérően viselkedő (disszortatív) párokhoz képest, de ha a pár mindkét tagja erősen agresszív viselkedést mutatott, akkor az ő fiókáik voltak a legnagyobb méretűek, minden más párkapcsolati típust megelőzve.

Mindhárom vizsgálat arra irányítja a figyelmünket, hogy a személyiségnek valóban lehet szerepe a populációk közötti interakciókban, így a versengésben is. Ugyanakkor egyik tanulmányban sem volt egyértelmű, hogy a versenyben sikeresebb személyiségjegyekkel rendelkező egyedek rátermettsége nagyobb lenne, mint a többieké.

Az észak-amerikai Appalache-hegységben az őshonos vörösbugyú kékmadár (*Sialia sialis*) és az invazív odúfecske (*Tachycineta bicolor*) szimpatrikus élőhelyeken erős interspecifikus kölcsönhatást mutatnak a korlátozott mennyiségben elérhető fészkelőodúkért (Harris és Siefferman 2014). Azokban az élőhelyfoltokban, ahol



12/20. kép. Odúfecske
(*Tachycineta bicolor*, Hirundinidae)
© mctheriot

Pozitív kölcsönhatások populációk között (mutualizmus)

„Ha azt bizonyítani lehetne, hogy bármely faj bármely része egy másik faj kizárólagos előnyére jött létre, ez megsemmisítené az elméletemet, mivel ilyen nem keletkezhetne a természetes szelekció útján.”

(Darwin: A fajok eredete, VI. fejezet)

13.1 Bevezetés.....	278
13.1.1 Táplálkozással összefüggő kölcsönösség	280
13.1.2 Védelem mint kölcsönösség	282
13.1.3 Szállítás mint kölcsönösség.....	283
13.1.3.1 Beporzás	283
13.1.3.2 Termékek, magvak, propagulumok szállítása	285
13.2 A mutualista kapcsolat keletkezése, fenntartása és megszűnése	287
13.2.1 A mutualista kapcsolat keletkezése és fenntartása	287
13.2.2 A mutualista kapcsolat megszűnése.....	288
13.2.3 Költség és nyereség: a kapcsolat egyenlege	288
13.3 Mutualizmus a közösségben.....	289
Támogató anyagok	
13.TA1 A mutualizmus evolúciós megjelenésének hipotézisei	291
13.TA1.1 Koevolúciós hipotézis	291
13.TA1.2 A mutualizmus mint „melléktermék” hipotézis	292
13.TA2 Védelmi kölcsönösség vízi rendszerekben	293
13.TA3 Több résztvevős modell mutualizmussal	293
13.TA3.1 A növény–herbivor modell	293
13.TA3.2 A differenciálegyenlet-rendszer kvalitatív tulajdonságai	294
13.TA3.3 A mikorrhiza hatása a növényi biomassza–herbivor rendszerre	295
13.TA4 Példák a mutualista táplálkozási kapcsolatra	296
13.TA5 A védelmi kölcsönösség gyakran aszimmetrikus	297
13.TA6 Specializáció vagy generalizáció?	298
13.TA7 A tanulás szerepe a beporzásban	299
13.TA8 A pollinációs szindróma.....	300
13.TA9 A fagyöngyfélék és magterjesztők ellentmondásos kapcsolata	301
13.TA10 A füge és a fügedarázs.....	301
13.TA11 Konfliktusok a kooperációban: az aszimmetria kialakulása.....	302
13.TA12 A beporzás költség–nyereség egyenlege.....	305
13.TA12.1 A „biológiai piac” modell.....	306
13.TA13 Fajok vagy egyedek kooperációjának játékelméleti modellje és annak módosításai az interspecifikus kölcsönösség leírására	306
13.TA14 Kölcsönösségi hálózati modell.....	309
13.TA15 Hangyák, növények és herbivorok	310
13.TA16 A beporzó szervezetek beporzási hatékonysága	310
13.TA17 A mutualizmus populációdinamikája	311
13.TA18 Lotka–Volterra-modell kölcsönösségi kapcsolatban lévő két fajra – részletesebb tárgyalás.....	312
13.TA18.1 Két faj mutualista viselkedésének gyakori modellje	312
13.TA18.2 A nullklínák vizsgálata.....	312
13.TA18.3 Egy másfajta mutualizmus	313

13.1 BEVEZETÉS

Egyetlen populációs kölcsönhatás sem gyakorolt akkora hatást a társadalmi ethoszra, és napjainkig a természettudományos gondolkodásra, mint a biológiai kölcsönösség (lásd a „természet egyensúlya” problémát, 7. fejezet). Az első, kölcsönösségen alapuló természeti jelenség leírását Hérodotosznak tulajdonítják, aki a krokodilus szájába besétáló és azt tisztogató trokhlilusz madárról számol be [ma ezt egy afrikai lilefajjal (*Pluvianus aegyptius*) azonosítják] és akitől Arisztotelész és más ókori szerzők (Cicero, Plinius) a példát átvették, illetve hasonlókat hozzáadtak. A leírás nemcsak mint zoológiai különlegesség,



13/1. kép. A krokodilmadár (*Pluvianus aegyptius*, Graculidae) a megfigyelések szerint táplálékmaradékokat és élősködőket távolít el a nilusi krokodil (*Crocodylus niloticus*) szájából
© Francesco Veronesi

hanem a természeti harmónia (egyensúly) megnyilvánulása, és mint társadalmi modell tartotta magát makacsul évszázadokon át, mintegy erkölcsi tanítást hordozva: A régi filozófusok szerint a természet harmóniája a társadalom harmóniájának tükré, ahol mindenkinek meghatározott szerepe van. A békét és tökéletes harmóniát látja a természetben Rousseau is, de Proudhon utópisztikus filozófiája is ebben gyökerezik.

Ezekkel ellentétben, a természetes szelekció protoelméletei (Erasmus Darwin, Thomas Malthus), majd később, a Charles Darwin által kifejlesztett elmélet is, akaratlanul a szociál-darwinizmus ideológiájának kialakulásához járultak hozzá, amely a társadalomban is a természeti törvények működését hirdette (pl. Thomas Hobbes „ember embernek farkasa” kifejezése). 1873-ban jelenik meg a belga Pierre van Beneden munkája, amelyben az állatok kooperációját **mutualizmusnak** nevezte el. Szerinte az állatok között kölcsönös segítség létezik, olyan szolgáltatások, melyeket jó magatartással fizetnek vissza. A munka jelentős hatással volt a filozófiai és ideológiai gondolkodásra is. Így, a társadalmi küzdelem ellenpontjaként, a kooperáció és kölcsönösség szükségessége jelent meg, például – meglepő módon – éppen az anarchista Kropotkin (1908) írásaiban. Figyelemre méltó, hogy ez a munka, melynek első két fejezete a természetben talált kölcsönösségi kapcsolatokkal foglalkozik, majd áttér társadalmi problémákra, már összekapcsolta az **intraspecifikus** mutualizmust a rátermettséggel és még a mai szociobiológiára is hatással volt (Wilson 1975, Boucher 1985). Éppen a fenti félreértelmezések és ellentmondások következtében a kölcsönösségi kapcsolatok az állat- és növényvilágon belül, illetve a kevert kapcsolatok mind inter-, mind intraspecifikus tekintetben hosszú időn át elhanyagolt vizsgálati területei voltak az ökológiának. Nehezítette kibontakozást az is, hogy sok esetben pusztán érdekes életformák gyűjteményének tekintették, valamint, hogy a társas magatartás rokonsági viszonyainak elméletét (Trivers 1971, Axelrod és Hamilton 1981) későn építették be a kapcsolatok magyarázatába.

A múlt század 90-es éveitől a kölcsönösségi kapcsolatok kutatása újra a középpontba került, nem utolsósorban az élővilág minden szegmensére való kiterjedtsége és a közösségekben betöltött szerepe miatt. Kiderült, hogy az evolúció nagy lépései során jellemzően újabb kölcsönösen előnyös kapcsolatok jönnek létre, melyek egyben újabb szerveződési szintek kiindulópontját jelentették (Maynard Smith és Szathmáry 1997). Gondoljunk – csak a legfontosabbakat említve – az eredetileg K.S. Mereschkowszky (1905) által „szimbiogenezisként” felvetett, majd L. Margulis (1996) és mások részéről kidolgozott, az eukarióta sejtorganellumok eredetére vonatkozó endoszimbionta elméletre, vagy a mikorrhiza és az N-kötő baktériumok jelentőségére, a korall padok élővilágának gazdagságára, a rovarok általi beporzásra, melyek mind mutualisztikus kapcsolatokon alapulnak.

Charles Darwin földközi útja során nem lépett partra Madagaszkár szigetén, ezért nem láthatta a szigeten honos rendkívül hosszú sarkantyúval rendelkező csillagorchidea (*Angraecum sesquipedale*) egyedét sem. Mégis, amikor egy botanikus kollégája 1862-ben megmutatta a faj egy példányát, valószínűsítette, hogy egy, a növény sarkantyúja hosszának megfelelő hosszúságú pödörnyelvel rendelkező szenderfaj lehet a beporzója. Jóslata fényesen beigazolódott. Az 1903-ban felfedezett szender alfaj (*Xanthopan morgani* ssp. *praedicta*, Lepidoptera) valóban a növény beporzójának bizonyult és a neve is a „jóslatra” utal. A növény sarkantyúja és a szender pödörnyelve egyaránt kb. 22-25 cm. A növény a sarkantyú alsó részében nagy mennyiségű nektárt tárol, amit csak ez a szender alfaj érhet el (Wasserthal 1997, 17.TA1). Az



13/2. kép. A Madagaszkáron élő csillagorchidea (*Angraecum sesquipedale*, Orchidaceae) és specialista beporzója, a 25 cm hosszúságú pödörnyelvel rendelkező szenderfaj (*Xanthopan morgani* ssp. *praedicta*, Sphingidae)
© L.T. Wasserthal, Bot. Acta 110, 343-359 (1997)




13/3. kép. A *Centropogon nigricans* (Campanulaceae) csöves virágjából csak az ecuadori Andokban élő hosszúnyelvű nektárdenevér (*Anoura fistulata*, Phyllostomidae) képes táplálkozni, egyben beporozni a növényt
© N. Muchhala doi:10.1038/444701a

előbbi példa nem egyedülálló: a Dél-Afrikában honos *Disa scullyi* orchideafajt, a *Zaluzjianskya microsiphon* (Scrophulariaceae) fajt és más hosszú pártájú növényfajokat a 4 cm hosszú szájszervvel rendelkező *Prosoeca ganglbaueri* légyfaj (13.TA16/1. ábra) (Johnson 2006), az ecuadori *Centropogon nigricans* (Campanulaceae) fajt pedig a 8,5 cm hosszúságú nyelvvel rendelkező nektárdenevér (*Anoura fistulata*) látogatja (Muchhala 2006). Valamennyi példa a **kölcsönösség** (mutualizmus) körébe tartozik és **interspecifikus kooperációt** feltételez, melyet a darwini evolúciós elmélet szerint is értelmeznünk kell.

A **kölcsönösen előnyös kapcsolat (mutualizmus)** olyan viszonzáson (reciprocitáson) alapuló interspecifikus viszony, mely nettó nyereséget szolgáltat a résztvevőknek (Addicott 1978, Bronstein 2001a). Azaz a kölcsönösség növeli a résztvevők **rátermettségét azon egyedekhez képest**, melyek nem vesznek részt kölcsönösségi kapcsolatban. A fejezet elején megjelenő idézetet figyelmesen olvasva, láthatjuk Darwin kölcsönösségre vonatkozó felfogásának lényegét. Az idézet arról szól, hogy **nem lehetséges altruizmus eltérő fajokhoz tartozó egyedek között**, mert ez a természetes szelekció gondolatával ellentétes. Jelenlegi tudásunk szerint ebben igaz is volt! Altruisztikus magatartás csak fajon belül, rokon vagy – ritkábban – nem rokon egyedek között lehetséges. Fajok közötti kapcsolatban csak kölcsönös előnyökről beszélhetünk, azonban ebben az esetben is meg kell magyaráznunk a kapcsolat evolúciós időtartamú fennmaradásának okait. Egy átfogó elmélettel a tudományterület a mai napig adós, de valószínű, hogy ilyen nem is lehetséges a mutualizmust fenntartó sokféle mechanizmus következtében. A Darwin korára jellemző egzotikus példák pusztá ismertetésén mára túljutottunk, de az ún. proximális és ultimális (6.1 és 21.1.2) okok feltárása ma is kihívást jelent.

Az összes populációs kölcsönhatásról kialakult kép közül a kölcsönösségre vonatkozó a legellentmondásosabb. Ezt alapvetően a sokrétűsége és megjelenési formáinak átmeneti jellege, azaz kategóriákba sorolhatóságának nehézsége okozza. Míg a ragadozó–zsákmány, vagy az elhalt szerves anyag lebontása és más kapcsolatok jellege szinte azonnal felismerhető, a kölcsönösség „fokozatokban” (kontinuumként) jelenik meg és a résztvevők evolúciós előnye/hátránya a kapcsolat fennmaradásában egy képzeletbeli skála (fokozati sor) különböző pontjain helyezhető el. A skála egyik végpontját a végletesen aszimmetrikus (antagonista) kapcsolat (pl. parazitizmus vagy predáció), a másikat a tökéletesen szimmetrikus kölcsönösség foglalja el. Az utóbbi ritka, vagy talán nem is létezik.

A mutualizmus csak a legritkább esetben kiegyensúlyozott, vagyis az egyik résztvevő rendszerint nagyobb nyereséget realizál a kapcsolatból, mint a másik, ezért a mutualizmusból származó előny általában **aszimmetrikus**. Emiatt Bronstein (1994) egyenesen **reciprok parazitáknak** nevezi a mutualistákat, mert egymással ütköző érdekeket képviselnek. Gyakori, hogy antagonisztikus kapcsolatokkal együtt jelentkezik (13. TA1), például a termés elfogyasztásával valósul meg a magvak elszállítása (Janzen 1985b). A  **facilitáció** (elősegítés, erősítés) csak látszólagosan mutualisztikus kapcsolat, valójában olyan viszony, amely nem alapul viszonzáson. Például facilitáció a nagytestű, legelésző herbivor fajok ürülékének trágyázó hatása, mert megváltoztatja a környezetet, amely így kedvezőbbé válik növényi biomassza növelésére, de ez nem jelenti azt, hogy a fűfajok és a herbivorok mutualista kapcsolatban lennének. Még az olyan, hatalmas, nagytestű és nagy denzitású herbivor állományokat eltartó területeken, mint a kelet-afrikai Serengeti síkság, sem valószínű mutualisztikus kapcsolat kialakulása a fűfajok és az azokat legelő herbivorok között, mert az ürülék hatása csak egyes területeken és időszakosan jelentkezik; a fűfajok

növekedését alapvetően más tényezők határozzák meg. Vagy, egy rovarbeporzókat (pollinátorokat) vonzó növényállomány „elősegíti” (facilitálja) a vele együtt-előforduló olyan növények beporzását (pollinációját) is, amelyek nem, vagy csak csekély viszonzást adnak a beporzóknak. Janzen (1985b) kiemeli, hogy egyes kölcsönösségi kapcsolatokban (pl. beporzás) egyidejűleg sok faj vehet részt, ezért csak **diffúz** mutualizmusról beszélhetünk. **Alkalmi, feltételes** (fakultatív) a kölcsönösség, ha csak bizonyos körülmények között áll fenn. Például a levéltetűkolóniákat látogató hangyák csak adott méretű levéltetűkolónia esetében töltenek be gondozói–védelmi funkciót, kisméretű és nagyon kiterjedt kolóniákkal a kapcsolat egyaránt megszakadhat. A két partner tehát csak alkalmilag kooperál és önállóan is életképes populációt tarthatnak fenn. Rögzült (obligát) a kölcsönösség, amikor az együttműködő partnerek az együttműködés nélkül nem létezhetnek (ez az állapot egyben **szimbiózis** lehet, ha fizikai kapcsolatot is jelent). Az obligát kapcsolatokban rendszerint jelentős **koadaptációs** vonásokat figyelhetünk meg. Az obligát kölcsönösségnek tekinthető füge (*Ficus* spp.)–fügedarázs (Agaonidae család fajai) viszony részben már **kospeciáció** (17. fejezet) eredményeként jelenik meg. Ismereteink szerint a fakultatív kapcsolatok száma (gyakorisága) jóval nagyobb, mint az obligatóké. Szembetűnő, hogy az utóbbi különösen ritka a mikroszervezetek között.

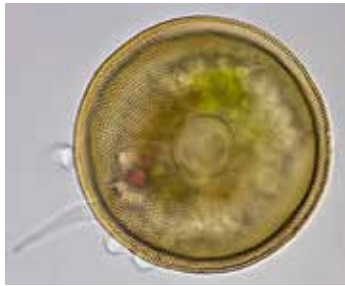
Közvetlen (direkt), vagy elemi a kölcsönösség típusa, ha a kapcsolat két partner között alakul ki, és **közvetett** (indirekt), ha a mutualista hatás egy közbülső résztvevőn keresztül érvényesül. A beporzás a beporzó szervezet és a növény közötti közvetlen kölcsönösség, a növényt fogyasztó rovarlárvában fejlődő parazitoid viszont indirekt mutualistája a növénynek, mert csökkenti a herbivor rovar hatását a növényen. Az indirekt kölcsönösségi kapcsolatok leggyakrabban a forrásokon keresztül érvényesülnek, például a temetőbogarak (*Nicrophorus* genus fajai) testén szállított ragadozó atkák (14/25. kép) a temetőbogár indirekt mutualistái, mert a forrás (tetem) állapotát befolyásolják azzal, hogy azt a légytojásoktól megtisztítják (14. TA9). A közvetlen kölcsönösségben résztvevő partnerek száma alapján **mono-** (2 partner), **oligo-** (néhány partner, pl. kolibri és specializált növénypartnereik) és **polifilikus** (pl. az összes sárga fészkes virágzatú növény és összes bármilyen beporzójuk) kapcsolatokat különböztetünk meg. Részletes vizsgálatok azt is kiderítették, hogy sok faj **többszörös mutualista kapcsolatban** él. Például a növényeket védő egyes hangyafajok (13.1.3) több gombafajt is nevelnek (Defosse és mtsai 2009), és a bélrendszerükben élő szimbióták pedig segítik táplálkozásukat (Eilms és Heil 2009).

Amennyiben a partnerek szoros, fizikai kapcsolatban vannak, **együttélésről** (szimbiózis) beszélünk. Szimbiózisban élhet parazita és gazda, herbivor és növény, és természetesen a mutualista partnerek is. A szimbiózis ebben az értelemben tehát tágabb fogalom, nem feltételezi a kölcsönösséget. Ha szűkíteni, pontosítani szeretnénk, akkor hozzá kell tenni: „mutualista szimbiózis”. A mutualista szimbiózis a kölcsönösségnek csak egy változata. Obligát vagy fakultatív szimbiózis a partnerek

állandó vagy alkalmi fizikai kapcsolatával jön létre. Például a növényevő állatok bélrendszerében élő és a cellulóz bontásában résztvevő baktériumok és egyszelűek obligát szimbiózisban élnek gazdáikkal. Sok növényfajnak csak fakultatív szimbiózis kapcsolata van a mikorrhiza gombákkal, de fakultatív endoszimbionta viszonya van a *Wolbachia* genusba tartozó baktériumoknak egyes rovarfajokkal is.

A kölcsönösség gyakori a filogenetikailag távoli szervezetek (növény–gomba, gomba–alga, puhatestű–alga, fonálféreg–baktérium, rovar–baktérium, rovar–gomba, rovar–növény, hal–ízeltlábú, madár–növény stb.) között, viszont feltűnően ritka csak emlősök, vagy csak madarak kapcsolatában (Bronstein 1994), vagy bizonyos táplálkozás hálózati szintek tagjai, például ragadozók között, érthető okokból.

A mutualizmus szárazföldi és vízi (13.TA2) rendszerekben egyaránt elterjedt, gyakoriságára nézve azonban nem tudunk



13/4. kép. A házas amöbákhoz tartozó bárkaállatkafaj az *Arcella vulgaris* (Arcellidae) © arcella.nl

pontos adatokat. Úgy tűnik, hogy az édesvízi környezetben a legritkább és főleg mikroszervezeteket érint. Ezt összefüggésbe hozzák az édesvizek változó és relatíve korlátozott tartósságával (pl. időszakos kisvizek). Ennek ellenére ismertek olyan vízi állatok, melyek béltraktusában endoszimbionta kapcsolatban élő *Flavobacterium*, *Micrococcus*, *Pseudomonas* és más mikroorganizmusok találhatók, vagy vízi növények, melyek N-kötő

kölcsönösségben élnek cianobaktériumokkal (Dodds és Whiles 2010). Szabadon élő *Arcella* (Amoebozoa, Arcellinida) házas amöbák endocitobiontjai különböző baktériumok (pl. *Legionella* spp.), melyek a citoplazmában található és feltehetően szimbiionta kapcsolatuk van a gazdával (Török JK és mtsai 2008).

A kölcsönösségi kapcsolatok valamennyi biomban és ökoszisztémában előfordulnak. Egyes kölcsönösségi életformák jellemzők biombokra, például a tundrán dominálnak a zuzmók; a mérsékelt égövi füves pusztákra és erdőségekre a mikorrhiza kapcsolat a jellemző; a félsivatagi, tápanyagszegény területeken N-kötő baktériumokkal asszociált pillangósvirágú növények terjedtek el. Hasonlóan sajátos formák alakulnak ki a tengerekben: a sekély óceáni padokon zooxantellákkal szimbiózisban



13/5. kép. Hidrotermális kúrtók környezetében élő óriás csőféreg (*Riftia pachyptila*, Siboglinidae) kemoautotrof baktériumokkal élő szimbiózisban
© NOAA Okeanos Explorer Program, Galapagos Rift Expedition 2011

élő korallok növekednek, a mélytengeri terekben pedig lumineszcens baktériumokkal rendelkező halfajokat, de a hidrotermális kúrtók („fekete füstölők”, III/9. kép) környezetében is kén oxidációjából

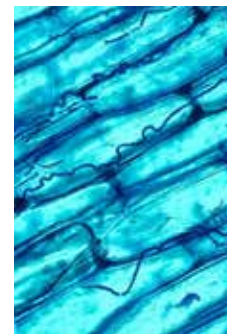
energiát nyerő kemoautotrof baktériumokkal szimbiózisban élő *Bathymodiolus* kagylókat és óriás csőférgeket (*Riftia pachyptila*) találunk. Az is igaz, hogy valamennyi állattörzsből előfordulnak mutualista fajok. Továbbá, az ilyen kapcsolatoknak a szárazföld élőlények általi meghódításában és az eukarióták kialakulásában bizonyítottan jelentős szerepe volt, és elsősorban ennek tulajdonítják a zárvatermők diverzitását és elterjedését. A kölcsönösségi kapcsolat befolyásolja egy közösség szerkezetét, diverzitását vagy akár a lebontási folyamatokat is.

A kölcsönösségi kapcsolatok három fő típusát (táplálkozás, védelem, szállítás) különböztetik meg (Boucher és mtsai 1982). Amint az általában érvényes a csoportosításokra, éles határok nem húzhatók és egyes példák több csoportba is tartozhatnak. A teljesség igénye nélkül néhány példát ismertetünk minden típusban.

13.1.1 Táplálkozással összefüggő kölcsönösség

A tápanyagok (energia) szolgáltatásának elterjedt változata az **endoszimbiózis**. A szarvasmarha oltógyomrában, vagy a természetek és más, faanyagot fogyasztó rovarok béltraktusában szimbiionta baktériumok **segítik egyes anyagok (cellulóz, lignin) lebontását**, mert ezek a szervezetek egyébként erre nem lennének képesek. Egyes természetfajok, a fával és avarral táplálkozó *Microcerotermes crassus* és a *Globitermes sulphureus*, olyan szimbiiontákkal is rendelkeznek, melyek nitrogént kötnek meg. Ennek mértéke ugyan csekély (0,21-0,28 kg/ha/év) – összehasonlítva más N-kötési utakkal (25.2.1) –, mégis hozzájárul a biom nitrogén háztartásához (Yamada és mtsai 2006).

A növényi szimbiózis formáinak óriási jelentősége van a közösségekben, azonban ebben a fejezetben csak néhány speciális esetet említünk. A *Rhizobium*-baktériumok a levegő



13/6. kép. Pázsitfűfélékkel endoszimbiózisban élő *Epichloë* sp. (*Clavicipitaceae*) gombafaj hifái (a sötétebb vékony vonalak) *Festuca arundinacea* levélszövet sejtjeiben
© en.wikipedia.org

nitrogénjét kötik meg a pillangósvirágú növényfajokkal kialakult kölcsönhatásban és ezzel elősegítik a szukcessziót, vagyis komplexebb közösségek kialakulásának lehetőségét, tápanyagszegény talajokon. Endoszimbionta (endofita) gombák akár kulcsfaj (22.4) szerephez is juthatnak a közösségekben. Például a *Neotyphodium coenophialum* [jelenleg *Epichloë coenophiala*] jelenléte a domináns *Festuca arundinacea* perjefajban az ízeltlábú abundanciát 70, az ízeltlábúak faj–egyed diverzitását 20%-kal csökkentette és más növényfajok biomasszáját és fajgazdagságát is csökkentette azokon a parcellákon, amelyeken jelen volt. Az élősködésnek tűnő kapcsolat a gomba **alkaloid termelésének** köszönhetően válik mutualisztikussá és a közösségen belüli hatása összemérhető a ragadozás és a verseny hatásával (Rudgers és Clay 2008).

Az egyik legismertebb kapcsolat a korallok (Anthozoa) és szimbióta algák (*Symbiodinium* genus fajai) együttélése. Az algák energiát szolgáltatnak és elősegítik a meszes váz kialakulását is, a korallpolipok pedig a tengervízből szűrnek ki táplálékot. Hasonlóan az előbbihez, az óriáskagylófajok (*Tridacna* spp.) is zooxantellákkal élnek szimbiotikus kapcsolatban. A köpeny peremén található kezdetleges szemek lencséi a fotoszintézishez szükséges fény koncentrációját végezhetik. A kagyló emellett szerves anyagokat szűr ki a tengervízből (Clarke 1959).



13/7. kép. Az óriáskagyló (*Tridacna maxima*, Cardiidae), az indo-pacifikus régió lakója, zooxantellákkal él szimbiózisban © RevolverOcelot

Az édesvízi hidrák testében élő egyes egysejtű zoochlorella algafajok szimbiózisra képesek. A *Hydra viridis* [jelenleg *viridissima*] (Hydrozoa) egyetlen endodermális epitélium sejtje 20-40 *Chlorella*-egysejtűt tartalmazhat. Itt védve vannak a hidra emésztő enzimjeitől. A fotoszintetizáló endoszimbióták energiát szolgáltatnak a hidrának maltóz vagy glukóz-6-foszfát formájában. A hidra képes jelentős éhezési szakaszokat átvészelni, ha az algákat kísérleti úton eltávolítják (Habetha és mtsai 2003), bár a természetben alga nélküli hidrák nem fordulnak elő. A fagocitózissal felvett különféle algák közül csak azok maradnak az epiteliális sejtekben, amelyek elegendő mennyiségű maltózt termelnek, a maradék dezintegrálódik. A kölcsönösség alapja az – amint azt autoradiográfiai úton kimutatták –, hogy a hidrától az alga felé is zajlik anyagtranszport (Thorington és Margulis 1981).



13/8. kép. A. Édesvízi hidra (*Hydra viridissima*, Hydridae). © rushartsbiology.wikispaces.com
B. Fluoreszcens mikroszkópos kép az algát (vörös színű sejtek) magában foglaló hidratest (zöld színű sejtek) egy részéről © Habetha & mtsai 2003, doi: 10.1078/0944-2006-00104

A virágos növények túlnyomó többsége által szolgáltatott **nektár** mint ellenszolgáltatás, jelentősége közismert a beporzási kölcsönhatásban (13.1.4.1). Hasonlóan fontosak a virágokon kívül elhelyezkedő, **extrafloralis nektáriumok**. Több, mint 100 növénycsaládban 3940 növényfaj rendelkezik extrafloralis nektáriumokkal (Marazzi és mtsai 2013) és a gyakoriságuk a tundra biomtól a trópusi biom felé haladva növekedik (Pemberton 1998). Ezek a levélnyélen vagy másutt található nektárviváló szervek azonban elsősorban a növények herbivor rovarok elleni védelmében jutnak szerephez hangyafajokkal fenntartott közvetett kölcsönösség formájában. Egyes esetekben, például a saspáfrányon (*Pteridium aquilinum*), még a kölcsönösség is kérdéses, olyannyira, hogy az extrafloralis nektáriumoknak inkább csak a növény

szempontjából jelentős fiziológiai funkciót tulajdonítanak (Heads és Lawton 1985). Egy alternatív hipotézis szerint az extrafloralis nektáriumok a beporzást nem végző, ellenben a beporzókat zavaró hangyákat tartják távol a virágoktól (Becerra és Venable 1991, Holland és mtsai 2011). A tényleges jelentőségük azonban függ a résztvevők mennyiségi viszonyaitól, a kapcsolat jellegétől (obligát vagy fakultatív). Például a Közép-Amerikában honos *Acacia cornigera* és *A. collinsii* fajok jóval nagyobb mennyiségű ellenszolgáltatást juttatnak (extrafloralis nektárium szekréció formájában) a mutualista *Pseudomyrmex ferrugineus* hangyafajnak, mely ezeket a fákat intenzíven védi a herbivorok ellen, mint a nem mutualista hangyafajoknak. A növények valamilyen módon érzékelik és „figyelemmel kísérik” a mutualista hangyák jelenlétét és tevékenységét (Heil és mtsai 2009). Az extrafloralis nektáriumok



13/9. kép. *Rattus baluensis* (Muridae) a Malajziában endemikus erdei patkány. Miközben a *Nepenthes rajah* (Nepenthaceae) nektáriumain táplálkozik, annak kancsókjába helyezi az ürülékét, amelyből a növény N-héz jut © C.C. Lee, doi: 10.1371/journal.pone.0021114.g001

azonban nemcsak hangyák, hanem számtalan más rovar, sőt emlősök is látogatják. Sajátos a hegyi mókuscickány (*Tupaia montana*, Scandentia) és a balui patkány (*Rattus baluensis*, Rodentia) a kancsóka-félékhez (Nepenthaceae) tartozó óriáskancsóka-fajjal (*Nepenthes rajah*) való szoros kapcsolata. A kancsóka fedelének alsó részén található nektáriumokat ezek a fajok éjszaka látogatják és táplálkozás közben a kancsóka ürtének. A növény nitrogénhez, a kisemlősök táplálékhoz jutnak (Greenwood és mtsai 2011). A nektáriumok és nektártermelésük indukálható a herbivorok által (Mondor és mtsai 2006 és mások).

A kölcsönösségi kapcsolatok táplálkozással összefüggő aspektusának része a kölcsönhatás **energetikai** oldalának hangsúlyozása. A pollinációs kölcsönösség energetikai aspektusa viszonylag egyszerűen megjeleníthető: például az *Arctostaphylos otagensis* (Ericaceae) növényfaj minden egyes virága átlagosan 6,3 joule értékű cukrot tartalmaz, míg a virágokat beporzó 100 mg tömegű poszméh, a 2 °C reggeli



13/10. kép. *Arctostaphylos otagensis* (Ericaceae) kaliforniai endemikus növényfaj © Walter Stegmund

hőmérséklet mellett, 3,4 joule energiát igényel percenként, hogy a látogatást a virágokon fenntarthassa (Heinrich és Raven 1972).

A növények túlnyomó többsége mutualista kapcsolatban van ekto- vagy arbuskuláris mikorrhizát képző gombafajokkal, melyek hatékonyabb **víz- és tápanyagfelvételt** tesznek lehetővé, azonban egyéb kapcsolatuk is lehet a növényvel (13. TA3). A mikorrhiza kapcsolatok azonban ellentmondásosak.

13.1.2 Védelem mint kölcsönösség

A védelemmel összefüggő kölcsönösség széles körben elterjedt növény–ízeltlábú és állat–állat közötti kapcsolat formájában. Trópusi és szubtrópusi területek gyakori és jellemző vonásai közé tartoznak a többé-kevésbé specifikusan egy növényfajhoz kötődő és azt agresszívan védő hangyafajok. Például Mexikó



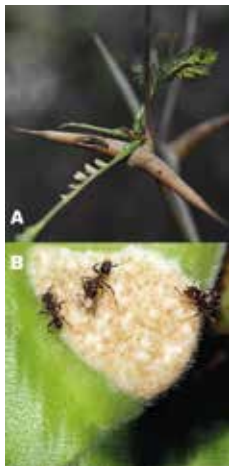
13/11. kép. A *Crematogaster borneensis* (Formicidae) hangyafaj kolóniái a *Macaranga bancana* üreges szárát foglalják el. A képen a hangyák által képzett nyílás látható
© Kwan Han

atlanti tengerparti zónájában 102 ún. **mirmekofita** növényfaj él 30 hangyafajjal kölcsönhatásban (Rico-Gray 1993).

A hangyafajok által nyújtott védelem sok *Acacia*, *Cecropia*, *Leonardoxa* és *Macaranga* nemzetségekbe tartozó növényfaj számára létfontosságú, azonban a kapcsolatok földrajzi elterjedése nem egyenletes. Például az *Acacia*-fajok több, mint 50%-a Ausztráliában található, ezen a földrészén azonban

nincs kapcsolatuk hangyafajokkal. Ugyanakkor az etiópiai és neotropikus faunaterületeken előforduló 75 *Acacia*-faj közül 15 rendelkezik hangya-mutualistákkal (Hocking 1975).

A kapcsolatot alakító legfontosabb evolúciós hajtóerőnek a hangyafajok közötti interspecifikus versenyt tartják, amely a növény által felkínált forrásokért folyik és amellyel a növény szabályozni is képes a viszonyt. Gyakori, hogy a hangyafajok gyorsan növekedő, fénykedvelő növényfajokkal társulnak, mert ez a hangyakolónia számára is gyorsabb terjeszkedést tesz lehetővé. A hangyák számára kedvező morfológiai változások (pl. az üreges szármó-

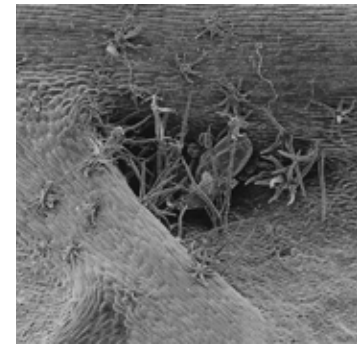


13/12. kép. (A) Az *Acacia cornigera* (Leguminosae) megduzzadt, üreges tövisei a mutualista *Pseudomyrmex ferruginea* (Formicidae) fészkeinek adnak otthont. © Maximilian Paradiz
(B) A *Cecropia*-fajok szárán található zsirokban gazdag gyöngytestecskék az *Azteca* hangyafajok tápláléka
© Marting P és mtsai (1018), doi: 10.1038/s41598-018-36399-9

dosulások növényeken), a hangyákkal összefüggő szelektiótól függetlenül evolválódtak és csak utólag váltak a kapcsolat részévé (Davidson és McKey 1993). Kialakításuk jelentős költségekkel járhat, például a fiatal *Leonardoxa* növényeknél, melyek csak a felnőtt növény élete során térülnek meg (Blatrix és mtsai 2012). Ilyenek a **védelem tartózkodási helyek** (ún. domáciák), melyek *Acacia*-fajokon nyílással ellátott tövisek, *Cecropia*-fajokon módosult hajtásvégek, *Leonardoxa*-fajokon megvastagodott internoduszok, és legegyszerűbb esetekben levélfonákon érzugok. Az előbbieket hangyafajok, az utóbbit rendszerint ragadozó atkák foglalják el. A levélerek szőrökkel fedett zugai 425 koreai növényfaj 36%-án



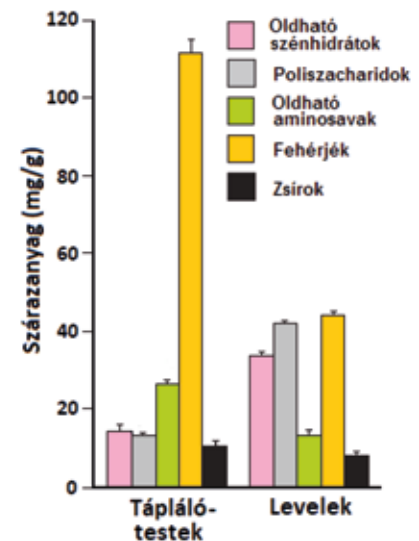
13/13. kép. A mirmekofita *Leonardoxa africana africana* (Leguminosae) (A) megvastagodott internoduszának üregét (B) a *Petalomyrmex phylax* (Formicidae) kolóniája foglalta el
© Blatrix R és mtsai (2012), doi: 10.1093/aob/mcs164



13/14. kép. Domácia a japán hóvirágfa (*Styrax japonicus*, Styracaceae) levelén egy érzugban. Egy *Phytoseiulus* genusbba tartozó ragadozó atka körvonalai látszanak a növényyszőrök takarásában
© Amer. J. Bot. 85(1), 70-78 (1998)

voltak jelen. Ezek 78%-ában ragadozó atkákat találtak (O'Dowd és Pemberton 1994). További módosulások figyelhetők meg ún. **táplálótestek** alakjában, melyek az összetett levelek levélkéinek csúcán vagy másutt fejlődnek és aminosavakat, cukrokat és glikogént (poliszacharid) kínálnak a növényen tartózkodó hangyafajoknak. Ezeket Belt-, Müller- és „gyöngytesteknek” nevezzük. Mexikóban honos *Vachellia* [jelenleg *Acacia*]-fajok táplálótesteinek kémiai analízise (13/1. ábra) jelentős növényi fehérjetartalmat mutatott (Heil és mtsai 2004a). A *Pseudomyrmex* genus hangyafajai teljes tápanyagszükségletüket a táplálótes-

tekből nyerik. A domácia használata, a táplálótestek fogyasztása és a védelem mértéke rendkívül variabilis a hangyafajok között. Hasonlóan, az egyes növényfajok által nyújtott viszonzások is eltérőek. Például az afrikai szavannák jellegzetes faja, az *Acacia drepanolobium* csak extrafloralis nektáriumokkal rendelkezik, táplálótestekkel nem. A domáciák is eltérnek, amennyiben csak a tövisek megduzzadt alapjai (1,5-3,5 mm átmérőjűek) és a hangyák rágnak nyílást rajtuk. Rendszerint négy hangyafaj között alakul ki verseny a fák birtoklásáért (Stanton és mtsai 2002). A hangyák mentesítik a gazdanövényt a



13/1. ábra. Az *Acacia cornigera* mirmekofita növényfaj táplálótestjeinek és – összehasonlításképpen – leveleik kémiai összetétele. A kiugróan magas eltérés a fehérjetartalomban van. Az oszlopokon látható vonalak standard hibák [Heil és mtsai (2004a) nyomán módosítva].



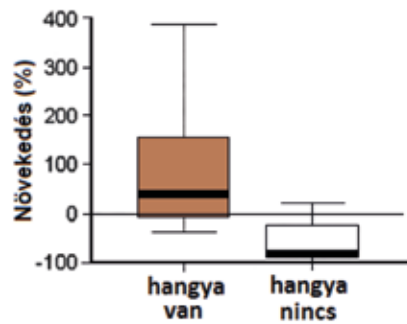
13/15. kép. Az *Acacia collinsi* (Leguminosae) leveleinek csúcsán sárga táplálótetek, a levélnyelén extraflorális nektáriumok és egy *Pseudomyrmex* hangyaegyed látható © Heil M és mtsai (2010), doi: 10.1007/s00049-009-0036-4

(Passifloraceae) növényen élő *Pachysima aethiops*, rendkívül agresszív és hatékonyak (az elefánt bőrét is képesek átszúrni fullánkjukkal, hogy elriasszák a növénytől). A magpredátor rovarok (Bruchinae alcsalád tagjai) elleni hangyavédelem a *Cordia alliodora* (Boraginaceae) növényfaj esetében az életképes magvak számával mérhető szaporodási siker növekedéséhez vezetett (Pringle 2014). A védelmet olyan hangyafaj (*Azteca pittieri*) biztosítja, amely mellesleg a növényen pajzstetveket gondoz. Ez a példa is kiemeli a mutualista kapcsolatok kétarcúságát: a pajzstetvek gondozása rátermettséget csökkentő, a termékek védelme rátermettség növelő tevékenység.

De vannak példáink a mikrobák világából is. A bakteriofágok gyakran „kölcsönöznek” virulencia faktorokat baktériumok



13/16. kép. *Cordia alliodora* (Boraginaceae) üreges hajtása, amelyben az *Azteca pittieri* (Formicidae) hangyafaj pajzstetveket nevel, hogy mézharmathoz juthasson, egyben védi a növényt más herbivoroktól © John T. Longino



13/2. ábra. A *Macaranga triloba* növényfaj szignifikánsan jobban növekedik egy *Crematogaster* genusba tartozó hangyafaj egyedeinek jelenlétében, mint azok nélkül. A vastag fekete vonal a medián, az idomok alsó és felső vonala a 25 és 75%-os, a függőleges vékony vonalak az 5 és 95%-os intervallumot mutatják [Linsenmair és mtsai (2001) nyomán módosítva].

számára, melyek birtokában az utóbbiak, toxintermelés útján, fokozott patogenitást mutatnak. Az *Acyrtosiphon pisum* levéltetűfajban élő *Hamiltonella defensa* baktériumfaj, amely egy lambdoid bakteriofággal (mint másodlagos szimbiöntával) fertőzött, csak a fág jelenlétében képes elpusztítani az *Aphidius ervi* (Hymenoptera) levéltetű parazitoid lárváját a levéltetű testén belül. Kísérletileg bizonyították, hogy a laboratóriumi tenyésztés

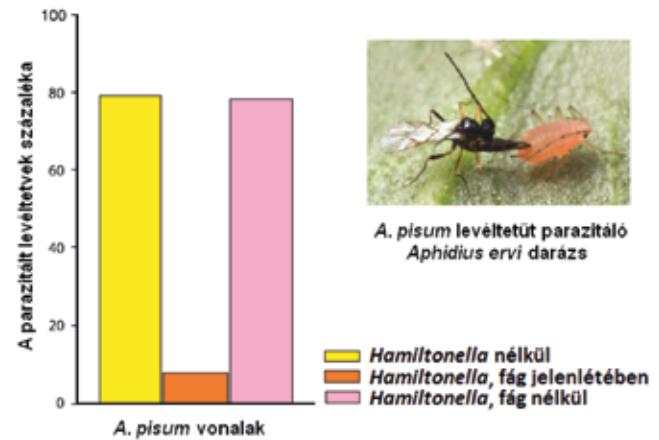
folyamán elvesztett fág miatt a levéltetű érzékenysége a parazitáltságra megnövekedett (13/3. ábra, Oliver és mtsai 2009). A 13.TA4-ben további példák találhatóak, a védelem aszimmetrikus jellegéhez lásd még 13.TA5-öt.



13/17. kép. Zöldborsó-levéltetű (*Acyrtosiphon pisum*, Aphididae) © Shipher Wu

13.1.3 Szállítás mint kölcsönösség

Valószínű, hogy a kölcsönösségi kapcsolatok legnagyobb részét a **szállítás** alkotja, mely biztosítja növényi szaporítóképletek (modulok, pollen, pollinium és termékek és magvak és gomba spórák) megfelelő környezetbe (bibe, csírázási környezet stb.) jutását. Vita tárgyát képezi, hogy a kapcsolat milyen fokú szorossága, gyakorisága és specializáltsága szükséges a kölcsönösséghez. Az alapvető kritérium azonban a **viszonzás** (reciprocitás) megléte vagy hiánya (13.2). Amennyiben viszonzás nincs (pl. egy növény az állati kultakaróra rögzítve terjeszti propagulumait), akkor nem tekintjük a kapcsolatot kölcsönösségnek. Sok esetben azonban a kapcsolat részletei még kellően nem ismertek.



13/3. ábra. A *Hamiltonella* baktérium toxinkódoló fágja jelenlétében az *Aphidius ervi* (Braconidae) gyilkosfűrészdarázs szignifikánsan kisebb százalékban parazitálja a zöldborsó-levéltetveket (*Acyrtosiphon pisum*, Aphididae), mint fág nélkül [Oliver és mtsai (2009) nyomán módosítva].

13.1.3.1. Beporzás

A szállítás legfontosabb és leggyakoribb esete a **beporzás** (pollináció), amely az ökoszisztémák működése szempontjából kiemelkedő jelentőségű tevékenység. (Napjaink uralkodó antropomorf megközelítése a pollinációt ökoszisztéma szolgáltatásnak nevezi, amely növeli az ember gazdasági hasznát.) A pollináció jelentősége nemcsak a ma működő közösségekben

óriási, hanem – a feltételezések szerint – fontos hajtóerő lehetett a zárvatermő növények kréta időszakbeli radiációjában is. Általánosságban a beporzásnál több növényfaj és több pollinátor faj együtt alkot egy **diffúz** mutualisztikus kapcsolat-rendszert, melyben egy pollinátor több növényfajjal, illetve egy növényfaj több pollinátor fajjal áll kapcsolatban, így a hatások több résztvevő között oszlanak meg. (Ezt a kapcsolattípust megkülönböztetik azoktól, amelyekben többféle mutualizmus funkcionál egyszerre, például egy növényfaj egyidejűleg létesít kapcsolatot pollinátorokkal, mikorrhizával, endofita gombával és N-kötő baktériumokkal.) A diffúz kapcsolatú beporzók – néhány kivételtől eltekintve – túlnyomóan generalisták, nem kötődnek szorosan sem virágtípushoz, sem virágszerkezethez, mindazonáltal nagyobb virágtípus csoportok elkülöníthetőek a fő látogató szervezetek szerint. De éppen ez teszi lehetővé, hogy a „pollinációs guildok” bármelyik tagja betölthesse ugyanazt a funkciót. A viráglátogatók alapvetően energiát és táplálékot szolgáltató anyagokhoz akarnak hozzájutni maguk és utódaik részére. Emiatt **passzív** beporzóknak minősülnek, melyek testi sajátosságaik (pl. más funkciók miatt kialakult szőrözöttség) következtében a viráglátogatás közben végzik el a beporzást, ezért nem tekinthetők hatékony beporzóknak. Testükön rendszerint tucatnyi növényfaj pollenje található meg, ami adott esetben a bibe eltömődésének veszélyét is magában hordozza. Emiatt is, a pollenvesztés igen jelentős, becslések szerint <1%-nyi pollen kerül át az azonos fajú növény egyedekre. Ilyenek a mérsékelt égövi lepkefajok, szemben specialista fajtársaikkal a trópusokon, például a *Heliconius*-fajokkal, melyek szoros és bonyolult kapcsolatot alakítottak ki a golgotavirágfajokkal (*Passiflora*). A specializált vagy generalista jellegű további adalékokkal szolgál a 13.TA6.

A pollen gyűjtése főként az utódok táplálását célozza, míg a nektár közvetlen energiaforrás a repüléshez, például az *Osmia* méhfajoknál. A méhek a koncentráltabb, a madarak a hígabb, de nagyobb mennyiségű nektárt kedvelik. A pollen 15-30% fehérjét is tartalmazhat. A nektár cukortartalma erősen variál a fajok között, de egy fajon belül is. Esetenként a 72%-ot is elérheti (*Clintonia borealis*, Liliaceae), de ugyanennél a fajnál 4%-ot is mértek. A vizsgálatok szerint, 900 zárvatermő növényfaj alapján, a csöves virágokban a szacharóz dominált, a sekélyek főleg monoszacharidokat (fruktóz, glukóz) tartalmaztak. A csöszzerű, sarkantyúval rendelkező virágokban a cukorkoncentráció a sarkantyú vége felé haladva növekedik. A cukrokon kívül



13/18. kép. Az *Osmia ferruginea* (Megachilidae) egyike a tavasszal legkorábban megjelenő beporzó fajoknak
© N. Vereecken

esszenciális aminosavak, fehérjék (enzimek), zsírok, szerves savak (aszkorbinsav mint antioxidáns), fenolok, alkaloidok és terpének fordulnak elő a nektárookban (Nicolson és Thornburg 2007). A toxikus nektárookban található másodlagos növényi

anyagok (MNA-k) a nem mutualista viráglátogatók elriasztását és a nektár mikrobiális lebontásának gátlását szolgálják, de nem veszélyesek az adaptált pollinátorokra (Adler 2000).

A virágok megtalálását specifikus színek (méheknek a rózsaszín, madarak esetében a piros), a virágon belül pedig rendszerint, az ember számára nem látható, UV-tartományban visszaverő nektárvonalak segítik a nektár pontos helyének azonosítását. Chittka (1996) rovarrendek filogenetikai analízisével valószínűsítette, hogy a beporzó rovarok trikromatikus látása

már a színes virágok evolúciója előtt létezett. Közismert a beporzó szervezetek tanulási képessége a virágok felkeresésében (13.TA7). A virágok illata (szaga) gyakran akár 40-60-féle komponens együttes hatásaként keletkezik, azonban ez nem jelenti azt, hogy valamennyi vegyületet érzékeli és

Cis-3-hexenol,
Metil-hexadékanóit,
Benzaldehid,
Benzil alkohol,
2-feniletanol,
Benzil-2-hidroxibenzoát,
2-fenilpropanol,
Alfa-fellandréin,
Limonén,
Cisz-béta-ocimén,
Transz-béta-ocimén,
Alfa-terpineol,
Propionaldehid,
2-furánetanol,
2-propil acetát

13/19. kép. A hólyagos habszegfű (*Silene vulgaris*, Caryophyllaceae) viráglátának összetevői
© Knudsen és Tollsten (1993),
doi: 10.1111/j.1095-8339.1993.tb00340.x

„használja” a beporzó a növény azonosítására. A tipikus, lepkék által látogatott virág aciklikus terpén alkoholokat, ezek szénhidrogén származékait, benzenoid alkoholokat és észtereket, valamint kis mennyiségben N-tartalmú vegyületeket tartalmaz (Knudsen és Tollsten 1993). A leggyakoribb illatanyagok között található a fenil-etil-alkohol és annak észterei. A sokféle anyag eltérő koncentrációja lehetővé teszi egyes pollinátor csoportokra való specializálódást a növény részéről.

A virágos növényeknek mintegy 2/3-át rovarok porozzák be. Leggyakoribbak a Hymenoptera, Lepidoptera és Diptera rendekbe tartozók. A fennmaradó rész madár és emlős beporzásra specializálódott (kolibri-, mézmadár- és nektármadárfajok, valamint denevérek, rágcsálók és majmok), de elvételük hullófajok is beporoznak növényeket. A madarak között hat filogenetikailag független csoport (kb. 10%-a a madárfajoknak) végez beporzást. A polifiletikus eredetű 361 kolibri-faj több független leszármazási vonala



13/20. kép. A Madeirán élő *Lacerta dugesii* gyík faj nektárt fogyaszt és beporozza a *Musschia aurea* (Campanulaceae) növényt
© Olesen és Valido (2003),
doi: 10.1016/S0169-5347(03)00004-1

kb. 7000 növényfaj beporzásában vesz részt (Bleiweiss 1998). Az emlősök között mintegy 60 faj (19 családban) látogat virágokat és folytat beporzást, többek között 12 majomfaj [pl. lemurok (Lemuridae) Madagaszkáron, karmosmajmok (Callitrichidae) Dél-Amerikában] (Carthew és Goldingay, 1997). Az emlősfajokra specializálódott virágok szerkezetileg és méret szempontjából egyaránt eltérnek a rovarbeporzásuktól,

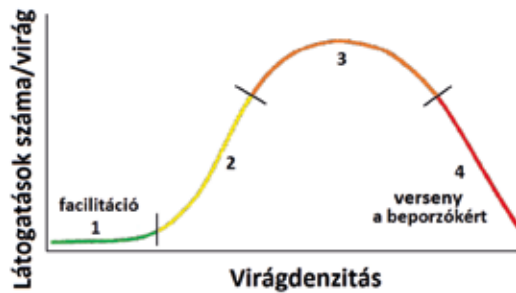


13/21. kép. A fynbos vegetációban (Dél-Afrika) a *Leucospermum arenarium* (Proteaceae) faj beporzását a *Gerbillurus pabea* (Muridae) rágcsálófaj végzi © Johnson és Pauw (2014), doi: 10.1093/aob/mcu015

például felépítésük jóval robusztusabb. Az emlős beporzókhoz alkalmazkodott növényfajok száma alacsony: 85 faj (19 családban); elsősorban Ausztráliában és Dél-Afrikában található ilyen fajok a Proteaceae és Myrtaceae családokban.

A 13.1-ben már említett facilitáció jelentős

szerephez juthat a pollinációban. Egyfelől, a virágok hasonlósága növeli a beporzás valószínűségét. Másfelől, a facilitáció és a denzitásfüggő válasz rendszerint a virágdenzitás alacsonyabb szintjének, míg a növényegyedek közötti verseny a magas virágdenzitásnak az eredménye (Rathcke 1983, 13/4. ábra). A hasonló virágok közötti verseny a beporzókért egymás után következő (szekvenciális) virágnylási időzítéshez vezethet.



13/4. ábra. Elméleti összefüggés pollinátorok válaszára, ha a virágdenzitás növekedik. Ameddig a virágok száma alacsony, facilitáció érvényesülhet (1), azaz a hasonló kinézetű virágok segítik egymás látogatását. Ilyenkor a beporzók a hasonló, de nem azonos fajú virágokat összetévesztik. Ha a virágok denzitása megnövekedik, akkor a beporzók aktivitása is nő (2). Ha a virágok denzitása nagyon magas lesz, akkor az egy virágra eső látogatások száma maximumot ér el (3), majd csökkenni kezd. Ekkor verseny alakul ki a virágok között a megporzásért (4) [Rathcke (1983) nyomán módosítva].

A beporzó szervezetek mozgékonyasága nagy jelentőségű a növényi **génáramlás** szempontjából. Megkülönböztethetünk optimális és tényleges **➡ kikeresztezési távolságokat** (nem rokon egyedek alléljainak megjelenése), melyek méretét az optimális táplálékszerzési magatartás határozza meg, vagyis a szükséges és az egymást követően meglátogatott növényekből nyert energia közötti viszony. A génáramlás és populációszerkezet bármely növényfaj esetében az optimális kikeresztezési távolsággal függ össze (Waser és Price 1983). A tényleges kikeresztezési távolság mindig kisebb, mint az optimális. Tömegesen és kis körzetben nyíló virágok esetében már viszonylag közel található egyedek között is biztosított a kikereszteződés. Például a *Castilleja miniata* (Scrophulariaceae) növényfaj élőhelyén a 2 méteres kikeresztezési távolság sokkal nagyobb mértékű magkötést eredményez, mint az 1 vagy 10 m. Ugyanehhez a trópusi területek növényfajainak alacsony egyedszáma

mellett, jóval nagyobb távolságok bejárása szükséges, melyhez valószínűleg nagyobb nektár- vagy pollenmennyiség társul. Azt gondolhatnánk, hogy azok a növényfajok (pl. orchideák), amelyek nem viszonozzák a pollinációs szolgáltatást, az önbeporzás egyik változatának (geitonogámia) gyakoriságát és így a beltenyészési depresszió (6.3.2) mértékét növelik. Egy vizsgálatban azonban a viszonzást nem adó és viszonzó orchideafajok összehasonlításával mindkét típusban azonos szintű pollinátor limitációt és beltenyészési depressziót találtak (Smithson 2006). Ugyanakkor egy sor növényi tulajdonság, összefüggésben a beporzók tevékenységével, elősegíti a kikereszteződést, például a hosszú virágzási idő, pollenelőzés (a hím virágok, porzók előbb jelennek meg, mint a női virágok), aszinkron virágzás, kétlakiság, önmeddőség (inkompatibilitás) stb. A pollináció ellentmondásos vonásaival külön foglalkozunk (13.TA8).

13.1.3.2 Termékek, magvak, propagulumok szállítása

A másik, ebbe a kölcsönösségi típusba tartozó rendkívül fontos kapcsolat az állati szervezetek által történő **magszállítás** (zoochoria), ami a növények **diszperziójának** hatékonyságát növeli. Alapja az a tapasztalati tény, hogy a magvak túlélése nagyobb a szülőnövénytől való távolság növekedésével (6.TA1). Legtöbb esetben termésfogyasztással valósul meg, a lényeg azonban a magvak csírázásra alkalmas helyekre kerülése. Szélesen elterjedt jelenség, amely túlnyomó többségében rovarokhoz kötődik.

A véletlen, passzív és alkalmi szállítást, melynek kedvezményezettje például egy állat bundájára éppen ráakadt termés, nem minősítjük kölcsönösségnek, mert hiányzik a viszonzás (a szállításnak ezt a változatát **forézisnek** nevezzük). De ugyanígy a víz és szél általi szállítás sem tekinthető kölcsönösségnek. Az **aktív terjesztés** esetében általában táplálékot adnak a szállításért. Ez azt jelenti, hogy a szín és illatingereket adó érett termékek elfogyasztása (ez a növény ellenszolgáltatása) eredményeként a magvak egy része, esetleg az összes, sértetlenül halad át a szállító faj emésztőrendszerén és az anyanövénytől távolabb kerül kiürítésre. Ezt a fajta kölcsönösséget **endozoochóriának** nevezzük, mert a szaporító



13/22. kép. *Sterculia lanceolata* (Malvaceae) nyitott termése élénk, kontrasztos színekkel hívja fel a magterjesztők figyelmét © Lu'u Ly

képletek a bélrendszerben szállítódnak. A **fakultatív** (alkalmi) magterjesztő változatban a magvak sorsa bizonytalan, jelentős részük azonban túléli a gyümölcsöket elfogyasztó szervezet bélsatornájának viszonyait. Az **obligát** kapcsolatban nemcsak a magvak túlélése biztosított, hanem esetenként csírázást serkentőek az emésztőrendszerben töltött idő alatti hatások is. További előny, hogy a magvak vagy a termékek csírázásra alkalmas helyre kerülnek. [A témakörből egy félrevezető és a

kölcsönösség szempontjából ellentmondásos példát mutatunk be, amely azt is demonstrálja, hogy a kölcsönösségi kapcsolatok mennyire az antagonizmus–mutualizmus szélsőségek között mozognak (13.TA9).] Az endozoochoria azonban nem korlátozódik csak a gerincesekre és azok között is főként madarakra,



13/23. kép. *Pimelia costata* (Tenebrionidae) gyászbogárfaj
© Daniel Gutiérrez,
<https://www.biodiversidadvirtual.org>

melyek figyelmét élénk színek hívják fel az érett termésekre. A gyászbogarak (Tenebrionidae) közé tartozó *Pimelia costata* ürülékében egy parazita növény (*Cytinus hypocistis*, Cytinaceae) 31 életképes magját találták (de Vega és mtsai 2011). Egyes gerincesfajok gombafogyasztása (mikofágia) azoknak a gombafajoknak kedvez, amelyek nem rendelkeznek földfeletti termőtestekkel. A Tasmaniában honos erszényes, az ecsetfarkú patkánykenguru (*Bettongia gaimardi*, Potoroidae) a földből kiásott gombatestekkel táplálkozik. Ezek elfogyasztása után a gomba spórák túlnyomó többsége életképes marad és az állat ürülékével távozik, amit a rajta tartózkodó kommenzalista (Bevezetés II) ganajtúró bogarak ásnak el (Johnson 1996). Így a patkánykenguru aktívan terjeszti az ektomikorrhiza gombákat és egy több résztvevős mutualista kapcsolatrendszer tart fenn.

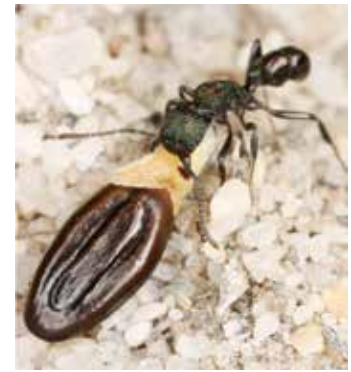


13/24. kép. Az ecsetfarkú patkánykenguru (*Bettongia gaimardi*, Potoroidae) Ausztrália patkányméretű, gombákkal és gyökerekkel táplálkozó erszényese
© LL Harrison

Ebből is látható, hogy a szállítás és a magvak táplálékként való fogyasztása (magpredáció) között csak igen csekély a különbség. Ez azonban csak azokra a szervezetekre vonatkozik, amelyek a magvakat nagyobb részt egészben nyelik le és az emésztőrendszeri viszonyok döntenek el, hogy a magvak életképesek maradnak-e. A legtöbb fakultatív (pl. rágcsálók, disznófélék), sőt több obligát magszállító faj (pl. fenyőszajkó) is a kétféle funkciót (szállítást és magpredációt) egyidejűleg végzi. Szerepük jelentősen változik földrajzi területek szerint. A holarktikus területen a *Sciurus*, *Spermophilus*, *Tamias*, *Apodemus* és *Peromyscus* genusok rágcsálófajai, valamint a *Garrulus*, *Cyanocitta*, *Aphelocoma*, *Nucifraga*, *Corvus* és *Pica* genusok madárfajai számítanak magszállítóknak és egyben magpredátoroknak. A trópusokon egy sor nagytetű gerinces herbivor tölti be ugyanazt a funkciót. A gerinctelenfajok közül kiemelkedő az ún. aratóhangyák (*Pheidole*, *Messor*, *Pogonomyrmex* genusok) szerepe, melyek irányított diszperziót végeznek (6. fejezet). A magpredátorok alapvetően a magvakat a fészkeikbe szállítják, ott tárolják, majd fogyasztják. A gyűjtés alapja nemcsak a mag tápértéke, hanem a gyakran jelen lévő **elaioszóma** (növényi zsírokban

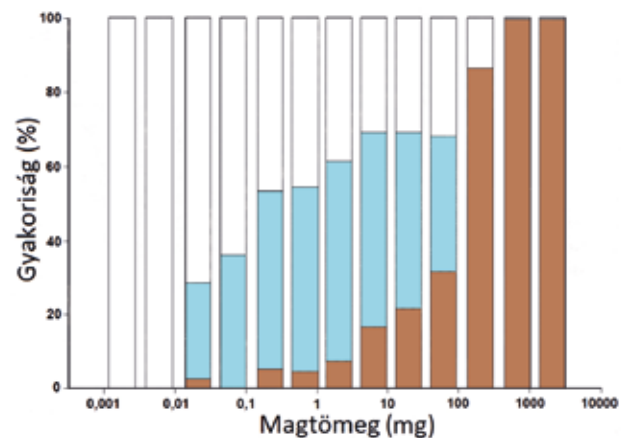


13/25. kép. Különböző növényfajok magvai elaioszómával (nyilak). A léptékvonal 1 mm. © Gorb és Gorb (2003), doi: 10.1007/978-94-017-0173-0



13/26. kép. *Rhytidoponera metallica* hangyafaj elaioszómával rendelkező *Acacia*-magot szállít a fészekbe
© B. Guénard, doi: 10.1093/acprof:oso/9780199544639.003.0006

gazdag tápláló test) és ennek mérete, mely kb. 3000 növényfaj magján található meg. Például az erdei bütökshangyák (*Myrmica ruginodis*) az eperjes sás (*Carex pilulifera*, Cyperaceae) magjaival táplálkoznak. A magszóródás után csaknem az összes mag az anyanövény körüli 40 cm-es távolságon belül volt megtalálható. A hangyák innen szállították el max. 1,4 m távolságra, részben a fészekbe, részben elszórták, miután a magvakon található elaioszómát eltávolították. A fészekbe kb. 1400 magot vittek be 16 nap alatt, ennek 16%-át azonban visszaszállították felszínre (Kjellsson 1985). Előfordul, hogy egyes hangyafajok az elaioszóma eltávolítása után a magvakat a boly „szemétdombjára” viszik, ahol – bár az anyanövényhez képest eltérő környezetbe kerültek – a felnövekedésükhöz, éppen a tömegesség



13/5. ábra. A növényi magvak diszperziójának módja eltér a növényi magtömeg függvényében. A legkisebb magtömegű fajok nem rendelkeznek speciális diszperziós móddal (fehér oszlopprészek). A hangyák és szél által, ragadós felületük, vagy saját magszórási képességük (ballisztikus ellövés) következtében szétszóródó magvak aránya a közepes méretű magvaknál gyakori (kék oszlopprészek). A legnagyobb tömegű (> 100 mg) magvakat tipikusan gerinces szervezetek terjesztik (barna oszlopprészek). Az ábra Nagy Britannia és Ausztrália mérsékelt égövű zónájának flórája alapján készült. A vízszintes tengely logaritmikus beosztású [Herrera (2002) nyomán módosítva].

következtében, a feltételek egyáltalán nem kedveznek. A hangyák által végzett magdiszperzió (mirmekochoria) és a növényi fajdiverzitás összefüggését vizsgálva Lengyel és mtsai (2009) megállapították, hogy azok a növényi taxonok, ahol a hangyák végzik a magvak szétszórását, fajgazdagabbak, mint a testvérvonalak, ahol ilyen tevékenység nincs. A mirmekochoria a zárvatermők 4,5%-nál (kb. 11 ezer faj) fordul elő.

A magdiszperzióban a mag és a szállító szervezet méretarányának nagy jelentősége van. Ahogy a 13/5. ábra is mutatja, a gerinces állatok általi magdiszperzióknak csak egy bizonyos magtömeg felett van valószínűsége (Herrera 2002). Például az Ibériai-félszigeten a fásszárú fajok kb. 46%-át, a lágyszárúak 8%-át terjesztik gerincesek. Egy brazíliai trópusi erdőben ugyanez 52% és 22%. Emiatt specificitást sem tételezhetünk fel a terjesztésben. A nagytestű (1,5 kg testtömeget elérő) dél-kelet-ázsiai és afrikai trópusi gyümölcssevő denevérek (Pteropodidae, repülőkutyák)



13/27. kép. A repülőkőka (*Cynopterus brachyotis*, Pteropodidae) gyümölcsökkel táplálkozik

Fotó: Csorba Gábor

egy-egy növényfajok terjesztésében hatékonyak. Sok esetben akár 100 km-t is repülnek egy-egy jelentős méretű, éppen természetben lévő növényállomány felkeresésére, melynek magjait azután másutt ürítik ki. További jelentős gerinces magterjesztők a különböző makákófajok, a gibbon és az orangután, valamint a

cibetmacskafélék (Viverridae). A nagytestű herbivorok, például elefántok, nagy távolságokra viszik el a magvakat és több növényfaj komplex magszórását végzik el.

A feltételezések szerint az észak-amerikai herbivor megafauna kihalásával a nagyméretű terméseket produkáló növényfajok diszperziója is megszakadt. Ilyen faj lehet a *Gustavia superba* (Lecythidaceae) is (6/30. kép). Korábban a zárvatermők evolúciós sikerét és fajgazdagságát elsősorban a pollináció és az élővilág által segített magdiszperzió szerepének tulajdonították. Napjainkban ez a vélemény kisebb hangsúlyt kap, mert a ma élő nyitvatermőfajok között a magdiszperzió gyakoribb (64%), mint a zárvatermők esetében (27%). (Lásd még 13.TA4)

13.2 A MUTUALISTA KAPCSOLAT KELETKEZÉSE, FENNTARTÁSA ÉS MEGSZŪNÉSE

13.2.1 A mutualista kapcsolat keletkezése és fenntartása

Általános vélemény, hogy a legtöbb mutualista kapcsolat **parazita vagy kommenzalista** viszonyból fejlődhetett ki. Például a füge–fügedarázs (13.TA10), jukka–jukkamoly (13.TA11) viszonyok esetében kézenfekvőnek tűnik, hogy ez a korábbi állapot a magpredáció lehetett. A parazita kapcsolatról tudjuk,

hogy az egyik fél lényegesen csökkentheti a másik résztvevő rátermettségét. Amennyiben a gazdában történő evolúciós folyamatok miatt csökken a parazita hatása, akkor a kölcsönhatás először a kommenzalista lesz, amikor a parazita lényegében már nincs hatással a gazda rátermettségére. Az is lehetséges, hogy ezt követően a korábbi parazita fokozatosan előnyöket nyújt a gazdának, és bár a hozzájárulása még csekély (a kapcsolat aszimmetrikus), de fennáll az esély mutualisztikus viszony létrejöttére. (A kölcsönösség aszimmetrikus jellegének kialakulására nézve részletek a 13.TA11-ben, a kapcsolat létrejöttére vonatkozó elméleteket lásd a 13.TA1-et.)

Úgynevezett mutualista génekről nem tudunk, de arra van bizonyíték, hogy egy antagonisztikus kapcsolat egyetlen, vagy néhány allél változására mutualistává alakul (Freeman és Rodriguez 1993), például mikrogombafajok, vagy a *Mimulus*-fajok speciációja és virágszínük adaptációja a beporzó fajokhoz. Az antagonista–mutualista kontinuumon való mozgás különösen szembevetendő a **feltételektől függő (kondicionális) kapcsolatok** esetében. Például a gazdanövény angol perje (*Lolium perenne*, Poaceae) számára „normális” körülmények között a herbivor rovarok ellen védelmet a pozitív hatású szimbionta (endofita) gomba (*Neotyphodium uncinatum*) nyújtja alkaloidtermeléssel.



13/29. kép. Az *Epichloë typhina* (Clavicipitaceae) a pázsítfűfélék virágfejlődését megakadályozzák, helyette stromatáikat (spórákkal telt ragadós bevonat, amely legyeket vonz) növesztik a növényen, mellyel saját terjesztésüket segítik. Ugyanakkor alkaloidokat termelnek a gazdanövényben a herbivorok elleni védekezéshez

© Gerhard Koller



13/28. kép. (A) A méhek által látogatott *Mimulus lewisii* (jelenleg *Erythranthe*) (Phrymaceae) és (B) a kolibriket vonzó *M. cardinalis* eltérő beporzókhoz való alkalmazkodása a reprodukciós izolációt jelzi
doi: 0.1073/pnas.96.21.11910

Amennyiben egy hemiparazita gyökérelősködő növényfaj, a nagyvirágú kakascímer (*Rhinanthus serotinus*, Scrophulariaceae) is jelen van, azt is ugyanazokkal az alkaloidokkal látja el a gazdanövény kárára (emiatt annak növekedése csökken), amelyek a hemiparazitát a herbivortól megvédik (Lehtonen és mtsai 2005). Azon túlmenően, hogy a kakascímer a mutualisztikus kapcsolat parazitája, a szimbionta gomba is az említett kontinuumon különböző helyzeteket vesz fel a körülményektől függően. Hasonló állapotokat írnak le az egyébként parazitának tartott fügedarázsok (Otitesellinae alcsalád) egyes fajai esetében, melyek – a feltételektől függően –, jelentős mértékben



13/30. kép. Kormos varjú
(*Corvus corone corone*, Corvidae)
© Dan Davison



13/31. kép. Pettyes kakukk
(*Clamator glandarius*, Cuculidae)
© Zeynel Cebeci

járulnak hozzá a beporzáshoz (Jousselin és mtsai 2001). A kormos varjú (*Corvus corone corone*) költési parazitája, a pettyes kakukk (*Clamator glandarius*), a ragadozó denzitástól függően hol parazitaként, hol mutualistaként szerepel, mert az utóbbi esetben – bár a gazda utódszáma alacsonyabb lesz – a kakukkfiókák a kloakából kibocsátott savas, indol-, fenol- és kéntartalmú repellens anyagokkal csökkentik a ragadozás kockázatát (Canestrari és mtsai 2014). A kondicionális mutualizmus egy újabban felfedezett példája a *Formica obscuripes* hangyafaj és a *Publilia modesta* (Membracidae) kabócafaj kapcsolata, amely a kölcsönösség és a kommenzalizmus spektrumon mozog attól függően, hogy a kabóca melyik tápnövényén fejlődik. A gyengébb minőségű tápnövényen a hangyák csak csekély mértékben, vagy egyáltalán nem gondozzák a kabócákat, a jó minőségűn viszont intenzív a gondozásuk (Reithel és Billick 2006). (13.1.1 és 13.2.2.)

A kérdés az, hogy miként lehetséges egy olyan viszony evolúciós fennmaradása, amelyben a partnerek külön-külön evolúciós sikerük maximalizálására törekednek? A kooperáció szigorú feltétele a **reciprocitás**, valamint, hogy az aszimmetriát okozó partner nem „távozhat” **büntetés** nélkül, ha nem végez viszonzást. Ennek természetesen az elsődleges hajtóereje a partnerek rátermettségének csökkenése. A kooperáció vizsgálatára általában alkalmazott játékelméleti analitikai eszköz – az iterált **fogyó-dilemma modell**, amely a partnerek ismételt találkozásait veszi figyelembe – nem képes megmagyarázni, hogy a kölcsönösség miként alakul ki egy olyan rendszerben, ahol a többség nem követi ezt a viselkedést (Scheuring 2005). Megoldást kínál, ha az egyedek diszperziója korlátozott és fokozott viszonzással zajlik a kölcsönhatás térben strukturált környezetben (Doebeli és Knowlton 1998). A biológiai játékelméleti modellekkel, közöttük az ún. „biológiai piaccal” a 13.TA12-ben, a „fogyó-dilemmával” a 13.TA13-ban foglalkozunk. Emiatt kezdett tért hódítani az a felfogás, hogy a legtöbb interspecifikus mutualista kapcsolat **melléktermékként** keletkezett és csak „álviszonzáson” (pseudoreciprocitáson) alapul (Bergstrom és mtsai 2003, 13.TA1). Ilyen melléktermékként

keletkező kölcsönösségnek tekinthető például az, ha egy hangyafaj a növényen megtelepedett levéltetű kolóniát gondozza, közben bizonyos mértékig távol tart egyéb herbivorokat. Ekkor a kölcsönösség a növény és hangya között jön létre, még ha a levéltetvek hangyák általi gondozása csökkentheti is a növény rátermettségét.

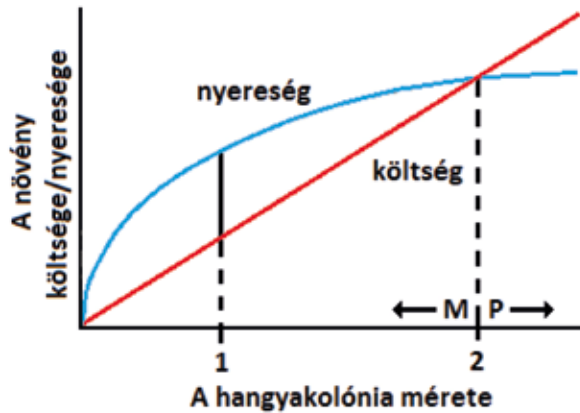
13.2.2 A mutualista kapcsolat megszűnése

Ha a kapcsolat fokozottan aszimmetrikussá válik (pl. a parazitizmus felé tolódik el), mert az egyik partner számára a másik kihasználása kedvezőbb költségviszonyokat eredményez, akkor a partnerek elhagyják a kapcsolatot (dezertálás), mivel túlságosan költséges egy aszimmetriát okozó partnerrel kapcsolatban lenni. Ha a partnerek között nem működik megfelelő szabályozó mechanizmus a kölcsönösség **megszűnik**. A kölcsönösség megszűnéséhez vezető folyamatban a rátermettség jelentős csökkenése tapasztalható. A kapcsolat akkor maradhat fenn, ha az aszimmetria és szimmetria között mozog folyamatosan, valamilyen kompenzációs mechanizmus által. Például megfigyelték, hogy ha a *Lachnus tropicalis* levéltetű kolónia mérete kb. 1200 egyed volt, akkor a fekete hangya (*Lasius niger*) egyedei átlagosan 57 faj egyedet szállítottak és fogyasztottak el, annak ellenére, hogy a levéltetvek mézharmatot termeltek és a hangyák azt elfogyasztották. A levéltetvek elfogyasztása folyamatosan növekedett, amint az egy hangyaegyedre eső levéltetűdenzitás emelkedett (Sakata 1994). A hangyák a nagy mennyiségű mézharmatból származó cukorfelesleget csak nitrogén (aminosav) bevitelével tudják hasznosítani. Utóbbi a tetvek elfogyasztásával érték el. Az észak-amerikai fenyőszajkó (*Nucifraga columbiana*) (6/36. kép) és tápnövénye, a nevadai cirbolyafenyő (*Pinus flexilis*) közötti kölcsönösség megszűnik, ahol a kanadai vörös mókus (*Tamiasciurus hudsonicus*) (17/7. kép) is jelen van. A fenyőszajkó mókussal való versengésében a mókus dominanciája érvényesül, ami csökkenti a fenyő nettó populációnövekedését, mert a fenyőszajkó fenyőmagterjesztése megszűnik (Siepielski és Benkman 2008).

Az uralkodó hipotézis szerint a mutualizmus leginkább a parazitizmus felé tolódhat el. Filogenetikai vizsgálatok (Sachs és Simms 2006), azonban azt mutatták, hogy a parazita kapcsolattá alakulás viszonylag ritka, helyette inkább a mutualizmus elhagyása és egymástól függetlenül élő fajok megjelenése a jellemző.

13.2.3 Költség és nyereség: a kapcsolat egyenlege

Amint a leírtakból is nyilvánvalóvá vált, a kölcsönösség olyan pozitív kapcsolatot jelent, amelynek egyenlege mögött aszimmetria lehet. A kölcsönösségben résztvevő egyik faj a partnernek szóló lehető legkisebb költségek (szolgáltatás, jutalom stb.) mellett kísérel meg maximális nyereséget elérni.



13/6. ábra. A kölcsönösség (növény–hangya kapcsolatban) egyszerű és vázlatos költség–nyereség modellje grafikusán ábrázolva. A hangyákolónia növekedésével a növény energiárafordítása növekedik, mert egyre több hangyát kell táplálnia. A nyereség (védelem) a hangyák jelenlétéből következik és tellési görbét mutat. A maximális nettó nyereség az 1-es kolónia méreténél jelentkezik, mert a költség és nyereség értéke közötti különbség ekkor a legnagyobb. Lineáris költség-növekedés mellett ez alapvetően a nyereséggörbe alakjától függ, amely a szolgáltatás értékét jellemzi. Ha a költségek meghaladják a nyereséget (ez a 2-es kolónia méreténél jelentkezik), a kölcsönösség (M) paraszizmusba (P) fordul át [Fonseca (1993) nyomán módosítva].

A **költségek** és a **nyereségek** eltérő időpontokban és az egyed-fejlődés különböző szintjein jelentkezhetnek, valamint jelentősen változhatnak az adott kölcsönhatás körülményei között és mérésük sem egyszerű feladat. Connor (1995b) háromféle nyereséget különböztet meg: (a) **melléktermék**, amely egy szervezet saját maga előnyére végzett tevékenysége közben keletkezik és mások is használják; (b) **befektetési**, amikor egy költséges akció keretében a partner a kedvezményezett; és (c) **„ellopott”** nyereség, amelyet paraszizmus vagy predáció útján szereznek meg, ahol a viszony szélsőségesen aszimmetrikus.

A kölcsönösség költség–nyereség modellje (13/6. ábra) analóg a növényi ellenálló képesség modelljével (15/11b. ábra). Fonseca (1993) a modellt a hangya–növény kapcsolat szerint értelmezte (lásd a modell magyarázatát az ábránál). [A költségek általában a hangyák és a levéltetű ellenségek (parazitoidok, ragadozók) kizárásával, valamint a levéltetvek melezitóz termelésével elemezhetők.] A fakultatív vagy obligát hangya–levéltetű kapcsolatok költség–nyereség vonzatait sokan vizsgálták. Az ezekből nyerhető általánosítások a következők:

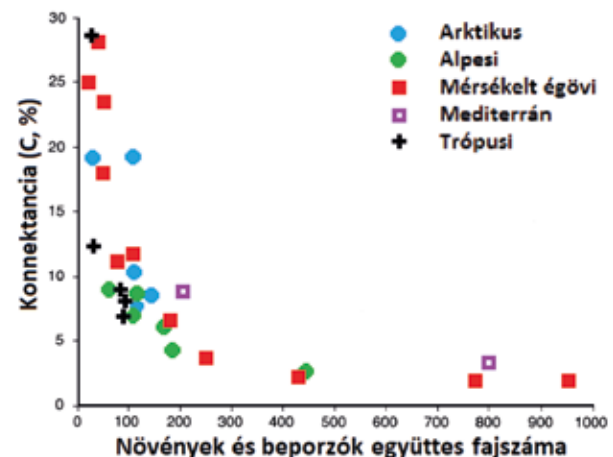
A levéltetű kolóniák kihalnak a hangyák kizárásával, viszont a hangyák jelenlétekor a természetes ellenségek száma és a levéltetvek gombafertőzése is csökken. A kapcsolat ugyanakkor költséggel is jár: kisebb tömegű levéltetvek fejlődnek, melyek kevesebb utódot hoznak létre. Nyereség lehet viszont a levéltetű kolónia meghosszabbodott élettartama. A levéltetvek erős szelektív nyomás alatt vannak, hogy a hangyákat a kolóniák gondozására bírják, ehhez akár hétszeresére is növelik a mézharmat elválasztást. A magas melezitóz tartalmú mézharmatot termelő *Aphis fabae* levéltetű klónok kisebb számú szárnyas utódot hoztak létre, miáltal a klónok diszperziós képessége csökkent, tehát a hangyák jelenlétének biztosítása

költségekkel járt (Vantaux és mtsai 2015). A hangyáknál is jelentkeztek költségek: a levéltetvek monopolizálása, a mézharmat begyűjtése, szállítása, átadása bolytársaknak stb. Ebben az obligát kapcsolatban a levéltetvektől való függőség a legnagyobb költség. Ezen túl számtalan módosító hatás is működik: a gazdanövény állapota, a gazdanövény másodlagos anyagcsere termékeinek (pl. alkaloidok) felvétele a levéltetvek által, ami a mézharmatba és így a hangyákba is bekerül (Szentesi és Wink 1991), a hangyák preferenciája levéltetű fajok tekintetében stb.

A 13.TA15-ben bemutatjuk, hogy az *A. drepanolobium* költség–nyereség viszonyára milyen szelektív kényszerek hatnak. Amelyik *Acacia*-egyedet nem védik a hangyák, az több energiát fordít a kémiai védekezést szolgáló anyagok előállítására és fenntartására. A pollinációra vonatkozó költség–nyereség elemzésével a 13.TA12-ben foglalkozunk.

13.3 MUTUALIZMUS A KÖZÖSSÉGBEN

Természetes, hogy a kölcsönösségi kapcsolatok többnyire nem izoláltan, hanem többfajú közösségi kontextusban valósulnak meg. Ez azt jelenti, hogy a kölcsönösségi viszonyban lévő fajok egyidejűleg másfajta és más szintekről származó kölcsönhatásokban is részt vesznek. Például a növényekkel szimbióta kapcsolatban élő gombák (mikorrhiza fajok és levél vagy gyökér endofiták) lényegesen befolyásolják a herbivor rovar közösség viszonyát a tápnövényeikhez és végső soron, ezeken keresztül természetes ellenségeikhez is (Hartley és Gange 2009). A kölcsönösség hatékony működése megakadályozhatja trofikus kaszkád (19.5) kialakulását a közösségben. Az afrikai *A. drepanolobium* herbivorok elleni védelmében a leghatékonyabb hangyafaj a *Crematogaster mimosae*, amely további három hangyafajjal versenyez a fák birtoklásáért. Amennyiben a nagytestű herbivorokat (elefánt, zsiráf), melyek a fák lombját legelik,



13/7. ábra. Különböző biotópokban található 29 pollinációs hálózatban előforduló növények és beporzó állatok együttes fajszáma és százalékban kifejezett kapcsolatuk (konnektancia) közötti összefüggés [Olesen és Jordano (2002) nyomán módosítva].

10 éven át kizárták, a növény csökkentette a domáciák számát és a nektár-produkciót (15.3.3.1). Ez a *C. mimosae* kiszorulását és több, kevésbé agresszív, nem hatékony és csak kismértékben mutualista hangyafaj (*C. sjostedti*, *C. nigriceps* és *Tetraponera penzigii*) megjelenését eredményezte, párhuzamosan ezzel a fák növekedése lelassult és mortalitásuk megnövekedett. Az utóbbiban az eddig távol tartott farontó bogárfajoknak volt elsődleges szerepe. Ezért a nagytestű herbivorok intenzív vadászata a hangya–növény mutualisztikus kapcsolat megszűnését és az *Acacia* köré szerveződő közösség kihalását segíti elő (Palmer és mtsai 2008). A közösségekre jellemző több résztvevős mutualisztikus kapcsolatot a 13.TA3-ban mutatjuk be.

Különböző biomokban a pollináció mutualisztikus hálózatainak vizsgálata azt mutatta, hogy a konnektancia (19.4.1) exponenciálisan csökkent a fajgazdagság növekedésével (13/7. ábra és a May-modell, 20.2.1). A fajgazdagság ugyan növekedik a trópusok felé, ezért a kölcsönösségi kapcsolatok gyakorisága is nagyobb (Olesen és Jordano 2002), azonban egyre specifikusabbá válnak, tehát a konnektancia csökken. Ez összhangban van azzal a megállapítással, hogy a fajgazdagabb közösségekben a *per capita* kapcsolatszám csökken (19.4.2). Az obligát szimbiota kapcsolatok kivételével, a kölcsönösségben gyakran sok faj vesz részt. Ez azonban nem jelenti azt, hogy egyenértékűek és a közöttük zajló **verseny** ne befolyásolná a kölcsönösség „szerkezetét” (Warren és mtsai 2014). Általában minden kapcsolatban jelen van egy gyakori és több ritka faj, melyek hozzájárulása a kapcsolathoz eltérő. A növények éppen úgy vetélkedhetnek az állatfajok „szolgáltatásaiért” (pollináció, magdiszperzió), mint az utóbbiak a növények által nyújtottakért (nektár, pollen, domácia stb.). Például egy mediterrán beporzó közösségben, amely 116 fajból állt, a **közösségszerkezet** a nektárforrások diverzitásától, azaz a nektártérfogató és -koncentráció kombinációjától, a pollen–nektár energiaaránytól, a florális diverzitástól és a mediterrán ökoszisztémákban gyakori tüzek utáni időtartamtól függött. A **beporzó diverzitás** viszont szorosan kapcsolódott a florális- és nektárdiverzitáshoz, valamint a legutóbbi tűz óta eltelt időhöz. A leggyakoribb fajok **abundanciája** pedig



13/8. ábra. Mutualista hálózat rajza, amely egy angol mezotróf kaszálórét viráglátogató közösségét ábrázolja. Az ábra alsó és felső részén látható eltérően árnyalt téglalapok a növényfajokhoz és rovarfajokhoz tartozó egyedszámokat fejezik ki. Az ezeket összekötő különböző szélességű „háromszögek” (sávok) az összes látogatás számát jelölik (tekintet nélkül arra, hogy a rovar valóban beporzó volt-e, vagy sem). A rovarfajok száma 61, a növényfajoké 21 volt [Dicks és mtsai (2002) nyomán módosítva].

a legelési intenzitással, a méhfészkek építéséhez szükséges anyagok elérhetőségével és ismét a tűzzel volt korrelációban (Potts és mtsai 2003).


A közösségi modellek szerint a ragadozás és amenzalizmus (Bevezetés II) növeli, az interspecifikus verseny és a mutualizmus viszont csökkenti a közösség stabilitását. Ez összhangban van ezeknek a kapcsolatoknak gyakran változó erősségével (pl. fakultatív kölcsönösség). A mutualista hálózatokra jellemző ún. **egymásbaágyazottság** (Bevezetés III.5) azt jelenti, hogy a specialista beporzók a generalisták pollinációs hálózatának részei (13.TA14).

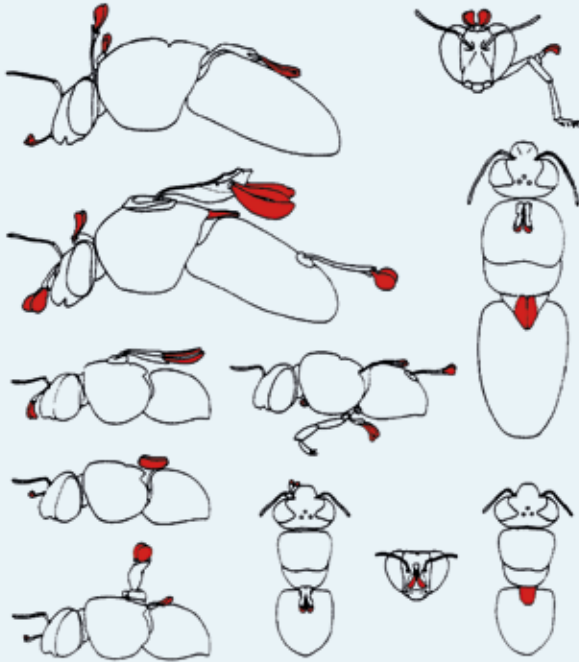
A napjainkban gyakran elemzett ún. **kvantitatív hálózatok** részletesen feltüntetik a hálózatban résztvevő fajokat és egyedszámukat. Ilyen kvantitatív mutualista hálózatot mutat be a 13/8. ábra, amelyről egyes taxonok mennyiségi viszonyai is leolvashatók. A diffúz kapcsolatok nagy variációt hordoznak, ezért ezek tér–időbeli stabilitása is változik, ami egyben a stabilitás tér–időbeli variációját is meghatározza.

13.TA1 A MUTUALIZMUS EVOLÚCIÓS MEGJELENÉSÉNEK HIPOTÉZISEI



Általános vélekedés, hogy a kölcsönösség parazita (ritkábban kommenzalista) kapcsolatból evolválódott. Boucher és mtsai (1982) és mások szerint ebben a lényegi folyamat a parazita **virulenciájának** (11.3.3) csökkenése volt. Ezzel ellentétes felfogást képviselnek Roy és Kirchner (2000), akik nem ezt a parazita sajátosságát, hanem a gazda **toleranciájának** (a károsodás kompenzálásának képessége) növekedését tartják kulcsfontosságúnak. Az utóbbi azért lényeges, mert a gazda–parazita kapcsolat folyamatos „fegyverkezési verseny” (17.1) a gazda ellenálló képessége és a parazita virulenciája között. Ezt a versenyt a gazda rendszert nem képes megnyerni és a kapcsolat akkor válik stabilissá, ha inkább a tolerancia irányába mozdul el. Ebből már „könnyebb” a kölcsönösség felé haladni. A kapcsolat evolúciós hajtóereje a költség és a nyereség miatt jelentkező konfliktus. A kölcsönösség más evolúciós vonásaival a 17. fejezetben is foglalkozunk.


13.TA1.1 Koevolúciós hipotézis

Egy taxonómiai csoporton belül, a kölcsönösség evolúciójának jellegére nézve végzett molekuláris filogenetikai vizsgálatok sokszor rendkívül  inkongruens kapcsolatokat tárnak fel, amelyek alapján



13.TA1/1. ábra. A Barro Colorado-szigeten (Panama) élő orchideafajok pollináriumainak (piros foltok) helyzete az *Eulaema*, *Exaerete* és *Eufriesia* (nagyobbak), valamint *Euglossa* (kisebbek) genusba tartozó beporzó méhek testén. Csak a növények mutatnak nagyfokú specializáltságot a beporzó testtájai tekintetében, a beporzók nem, ezért ugyanazon a méhen akár több orchidea pollinárium is megtalálható egyidejűleg. A specifikus tapadási helyek biztosítják a pollináriumok fajspecifikus helyen található bibére jutását és így a reprodukció izoláció fenntartását többé-kevésbé szimpatrikus körülmények között is [Ackerman (1983) nyomán módosítva].

nem  kospeciációt, hanem **partnerváltásokat** (cseréket) tételezhetünk fel. A pollinációs irodalom nagyobb része automatikusan  koevolúciót feltételez a pollinátorok és a növények között, számtalan megalapozott ellenvélemény (Dafni 1984, Pellmyr 2002 és mások) ellenére. Például a virágszerkezetek nagyrészt megfelelnek a kolibrifajok csőrméretének és alakjának, de kimutatható, hogy a növények adaptálódtak a madárcsőr morfológiához, míg fordítva ilyen irányú adaptáció nem bizonyítható (Abrahamczyk és Renner 2015). Egy metaanalízis (Xu és mtsai 2012) szerint az orchideafajok a kizárólagos (exkluzív) méh beporzók birtoklására való törekvés eredményeként alakítottak ki sajátos virágszerkezeteket, mely a prezigotikus reprodukció izolációt biztosítja, például a pollencsomag (pollinium vagy pollinarium) megfelelő testtájra helyezésével (13. TA1/1. ábra). Ennek a folyamatnak fontos része volt olyan virágillatanyagok evolúciója, amelyek a méhek szexuális viselkedését befolyásolták. Az orchideák függnek a méhek pollinációs tevékenységétől és követték azok diverzifikációját, amely alapvetően növényfajváltással zajlott (17. fejezet). Ugyanez fordítva nem áll, mert a méhek több orchideafajt is látogatnak.

A növények, és különösen a zárvatermők, a kréta időszaktól kezdődően kibontakozó hatalmas fajgazdagsága nem lehet csak a pollinátorok tevékenységének tulajdonítani, mint ahogy ezt sokan teszik. Sanderson és Donoghue (1994) szerint a diverzifikáció nem a zárvatermők kialakulásakor kezdődött, amikor a pollinátor csoportok már jelen voltak, hanem később, a növények ún. **kulcsfontosságú autochton morfológiai innovációinak** megjelenését követően. Azaz, a pollinációs kölcsönösség kialakításában minden adaptáció a növényi oldalon jelentkezik és a növény „diktálja” az időbeliséget (Dafni 1984). Ha evolúciós folyamatok zajlanak is a partnerek között, azok koadaptációs (mikroevolúciós) szintűek. Ebben a hajtóerő a specifikusság irányába való haladás, a környezetben előforduló pontos és megbízható pollinátor megszerzése és megtartása, egyben az illegitim nektárfogyasztók távoltartása. Még az obligát pollinációs kapcsolatokban is (pl. a jukka–jukkamoly) a speciális anatómiai/morfológiai vonások, melyek a kapcsolat sikeres lebonyolításához szükségesek, például szűrő-vágó tojásrakó cső, a jukkafajokkal kialakult kapcsolat előtt jelentek meg, vagyis  **preadaptációk** (Janzen 1985a). Az egyetlen lényeges morfológiai újdonság, amely a kapcsolat terméke, a galeák duplikációja, amely a pollen manipulációjára alkalmas szájszervet létrehozta (Yoder és mtsai 2010a).

A kölcsönösség meghatározásában a **koevolúciós jelleg nem kritérium**. Lehetséges, hogy ritka esetekben reciprok koevolúció (kospeciáció) is alakította a kapcsolatot (pl. füge–fügedarázs viszony), más esetekben nem ismerünk ilyet, helyette az egyik partner egyoldalú adaptációja jellemző (pl. a pollinációs kapcsolatban a növényfajoké).

Érdekességként említjük meg, hogy egyes modellek szerint, abban az esetben, ha koevolúciót tételezünk fel a partnerek között, az ún. **Vörös Királynő elv** helyett (amely „fegyverkezési versenyt” feltételez gyors evolúciós folyamatban más populációs kölcsönhatásokban) a kölcsönösségben éppen ellenkezőleg, az ún. **Vörös Király elv** érvényesül, amely szerint a

lassú evolúció hozza létre a kedvező feltételeket (Bergstrom és Lachmann 2003).

13.TA1.2 A mutualizmus mint „melléktermék” hipotézis

Connor (1995a) a következő példával illusztrálja a melléktermék altruizmust: a szavannán legelésző zebracsapatban egy egyed észrevesz egy lopakodó oroszlánt. Megugrik, fajtársai követik. Az első egyed, amely észrevette a veszélyt, önző viselkedése ellenére, a többiek javát is szolgálta. Ha a zebra egyed figyelmeztető hangjelzést ad le, akkor igazán altruisztikusan viselkedik, mert önmagát fokozott veszélynek teszi ki (a ragadozók figyelmét magára irányítja), de a megugrás okozta informálás egy melléktermék. Interspecifikus altruizmus nem ismert, mégis a mutualisztikus jelleg más fajok egyedei felé abban mutatkozik meg, hogy az együtt-legelésző nagyobb és kevert fajú csapatok egymás figyelmeztető jeleit is ismerik, tehát a zebra viselkedésének melléktermékeként előnyhöz jutnak. Az akaratlan „jótétemények”, melyek önző viselkedések melléktermékei, gyakoriak. Az eltérő fajokhoz tartozó egyedek közötti mutualisztikus együttműködés azonban csak akkor lehetséges, ha az egyedek a szolgáltatást később, más körülmények között viszonzozzák.

A melléktermék hipotézis fontos eleme a **pszeudoreciprocitás**. Ez a valódi reciprocitással szemben, amely minden résztvevő által nyújtott előnyök kölcsönös viszonzását jelenti, csak az egyik fél törekvését jelzi és arra irányul, hogy az minél több melléktermék előnyhöz jusson, vagyis ez az egyed parazitaként viselkedik (Leimar és Connor 2003). Például (i) minél hasonlóbb a nőstény méh feromonjához az orchideák illata, annál biztosabb a beporzásuk, ui. a feromon párzási mozdulatokra



13/32. kép. Nagyfoltú hangyaboglárka (*Maculinea arion*, Lycaenidae)
© Pete Withers Butterfly Conservation

készíti a hím méhet, de ebből méhnek nem származik előnye, (ii) a Lycaenidae családba tartozó egyes lepkefajok hernyói által termelt anyagok hangyafajokat arra kényszerítenek, hogy a lepke lárváit a fészekbe vigyék; (iii) a botsáskák tojásain képződött elaioszóma, hasonlóan egyes növényfajok magjaihoz, a hangyafészekbe szállításukat segíti elő stb.

Ezekből a példákból kitűnik az aszimmetria, sőt a másik fél kihasználása, a mimikri hatását felhasználva, amelyről megállapítható, hogy mindkét fő változatában lényegében parazitizmus (15. fejezet). Ez azonban nem akadály a kölcsönösség felé haladó szelekciós erők érvényesülésének. A melléktermék elmélet tehát a reciprocitás megjelenésén keresztül lehetőséget ad a mutualizmus kialakulására: (1) egyes változatok még csak pszeudoreciprocitást sem tartalmaznak, például a nagytestű herbivorok ürülékét felhasználó ganajtúró bogarak előnyhöz jutnak ebből, (2) más változatai rendelkeznek pszeudoreciprocitással, lásd a fenti példák közül a botsáska tojásokat, (3)

végül reciprok kooperációvá alakul a melléktermék. Utóbbira példa a mézkalauzmadarak és az ember együttműködése méz megszerzésére (Sachs és mtsai 2004). Kétirányú melléktermék kooperáció a mülleri-mimikri (15.3.2.2) is. A melléktermék mutualizmus olyan környezetben előnyös, ahol a kihasználás vagy megtevesztés költséges, de az ebből származó nyereség jelentős lehet.

Az interspecifikus kölcsönösség kialakulásában három fázist különítenek el (Archetti és mtsai 2011):

(a) szűrési szakasz, azaz a megfelelő minőségű partner kiválasztása (partnerválasztás);

(b) szerződési szakasz, amely meghatározza és elkülöníti a szankciókat és létrehozza a partnerhűség visszacsatolást, és

(c) a „közös jó” (public goods) szakasz, amikor a kooperáció annak ellenére működik, hogy egyesek visszaélnék vele, mert az együttműködők rokonsági vagy térbeli szerkezet szerint csoportosulnak. [A „közös jó” és a „közlegelő tragédiája” (tragedy of commons, Hardin 1968) egymással rokon problémák, azonban az első hozzájárulást, a második visszaélést feltételez. Fontos elméletek a gazdasági és ökológiai gondolkodásban.] Feltehető, hogy valamennyi interspecifikus kölcsönösség melléktermékként kezdődött (evolúciós értelemben). Különösen sok ilyen mechanizmus működhet fejlett idegrendszerrel rendelkező fajoknál, ui. tanult formában épülhet be a viselkedési repertoárba (Bergstrom és mtsai 2003).

A rátermettség költség–nyereség analízisei azt mutatják, hogy a parazitizmus felől induló kölcsönösségi kapcsolatok kialakulásában kulcsfontosságú faktor az **átvitel módja** (Ewald 1987). Kezdetben ui. a kapcsolat a patogenitással összefüggésben van, és a kérdés az, hogy az egyik résztvevő képes-e parazitából szimbiontvá alakulni. Ennek legalább két változata lehetséges: a **rokon** (vertikális) kapcsolat, amely az utódok vonalát (és a filogenetikai leszármazási sort) jelenti, és a **nem rokon** egyedek közötti átadás (horizontális kapcsolat). Az előbbi folyamán csökken a parazita virulenciája, mert a gazdaszervezetet ugyan megbetegíti, de annak életben maradása elősegíti a generációk során fokozatosan szimbiontvá váló parazita terjedését. A horizontális átvitel esetében a virulencia nem csökken. A fügedarazsak (főként *Pegoscapus* spp.) fonálféreg parazitáinak (*Parasitodiplogaster* spp.) virulenciája 120-nál több generációt vizsgálva, a rokon vonalakon csökkent a nem rokon fügedarazs vonalakat parazitálókéihez képest (Herre 1993). A partnerhűséget és a vertikális szimbionta átvitelt tekintik a mutualista kooperációt stabilizáló fő mechanizmusoknak és ami a kapcsolatot kihasználók jelenlétét csökkenti.

Vertikális átvitelre példák: baktériumok és élesztőgombák csótányokban, homopterákban és sok bogárfajban; endofita gombák fűfélékben és továbbiak. Horizontális az átvitel számtalan bensőséges mutualista viszonyban, például mikorrhiza, *Rhizobium*, világító baktériumok halfajokban, korallak szimbiontái. Ezek szaporító képleteken keresztül nem jutnak át az új szervezetbe, hanem szabadon előforduló alakjaik vannak, melyek a partnerektől függetlenek és azoknak fel kell venniük.

13.TA2 VÉDELMI KÖLCSÖNÖSSÉG VÍZI RENDSZEREKBE

A tengeri rózsák (*Actiniaria*) és bohóchalak (*Amphiprion*, Pomacentridae) kölcsönösen védik egymást. A növény–hangya védelmi kölcsönösség tengeri megfelelője gébféle halfajok, például a *Gobidion histrio*, és kemény korallfajok, például az *Acropora nasuta* kapcsolata. Konkrétan, a toxikus tengeri alga, a *Chlorodesmis fastigiata* megjelenésére a korall olyan anyagokat bocsát ki, amelyek a gébeket

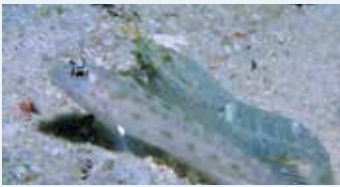


13/33. kép. *Gobidion histrio* (Gobiidae)
© Jürgen Herler hozzájárulásával



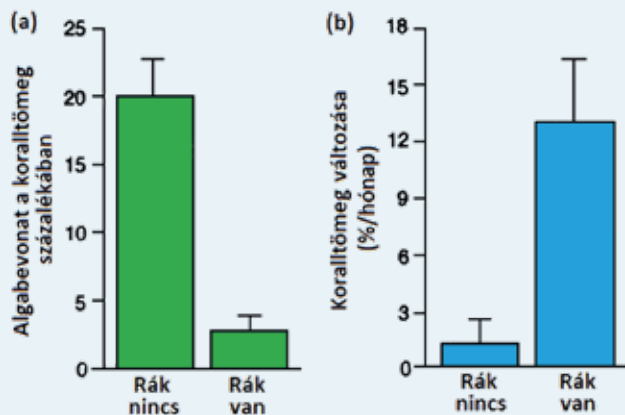
13/34. kép. *Mithraculus forceps*
(Mithracidae) tarisnyarák
© Flávio Mendes

vonzák. A halak az algát eltávolítják a korallról. Nyereségük a kapcsolatból a toxikus alga anyagainak felhasználása saját kémiai védelmük céljára (Dixson és Hay 2012). Hasonló funkciója van a *Mithrax*



13/35. kép. A *Ctenogobiops pomastictus* (Gobiidae) gébfaj mutualisztikus kapcsolatban él az *Alpheus djeddensis* (Alpheidae) garnélarákkal
© Erik Schlogl / iNaturalist.org

forceps [jelenleg *Mithraculus*] tengeri tarisnyaráknak a karolinai (USA) korallpadokon. A rák eltávolítja az *Oculina arbuscula* korallt beborító algákat és egyben védelmet nyer a ragadozók ellen. A rák kizárása jelentős algabevonat növekedést és korall tömeg csökkenést okoz (13.TA2/1. ábra). Obligát kölcsönösségi viszonyban él kb. 120 tengeri gébfaj (Gobiidae) és 20 garnélarákfaj az Alpheidae

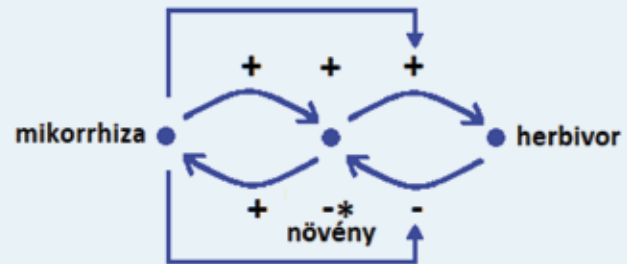


13.TA2/1. ábra. A *Mithrax forceps* tarisnyarák kizárása az *Oculina arbuscula* korallról dramatikus hatással van (a) az algabevonat képződésére és (b) a korall növekedésére. (Az oszlopokon ± 1 SE értékek láthatók) [Stachowicz és Hay (1999) nyomán módosítva].

családból. A garnélarák építi azt a járatot, amely mindkét fajnak védelmet biztosít, valamint bizonyos mennyiségű táplálékot is szolgáltat a géb számára, az utóbbi pedig veszélyjelző szerepet tölt be, ami hasznos a ráknak.

13.TA3 TÖBB RÉSZTVEVŐS MODELL MUTUALIZMUSSEL

Különböző táplálkozási szinteken élő szervezetek közötti kapcsolatra tipikus példa a **mikorrhiza–növény–herbivor** rendszer. Ennek lehetséges egyszerű sémáját látjuk az 13.TA3/1. ábrán. Látható azonban, hogy a három résztvevő közül csak a növény és a mikorrhiza képez közismert, szimbiózison alapuló mutualisztikus kapcsolatot, a harmadik résztvevő (a herbivor) fogyasztóként szerepel. Emiatt nem tévesztendő össze az egyidejűleg többféle mutualisztikus kapcsolatot fenntartó fajok együttesének viselkedését



13.TA3/1. ábra. A mikorrhiza–növény–herbivor rendszer hatásdiagramja. Az előjelek a résztvevőkre, illetve a hatásra irányuló hatást(!) jelzik. Például a *-gal jelölt negatív előjel szerint a mikorrhiza a herbivornak a növényre, illetve növényi biomasszára gyakorolt negatív hatását gátolja.

leíró modellekkel, ahol a három vagy több résztvevő kölcsönösen pozitív hatást gyakorol egymásra, viszont a kapcsolatok fenntartása kétségtelenül negatív viszonyra kényszerít egy növényt, melynek egyszerre van kapcsolata pollinátorokkal, mikorrhizával és N-kötő baktériumokkal és esetleg parazitákkal is.

A rendszer viselkedésének ismertetésre kerülő matematikai modelljében (Bennett és mtsai 2006) az első fázisban a növényi biomasszában (P) és a herbivor szintén folytonosként modellezett egyedszámának (E) együttes viselkedését írjuk le egy nemlineáris differenciálegyenlet-rendszerrel (DER) bizonyos paraméterek bevezetésével. A modellezés következő fázisában feltételezzük, hogy az említett paraméterek a **mikorrhiza** hatására megváltoznak, maga után vonva a növényi biomassza–herbivor egyedszám dinamikai viselkedésének a megváltozását.

13.TA3.1 A növény–herbivor modell

A P – E (növény–herbivor) rendszer változásait, nevezetesen a növényi biomassza és a herbivor egyedszám \dot{P} , illetve \dot{E} változási sebességét a következő nemlineáris DER-rel modellezhetjük:

$$\dot{P} = rP \left(1 - \frac{P}{K}\right) - (1-g) \frac{fP}{B+P} E \quad (1)$$

$$\dot{E} = \frac{CfPE}{B+P} - dE \quad (2)$$

Az (1) formulában r állandó a maximális növekedési ráta, K az adott növényfajra vonatkozó környezeti eltartóképesség, melyet a fajnak a herbivor távollétében elérhető maximális biomasszával azonosítunk (4.3.1.2). A mindkét egyenletben előforduló fPE mennyisége nem más, mint a növényi „biomassza egységek” és a herbivor egyedek PE számú találkozási lehetőségének bizonyos f hányada ($f < 1$) annak megfelelően, hogy a herbivor „tökéletlensége” folytán a „találkozásoknak” csupán f hányadában következik be a fogyasztás. Ismeretes azonban, hogy a táplálkozások számát illetően ezen túlmenően P helyett csak egy telítődési görbének megfelelő számú biomassza egységgel (biomasszával) kell számolnunk.

A modell lényeges eleme, hogy a növény valamely betegséggel is megfertőződhet. A modellben a fertőzésre vonatkozó populációs hányadra vagy telítődésre vonatkozó telítődési görbét

a $P \rightarrow \frac{P}{B+P}$, $0 < P$ függvény írja le. Eszerint P helyett a

növényeknek csak a $P/(B+P)$ hányada hajlamos valójában fertőződésre. Könnyű belátni, hogy ennek a függvénynek a grafikonja P növekedésével 1-hez tartó növekedő konkáv „telítődési” görbe. A B paraméter a fertőződési hányad paramétereként interpretálható. Ugyanis B -re könnyen beláthatóan az áll fenn, hogy a $P=B$ pontban lesz a telítődés az 1 aszimptotikus telítettségnél a fele, azaz $1/2$. Nagyobb B érték tehát lassúbb telítődést fejez ki.

A későbbiekre tekintettel, egyszerűség kedvéért tegyük fel, hogy a K -szabta $K/(B+K)$ fertőződési hányad által maximált telítődési korlát (P értéke maximálisan K lehet) meghaladja az 50%-os értéket, azaz

$$\frac{1}{2} < \frac{K}{B+K}, \text{ vagyis } B < K.$$

A fogyasztási tagban szereplő $1-g$ tényező az f paraméterhez hasonlóan szintén kisebb 1-nél. Ez a tényező a növényi **rezisztencia** oldaláról csökkenti PE -t. Itt g a **tolerancia** egyfajta mértéke, amennyiben g növekedésével, azaz $1-g$ csökkenésével a

redukált károkozási érték tovább csökken $(1-g) \frac{fP}{B+P} E$ -re.

A biomassza változására vonatkozó (1) formula teljes jobb oldala tehát bizonyos logisztikus növekedési ütemnek és a többféleképpen (háromszorosan) korrigált herbivor biomassza csökkentési ütemnek az összege. A (2) formula szerint az (1) formula jobb oldalán is szereplő, biomassza csökkentésben

megnyilvánuló $\frac{fP}{B+P} E$ fogyasztás a C arányossági tényezővel,

ún. **konverziós együtthatóval** szorozva alakul át a herbivor

egedszám-növekedési ütemévé, melyet kisebbít a herbivor halálózási üteme.

Megjegyzés: Intuitíve nyilvánvaló, hogy rögzített E herbivor egedszám és $P \rightarrow \infty$ mellett a herbivor egedszáma növekedni fog. Ennek megfelelően a (2) formulából következően

$$\dot{E} \xrightarrow{P \rightarrow \infty} CfE - dE > 0,$$

azaz $Cf > d$ plauzibilis követelmény, mellyel élünk is. Alább hivatkozunk majd erre a feltételre.

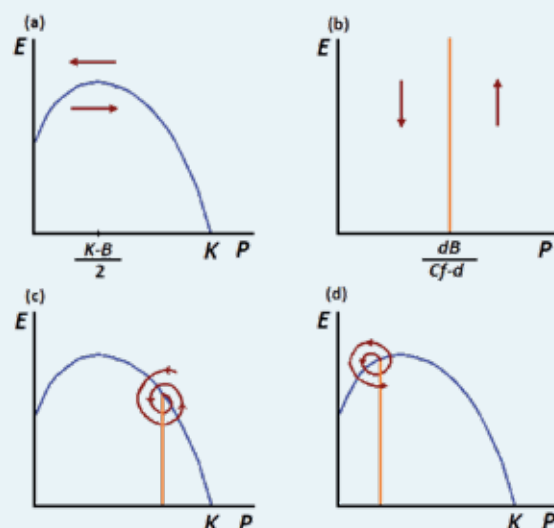
13.TA3.2 A differenciálegyenlet-rendszer kvalitatív tulajdonságai

Foglalkozunk a P - E rendszer dinamikus jellegzetességeit leíró DER-nek a kvalitatív tulajdonságaival, mindenekelőtt nullklínáival (9.TA5) és egyensúlyi pontjaival. Az (1) formulából adódóan a P nullklína, vagyis a (P, E) fázisíks azon pontjainak halmaza, mely pontokban $\dot{P}=0$, ahol tehát a növényi biomassza nem változik, a jobboldal P szerinti deriváltjának 0-vá tételével és átrendezéssel:

$$E = \frac{r \left(1 - \frac{P}{K}\right) (B+P)}{(1-g)f} \quad (3)$$

Megállapíthatjuk ennek alapján, hogy a P nullklína pontjainak halmaza egy parabolaív szakasz, melynek csúcsa a P tengely $P=(K-B)/2$ pontjában van (13.TA3/2a. ábra). Fentebb feltettük, hogy $B < K$, így utóbbi pont a P tengely pozitív felére esik.

A másik E nullklína könnyen beláthatóan a $(0, E > 0)$ tetszőleges) félegyenes (az E -tengely pozitív fele). A (2) formulából adódóan az E nullklína, vagyis azon pontok halmaza,



13.TA3/2. ábra. A növény (P)-herbivor (E) kapcsolat populációdinamikáját leíró DER kvalitatív tulajdonságai. (a) P nullklína, (b) E nullklína. A két nullklína metszéspontja (c) stabil és (d) instabil egyensúlyi pontot jelöl. A piros nyilak a dinamikai változások irányát mutatják. Magyarázat a szövegben.

mely pontokban $\dot{E}=0$, ahol tehát a herbivor egyedszáma nem változik, a jobboldal E szerinti deriváltjának 0-vá tételével és átrendezéssel:

$$P = \frac{dB}{Cf - d}. \quad (4)$$

Tehát az E nullklína pontjainak halmaza:

$$\left(\frac{dB}{Cf - d}, E > 0 \text{ tetsz.} \right),$$

azaz az E tengellyel párhuzamos, a $P = \frac{dB}{Cf - d}$ ponton áthaladó,

$$\left(\frac{dB}{Cf - d}, 0 \right) \text{ végpontú félegyenes (13.TA3/2b. ábra). A másik}$$

E nullklína könnyen beláthatóan a ($P > 0$ esetén P tetszőleges lehet, 0) félegyenes (a P -tengely pozitív fele). A parabolaív és a félegyenes metszéspontjában, másrészt a két fenti félegyenes $(0, 0)$ metszéspontjában lesz $\dot{P} = \dot{E} = 0$. Ezen pontokban lenne a rendszer egyensúlyban, de a $(P, E) = (0, 0)$ pontot a tárgyalásból kizártuk.

A nullklínák megállapítását követően számos tanulságos megállapítást tehetünk. Megállapíthatjuk, hogy a (P, E) fázissíkban, adott P, E ($P > 0, E > 0$) állapotban

- a parabolaív „alatti” állapotban könnyen ellenőrizhetően P növekszik, a parabolaív „feletti” állapotban P csökken (13.TA3/2a. ábra);
- az E nullklínától „jobbra” lévő állapotban könnyen ellenőrizhetően E növekszik, a félegyenestől „balra” lévő állapotban E csökken (13.TA3/2b. ábra).

Továbbá, viszonylag hosszadalmas, de egyszerű számolással ellenőrizhetően

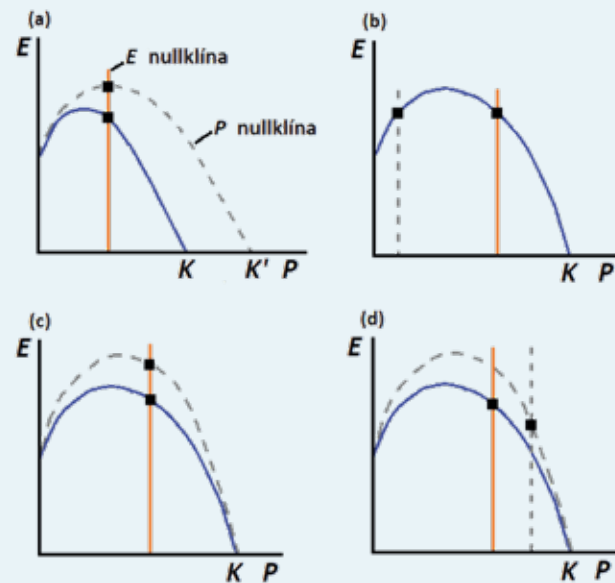
- ha a parabolaív és a félegyenes metszéspontja mint egyensúlyi pont a parabola csúcsától jobbra helyezkedik el, akkor a (P, E) fázissíkbeli pályák forgó mozgással a metszésponthoz konvergálnak és a metszéspont stabil (vonzó) egyensúlyi pont (13.TA3/2c. ábra);
- ha az egyensúlyi pont a parabola csúcsától balra helyezkedik el, akkor a (P, E) pályák forgó mozgással a metszésponttól távolodnak és a metszéspont instabil (taszító) egyensúlyi pont (13.TA3/2d. ábra).

Ami a rendszeren kívül eső $(0, 0)$ pontot illeti, az határeseti pontként könnyen ellenőrizhetően nyeregpont, miként az a 13.TA3/2a. és 2b. ábrák alapján gondolható.

13.TA3.3 A mikorrhiza hatása a növényi biomassa–herbivor rendszerre

A fentiekben lényegében kielégítő kvalitatív leírását adtuk a növény–herbivor rendszer dinamikájának. Most azzal a kérdéssel foglalkozunk, milyen hatással van erre a dinamikai rendszerre a mikorrhizával való növényi szimbiózis. A elsődleges hatások a következők:

- (a) Növekszik a növényre vonatkozó K fajspecifikus **eltartóképeség**. Ennek hatására a parabolaív (P nullklína) jobbra és felfelé mozdul el (utóbbi azért, mert a $B < K$ reláció miatt a parabola csúcspontja is magasabban lesz). Eközben az egyenes szakasz (E nullklína) helyben marad [vö. (4) formula]. Ezért az egyensúlyi pont, mely esetlegesen a parabola csúcsától jobbra helyezkedett el, a parabola csúcsától balra tolóthat, így az egyensúlyi pont stabilból instabillá válhat (13.TA3/3a. ábra). Másrészt az új egyensúlyi pont herbivor-koordinátája növekszik, a növényi biomassa-koordinátája viszont nem.



13.TA3/3. ábra. A mikorrhiza szimbiózis hatása a növény–herbivor kapcsolat populációdinamikájára. Mikorrhiza nélküli a folytonos vonalak jelölik az E , illetve P nullklínát, mikorrhizás kapcsolatnál pedig a szaggatott vonalak. Az egyensúlyi pontok (fekete négyzettel jelölve) a nullklínák metszéspontjainak felelnek meg. Magyarázata a szövegben.

- (b) Növekszik a C **konverziós együttható**. Ennek hatására az E nullklína és így az egyensúlyi pont is balra toódik [vö. a (4) formulával]. Az egyensúly a korábbi esetlegesen stabilból instabillá (vonzóból taszítóvá) válhat (13.TA3/3b. ábra). Adott esetben csökkenhet is C értéke, a hatás az előzőekben vázoltnak fordítottja lesz.
- (c) Növekszik a növényi **toleranciára** vonatkozó g állandó. Ennek hatására (lásd a (3) formula) a P nullklína pontjainak második koordinátái arányosan növekednek, a parabolaív függőlegesen megnyúlik [lásd a (3) formula]. Az E nullklína helyzete nem változik [lásd a (4) formula]. Az egyensúlyi pont felfelé toódik (13.TA3/3c. ábra). A stabilitási viszonyok nem változnak.
- (d) Növekszik a **telítődés sebességére** vonatkozó B állandó. Ennek hatására az E nullklína jobbra toódik [lásd a (4) formula], a parabola csúcsa nyilvánvalóan balra és könnyen beláthatóan magasabbra toódik [lásd

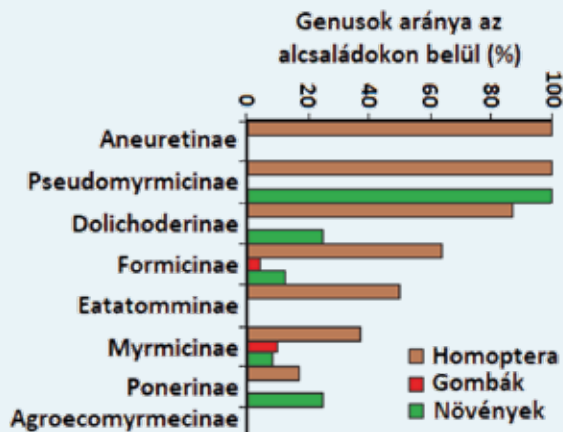
a (3) formula]. Az egyensúlyi pont stabilitás szempontjából nem változik (13.TA3/3d. ábra).

Egy további, négy résztvevős modell tárgyalását lásd Ringel és mtsai (1996) cikkében.

Összegzésül kiemelhetjük, hogy a mikorrhizával való szimbiózis (mutualizmus) magasabb foka a legtöbb [(a), (b) és (d)] esetben előnyös a növényre nézve.

13.TA4 PÉLDÁK A MUTUALISTA TÁPLÁLKOZÁSI KAPCSOLATRA

A hangyafajoknak növény-, gomba- és rovarfajokkal is igen sokrétű kapcsolatuk van (13.TA4/1. ábra). Ez jelentős fajszámukkal és biomasszájukkal is összefüggésben van. Biomasszájuk az amerikai prérin a vegetáció élő gerinctelen biomasszájának 15%-át (Sudd és Franks 1987), az amazóniai esőerdőben pedig a gerin-



13.TA4/1. ábra. Különböző élőlénycsoportokkal (Homoptera, gomba, növény) mutualisztikus kapcsolatban lévő genusok százalékos aránya a hangyalcsládokban. A hangyák egyszerre több élőlénycsoporttal is mutualisztikus kapcsolatot létesíthetnek [Oliver és mtsai (2008) nyomán módosítva].

ces fauna biomasszájának négyszeresét is elérheti (Holden 1989). A hangyafajok levéltetveket, pajzstetveket, kabócákat stb. **gondozó tevékenysége**, mely egyfelől bizonyos fokú védelmet jelent az említett csoportoknak, másfelől szénhidrátforrást szolgáltat

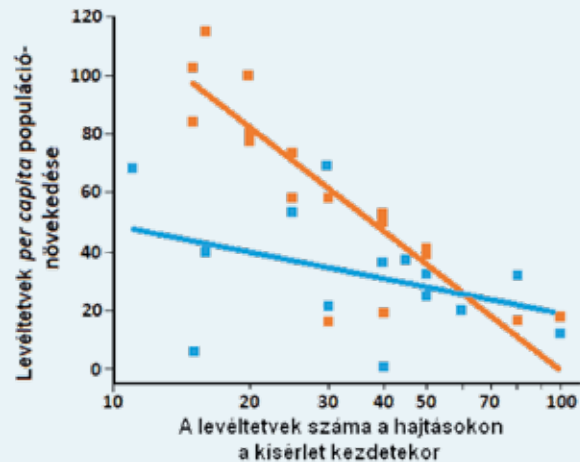


13/36. kép. *Metopeurum fuscoviride* (Aphididae) obligát mutualista levéltetű © M Mehrparvar, doi: 10.1093/biolinnean/blz194/5727668

a hangyáknak, rendkívül gyakori. Speciális esetekben [ilyen pl. a *Publilia concava* (Hemiptera, Membracidae) kabócafaj kapcsolata egy a *Formica* genusba tartozó hangyafajjal] a kabóca által, ragadozó jelenlétében keltett akusztikus szignálok is kiváltják a hangyák védelmi aktivitását (Morales és mtsai 2008).

A hangyák a levéltetvek, kabócák, pajzstetvek

ürülékét, közismert nevén a **mézharmatot**, fogyasztják (trofobiózis). A kapcsolat igen labilis és általában fakultatív, bár előfordul obligát viszony is, mint például a *Metopeurum fuscoviride* levéltetű és a fekete hangya (*Lasius niger*) között. Bizonyított, hogy a levéltetűfajok között verseny zajlik a hangyák általi gondozásért (Addicott 1978), ugyanakkor számtalan levéltetűfajnak nincs hangyafajokkal kapcsolata, például ilyen a zöldborsó levéltetű (*Acyrtosiphon pisum*, 13/17. kép). A kapcsolatot szorossága jelentősen eltérhet és eredménye is változhat, többek között a növény genotípusa erősen befolyásolja (Johnson 2008). Ennek egyik oka a Homopterafajok által termelt mézharmat cukor-összetétele. Ez ugyanis még a populáción belül is változhat az éppen fogyasztott tápnövény szerint. A hangyák által leginkább kedvelt cukor a melezitóz, melynek mennyiségét egy vizsgálat szerint a levéltetvek csökkentették, ha hangyák nem voltak jelen (Fisher és Shingleton 2001). A másik ok az extraflórális nektáriumok (EFN-ek) cukorkoncentrációja és a levéltetű-kolónia mérete közötti viszony következtében kialakuló verseny. Egy kisméretű levéltetű-kolónia melezitóz termelése ui. nem képes kompenzálni a nektáriumok vonzó hatását (Engel és mtsai 2001). A gondozás függ a levéltetvek denzitásától is (Addicott 1979), vagyis a levéltetű-kolóniák számának és méretének vagy a növényállomány méretének növekedésével gyakrabban alakul ki kapcsolat (Breton és Addicott 1992). Kimutatták,



13.TA4/2. ábra. Az *Aphis varians* levéltetű-populációk növekedése a hajtásokon található levéltetűdenzitás függvényében egy fűzikefajon (*Epilobium angustifolium*), ha a *Formica cinerea* hangyafaj egyedei látogathatják (narancsszínű négyzetek) a levéltetveket, vagy nem (kék négyzetek). Az utóbbi esetben kísérletesen akadályozták a hangyák látogatását. A regressziós egyenesek nemcsak azt mutatják, hogy a hangyák jelenlétében a levéltetvek szaporodása nagyobb, hanem azt is, hogy ennek mértéke csökken, amint a kiindulási levéltetű-kolónia mérete növekedik. Ez fejezi ki a denzitásfüggő gondozást. A vízszintes tengely logaritmusos beosztású [Breton és Addicott (1992) nyomán módosítva].

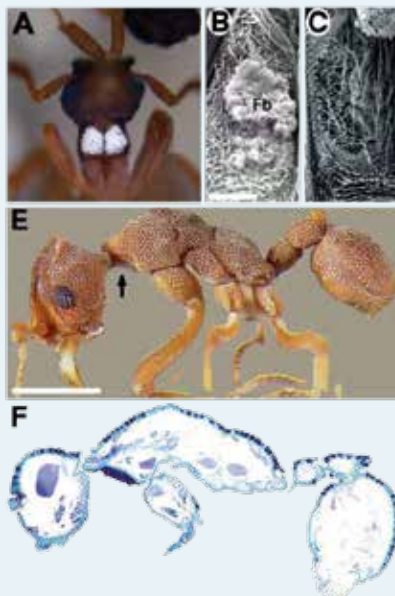
hogy a csökkent gondozás mellett a levéltetvek szaporodási rátája is alacsonyabb (13.TA4/2. ábra), azonban ennek a kapcsolatnak bonyolultabb költség–nyereség vonzata is van. Ha a hangyák jelen voltak, akkor a levéltetvek élettartama szignifikánsan megnövekedett, és az élettartamuk korrelált a naponkénti átlagos hangyaszámmal (Flatt és Weisser 2000, 13.TA4/3. ábra).



13.TA4/3. ábra. A *Metopeurum fuscoviride* levéltetűfaj élettartama növekedik, ha több *Lasius niger* dolgozó van jelen. A vizsgálatot egyedi levéltetvekkel végezték, melyeket növekvő számú hangyaegyed gondozott. [Flatt és Weisser (2000) nyomán módosítva].

A levéltetveknek a ragadozóktól, parazitoidoktól és herbivor rovaroktól való védelme is függ a kapcsolat szorosságától és a hangyalátogatások gyakoriságától. Továbbá, például egy hártvány-szárnyú levéltetű parazitoidot (*Aphidius* sp. Hymenoptera, Braconidae) a hangyák sikeresebben zavarnak el, mint egy ellenállóbb testfelépítéssel rendelkező bogarat. Ugyanakkor a levéltetvek hangyák általi védelme a növény számára jelentős fiziológiai teher lehet, még akkor is, ha egyéb herbivor rovarfogyasztókat távol tartanak.

Nevezetes a levélvágó hangyák gombatermesztése, mely bonyolult rendszer, morfológiai módosulásokat, valamint kasztok elkülönülését is magában foglalja. Az *Atta*, *Acromyrmex*, *Cyphomyrmex* stb. genusok hangyafajai a Lepiotaceae családba tartozó gombafajokat nevelnek növényi szöveten, és ezekkel etetik lárváikat. A hangyák a táplálékként termesztett gombatelepeken parazitaként növekedő *Escovopsis* gomba növekedését egy további mutualista baktérium (*Pseudonocardia*) által termelt antibiotikummal gátolják



13.TA4/4. ábra. *Cyphomyrmex* genus levélvágó és gombatermesztő hangyafajain található *Pseudonocardia* baktériumtelepek elhelyezkedése a dolgozó hangyák testén. A. A kép a tor propleurális lemezén látható két nagyobb baktériumtelepet mutatja, melyek helyzetét az E képen a nyíl jelöli. A B képen a baktériumtelepek közelebről láthatók, illetve C esetében a telep eltávolítása után a propleurális lemezt mutatja. Az F képen egy dolgozó teljes szagittális testmetszete látható a kutikulában elhelyezkedő számtalan üreggel (sötétebb kék foltok), amelyekben a mutualisztikus baktérium egy-egy további telepe található, melyek az üreg alatti mirigy által kiválasztott anyagokon növekednek. (A lépték az A-C képeken 50 μ m, E-n 5 μ m és F-en 0,5 mm) [Currie és mtsai (2006) nyomán módosítva].

(Currie és mtsai 2006). A baktériumot a dolgozók a testükön (13.TA4/4. ábra), az új gombatelep létesítéséhez szükséges micéliumokat pedig a királynő a szájüregében található zsebben hordozza. A Macrotermitinae alcsalád természetesfajai saját ürülékükön termesztik a *Termitomyces* gombát, amely nemcsak nitrogént és más tápanyagokat állít elő a természet számára, hanem emésztő enzimeket is termel (Matsuura 2003).

Rovarfogó növények rendszerint nitrogénszegény élőhelyen fordulnak elő. Ezek között sem valamennyi képes a fogott rovar fehérjéinek lebontására. A *Roridula dentata* is ilyen növényfaj, amely a *Pameridea marlothi* poloskafajjal áll indirekt kölcsönösségi viszonyban. A poloskafaj testét olyan anyag vonja be, amely megakadályozza a növény fogócspepcskéhez való tapadást. A poloska megemésztí az elfogott rovarokat, majd a növényen helyezi el az ürülékét, amelyből a növény felveheti a nitrogént (Anderson és Midgley 2002). (<http://florawww.ceb.uconn.edu/200200016.html>)



13/37. kép. *Roridula dentata* (Roridulaceae) rovarfogó növényfaj © Barry Rice



13/38. kép. *Pameridea marlothi* (Miridae) poloskafaj © T Rebelo

Kivételes esetekben a magvak sziklelevelével táplálkozó magpredátorok is lehetnek indirekt mutualisták. A Japánban honos *Gleditsia japonica* lepényfa magjának héja rendkívül vastag és az ép magvak hosszú időn át dormanciában található a talajban. Amennyiben a magban egy lepényfazi-

szik (*Megabruchidius dorsalis*) lárva fejlődik úgy, hogy a mag csírázóképeségét nem csökkenti, akkor a mag képes hamarabb vizet felvenni és fejlődésnek indul. Ez a kölcsönösség azonban **melléktermék** (13.TA1), mert az ilyen magvakban a zsiszicklárva elpusztul és a csírázás csak a magvak kis százalékánál valósul meg (Takakura 2002).



13/39. kép. *Megabruchidius dorsalis* (Chrysomelidae), egyes *Gleditsia*-fajok (Leguminosae) magjában élő zsiszicklaj © Bodor János

13.TA5 A VÉDELMI KÖLCSÖNÖSSÉG GYAKRAN ASZIMMETRIKUS

A még szoros kapcsolatok sem teljesen szimmetrikusak, jellegzetes folytonosság fedezhető fel a kölcsönös szolgáltatások mennyiségét tekintve (de lásd az 13.4 pontot) a növény–hangya védelmi

kapcsolatokban is. A vizsgálatok szerint a Délkelet-Ázsiában honos *Macaranga* (Euphorbiaceae) növényfajok és a *Crematogaster* hangyafajok obligát és fakultatív kapcsolatát egyaránt a növény „hangolja” a jelen lévő hangyák száma alapján, mert az ellenszolgáltatások mértéke ettől függ (Linsenmair és mtsai 2001). A növény számára az obligát kapcsolat értékesebb, ugyanakkor a szolgáltatások változtatása ugyanazokon a metabolikus útvonalakon (pl. jázmonsav termelése) történik, mint amelyek az indukált ellenálló képesség tárgykörébe tartoznak (15.TA10.4). A herbivor rovarok jelenléte az indukációs faktor, amelynek hatására az EFN-ek termelése növekedik, ez pedig fokozott hangyajelenlétet eredményez.



13/40. kép. Az epifita *Caularthron bilamellatum* orchideafaj üregek leveleiben több hangyafaj is létrehozta kolóniáját
© STRI, <https://www.dicyt.com/viewItem.php?itemId=30681>

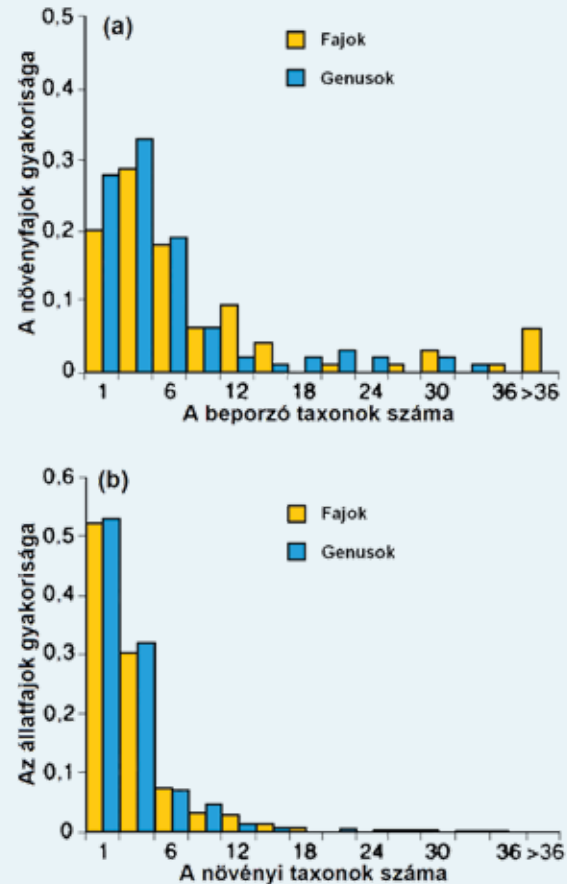
A *Dischidia major* (Asclepiadaceae) növényfaj kapcsolata a *Philidris*-hangyákkal kiegyensúlyozottabb. Izotópos vizsgálatokkal igazolták, hogy az üregekbe módosult levelekben élő hangyáktól származó szerves „szemetet” (ürüléket vagy az egyedek bomlásából keletkező anyagokat) a növény speciális járulékos gyökerekkel felveszi. A levelekben felhasznált szén 39%-a a hangyák légzéséből és a növény teljes N-felvételének 29%-a a hangyák hulladék anyagából származik (Treseder és mtsai 1995). A példa nem

egyedülálló. A panamai esőerdőben honos epifita *Caularthron bilamellatum* orchideafaj, egyébként víztárolásra kifejlesztett, üres szárképleteit hangyák foglalják el, melyek a herbivorok elleni védelmen kívül a növényt nitrogénnel is ellátják, amely főként az ürülékükből származik. Ezt ¹⁵N izotópos vizsgálatokkal bizonyították (Gegenbauer és mtsai 2012). A hangyák táplálékuk kb. felét a növény EFN-től kapják, a növény számára elérhető nitrogén viszont jelentős, figyelembe véve, hogy az epifita életmód forrászegény környezetet jelent.

A dél-amerikai trópusi erdőségekben, bár a hangyákkal kölcsönösségi viszonyban lévő fajok száma (> 200 a *Maieta*, *Hirtella*, *Cordia* és *Tachigalli* genusokban) és gyakorisága (kb. 380 egyed/ha) igen magas, a kapcsolatok többsége erősen aszimmetrikus, amely ebben az esetben a szolgáltatások mennyiségére és a kapcsolatok kiterjedtségére egyaránt utal.

13.TA6 SPECIALIZÁCIÓ VAGY GENERALIZÁCIÓ?

A pollinációs tünetegyüttes (13.TA8) elvet hosszabb idő óta kritikusnak tekintették és sokan jelenleg is annak tartják a növényi fajkeletkezés (speciáció) szempontjából. Azonban a koncepciót jelenleg sokan bírálják (17.TA1.1). Erejét elsősorban az a tény gyengíti, hogy a közösségekben generalista fajok általi **diffúz kapcsolatok** érvényesülnek a pollinációban, és ezek túlnyomó



13.TA6/1. ábra. (a) 94 növényfaj gyakorisági eloszlása a beporzó taxonok szerint.

Látható, hogy bár az egy beporzó faj vagy genus által látogatott növényfajok aránya is jelentős, a túlnyomó többséget kettő vagy több állatfaj porozza be.

(b) 268 állatfaj gyakorisági eloszlása a növényi taxonok szerint. Egy növényfajt vagy genus sok pollinátor látogat, ugyanakkor kevés pollinátor van, mely sok növényfajt látogat. A vizsgálatot az USA Kolorádó államában végezték [Waser és mtsai (1996) nyomán módosítva].

része nem obligát. Egy vizsgálat szerint 375 növényfajon 1-84 genushoz tartozott a pollinátor fajok száma (átlagosan 33,5 növényfajonként) és a növények több, mint 91%-át egynél több pollinátor látogatta, ami a generalista vonásokat hangsúlyozza (Waser és mtsai 1996, 13.TA6/1. ábra).

Egy másik vizsgálat szerint több mint 1200, a Hymenoptera rendbe tartozó beporzó faj közül mindössze 0,8% volt specialista (Chittka és Menzel 1992). Az orchideák kevesebb, mint 50-70%-ának egyetlen beporzó fajjal van kapcsolata, azonban ez fordítva nem áll. A beporzást végző, főként az *Euglossa* genusba tartozó méhek több orchideafajt is látogatnak. Ennek során illatanyagokat gyűjtenek (Robinson 1984), amelyekkel bekenik a testüket, vagyis afrodisziákumként



13/41. kép. *Euglossa bazinga* (Apidae) hosszú szájszervű méh orchidea virágot látogat
© Eframgoldberg

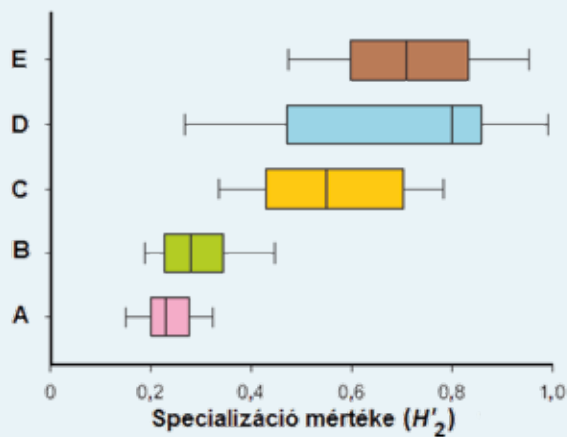
használják őket. A méhek kb. 30%-a csak illatanyagokat gyűjt a virágokról és nem végez beporzást (Ackerman 1983).

Blüthgen és mtsai (2006) a specializáltság mértékét egy ún. két-dimenziós Shannon-indexszel számolták (melyet H'_2 -vel jelölték), mely hálózati szinten a kapcsolatok diverzitását méri fajpárokat tekintve (pl. rovar–növény), de a fajon belülieket nem veszi figyelembe:

$$H'_2 = -\sum_{i=1}^r \sum_{j=1}^c p_{ij} \ln p_{ij},$$

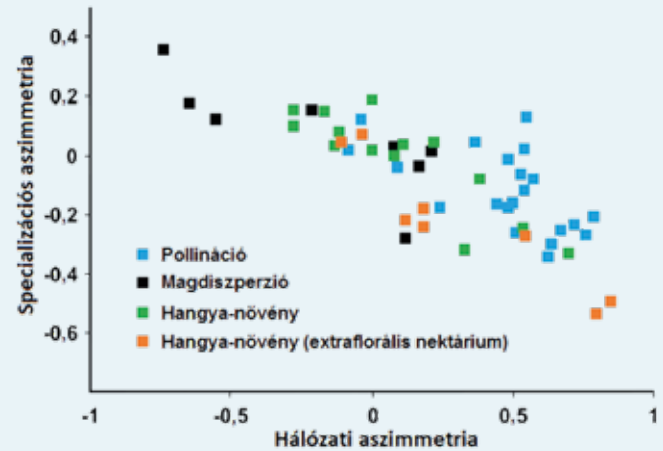
ahol i és j a két fajt jelöli, p_{ij} pedig a két faj kölcsönhatásban talált egyedeinek aránya az összes egyedhez képest (vö. a 2. és 17. fejezetek megfelelő részeivel) az r forrásra (ebben az esetben tápnövény faj) és c fogyasztóra (ebben az esetben herbivor rovarfaj) nézve. H'_2 értéke növekedik a specializáltsággal.

A funkciókat illetően általában magas specializáltsági fokot tételezhetünk fel obligát endoszimbionta kapcsolatokban (alga–gomba, hidra–alga, pillangósvirágú növény–N-kötő baktérium stb.), azaz magas fokú a fiziológiai összehangoltság. Ez nem jelenti ugyanazt (lásd a 13.TA11), mint amikor az egyes



13.TA6/2. ábra. A specializáltság mértéke különböző kölcsönösségi kapcsolatokban. A. fakultatív hangya–növény; B. magdiszperzió; C. beporzás; D. obligát hangya–növény; és E. garnélarák–gébhal kapcsolat. Az ábrán mediánok (az idomokban látható függőleges vonalak), 25 és 75%-os (az idomok bal és jobb oldali részei), és 10 és 95%-os kvartilisek (a vízszintes vonalak) láthatók. A specializáció mértékének megállapításához lásd a magyarázatot a szövegben [Thompson és mtsai (2013) nyomán módosítva].

Rhizobium genotípusok között választ a gazdanövény, vagyis a hatékonyság a specializáltság kritériuma. Továbbá, a résztvevők specializáltsága nem feltétlenül szimmetrikus az obligát kapcsolatokban sem. Egy relatív skálán mérve, a 13.TA2-ben ismertetett garnélarák és a géb asszociációja meglepően magas specializációt mutatott más, például szárazföldi mutualista kapcsolatokhoz képest (13.TA6/2. ábra). Az ábrán a garnélarák és géb kapcsolata kisebb variációt mutat, mint az obligát hangya–növény kapcsolat, de mindkét kapcsolattípusban magas a specializáció foka. Blüthgen és mtsai (2007) további érdekes összefüggést találtak 51 mutualista hálózatban. A hálózatban



13.TA6/3. ábra. A kölcsönösségi hálózatokban és a résztvevő fajok esetében tapasztalt aszimmetria kapcsolata. A vízszintes tengelyen a 0-tól balra több növényfaj van a hálózatban, mint állatfaj, jobbra pedig fordítva. A függőleges tengelyen a specializációs aszimmetriát a résztvevő összes faj súlyozott átlagával számolták. Így a tengelyen lefelé a növények, felfelé pedig az állatok nagyobb mértékben specializáltak. Azokban a hálózatokban, ahol az állatfajok száma nagyobb volt, mint a növényfajoké, ott az állatfajok kevésbé voltak specializáltak. Például: a fekete pontok helyzete azt jelenti, hogy sok növényfaj szorult rá néhány specialista magdiszperziót végző állatfajra (pl. maggyűjtő hangyákra), de a többség egyik fél esetében sem specializált. A narancssárga pontok olyan kapcsolatokat jelölnek, ahol fakultatív (alkalmi) hangyafajok csak a nektáriumok látogatása miatt keresik fel a növényeket, itt a növény specializáltabb, mint a hangya. A zöld pontok esetében a hangyák többféle szolgáltatást biztosítanak a mirmekofita növényeknek [Blüthgen és mtsai (2007) nyomán módosítva].

résztvevő állat-, illetve növényfajok számának eltérése (ún. **hálózati aszimmetria**) negatívan korrelált a specializáltsággal (13.TA6/3. ábra), viszont független volt a hálózat méretétől (ez az **invariancia jelensége**). Azokban a hálózatokban, ahol az állatfajok száma nagyobb volt, mint a növényfajoké (tipikus eset a pollináció), az állatfajok kisebb mértékű specializációt mutattak. Ez összhangban van egy korábban leírt megállapítással, mely szerint a pollináció diffúz kapcsolatot jelent, sok generalista rovarfajjal.

13.TA7 A TANULÁS SZEREPE A BEPORZÁSBAN

A virágok látogatásánál minden beporzó csoportban jelentős faktor a beporzók tanulási képessége. Ez ún. **virághűséget** eredményez, azaz ugyanazon (hasonló) virágok újbóli felkeresését. Nem kétséges, hogy a növényfajok gyakran **versenyeznek** a pollinátorokért, melynek oka lehet a pollinátorok limitált száma. A nagyon hasonló virágú növényfajok egyszerre történő (robbanásszerű) virágzása a virághűség csökkenése és az ún. **beporzóhiány** (pollinátor limitáltság) veszélyével jár. Az előbbi főként a tömeges virágzás következtében megjelenő sok oppor-tunista viráglátogató miatt csökken, amelyek egy része nem is végez beporzást. A beporzóhiány korlátozza egy dominanciára képes növény populáció növekedését és emiatt lehetővé teszi



13/42. kép. *Delphinium nelsoni*
(Ranunculaceae)
© MtBotany



13/43. kép. *Ipomopsis aggregata*
(Polemoniaceae)
© Walter Siegmund

több növényfaj koegzisztenciáját. A beporzóhiány elkerülésének egyik lehetséges módja a hasonló virágú fajok virágzásának egymás utáni (szekvenciális) jellege. De ugyanígy kerülhet el a fajok közötti felesleges pollenzállítás és az ezt kísérő csökkent fekunditás (pollenhiány, bibeeltömődés stb. miatt), mint például a *Delphinium nelsoni* és *Ipomopsis aggregata* növényfajok esetében, melyek beporzója egyaránt a szélesfarkú kolibri (*Selasphorus platycercus*) (4/8. kép) (Waser 1978). Bár a beporzók képesek denzitásfüggő válaszra (pl. a mézelő méh „toborzó” viselkedése nagyobb forrás esetén), egyéb tényezők is okozhatják hiányukat, aminek az alacsony magkötési százalék (a termőben megtermékenyülő magkezdemények aránya) a következménye. (A beporzó limitáltságról úgy győződhetünk meg, ha kézi beporzást alkalmazunk. Amennyiben a magkötés szignifikánsan növekedik, az előbbi állapot valószínű. Különböző növényfajok esetében 6-55%-os különbséget találtak a magkötés mértékében természetes módon és kézzel beporzott állományokban, ami a pollinátorhiány jelentőségére mutat. Különösen jellemzőnek tartják ezt a pollinátoroknak viszonzást nem nyújtó orchideafajok között.)

A fentiek ismeretében talán nem meglepő az a megállapítás, amit korábbi megfigyelések és modellek állítanak, hogy a beporzó szervezetek, függetlenül a specializáltságuk mértékétől, alapvetően destabilizálják a növényi koegzisztenciát. Viszont, ha a növényi niche-differenciáció elegendően erős, akkor ez nem következik be, sőt a stabilitás még növekedhet is (Benadi és mtsai 2012), a specialista beporzók fokozott jelenléte miatt.

13.TA8 A POLLINÁCIÓS SZINDRÓMA

Főként a pollinációs kapcsolatokból származó kölcsönösségi példák már korán ahhoz a koncepcióhoz vezettek, hogy ezek a rendszerek a specializáció felé haladnak. Ezt a megállapítást az ún. **pollinációs tünetegyüttes** (pollinációs szindróma) kifejezéssel foglalták össze (Vogel 1954), amely azon virágtulajdonságok készletét (morfológia, szín, nektár és illat) jelölte, melyek speciális beporzókat vonzanak speciális virágokhoz, és ami lehetővé teszi, hogy egy pollinátor más, beporzást nem végző szervezetek jelenléte nélkül látogasson virágokat (Stebbins 1970, Proctor 1978, Ollerton 1998). Ez azt is jelenti, hogy a pollinációs szindróma konvergens evolúciót tükröz növények között. Például ilyen evolúciós folyamat a bilaterális

(zigomorf) virágszerkezeti szimmetria felé haladás sok növényfajnál, amely a speciális beporzók begyűjtését segíti. Ez tehát növényi adaptációkat jelent bizonyos típusú pollinátorok irányába, melyek nagyjából a beporzók magasabb taxonómiai besorolásának (méhek, lepkék, bogarak, madarak) feleltethetők meg. Ezek lényegében **funkcionális csoportok** (21.4.1), melyek valóban az eltérő virágsajátosságokra válaszolnak. A nem rokon növényfajok tulajdonságai konvergálnak bizonyos állatcsoportok általi pollináció kiváltására. A pollinációs tünetegyüttes szerint egy növénynek a leghatékonyabb és leggyakoribb pollinátorra kell specializálnia és a kevésbé hatékonyakat kizárnia. Ilyen specializációt mutat az európai orchideák között például a boldogasszony papucs orchidea (*Cypripedium calceolus*).



13/44. kép. Boldogasszony papucs orchidea (*Cypripedium calceolus*)
© Ulf Sundberg

A pollinációs szindróma hívei is látják azt a paradoxont, mely szerint egyfelől a virágsajátosságok konvergálnak, másfelől a viráglátogatók között nagy a változatosság. Szerintük ez az ellentmondás a funkcionális csoportok létevel feloldható (Fenster és mtsai 2004). Azonban a pollinációs tünetegyüttest megkérdőjelező kritikák ellen azzal érvelnek, hogy a viráglátogató fajoknak csak egy kisebb része tényleges beporzó. Az első kvantitatív felmérés (egy filogenetikai metaanalízis, ami 417 zárvatermő növényfajra terjedt ki) azonban támogatta a pollinációs szindrómát, mivel megmutatta, hogy a konvergens virágevolúció a leghatékonyabb beporzó csoportokhoz való adaptációval valósul meg (Rosas-Guerrero és mtsai 2014).

A pollinációs rendszerek leggyakrabban mérsékelt generalista jelzővel jellemezhetők. A virágok által adott viszonzás (nektár, pollen) lényegében azonos, a pollinátorok hasonló hatékonyságúak és gyakran opportunisták, a viselkedésükre és morfológiájukra nehezedő evolúciós kényszerek csekélyek, a pollinátor élettartama sok esetben jóval hosszabb, mint a növények virágzási ideje, a kölcsönhatás tér-időben képlékenyen alakul és a pollinátor hozzájárulása a növényi reprodukciós izolációhoz nem jelentős (Waser és mtsai 1996). Specializálnia akkor érdemes egy növényfajnak, ha a viráglátogató közösségben előfordulnak extrém sajátosságokkal (pl. rendkívül hosszú szájszervvel) rendelkező fajok, mint a már ebben a fejezetben is említett *Xanthopan morgani* ssp. *praedicta* szenderfaj (17.TA1.1). A növény és az állat szempontjából egyaránt akkor csekély az esély a specializációra, ha a szolgáltatásokban nagy a variancia. Egy diverz közösségben és diffúz pollinációs kapcsolatok mellett a nagy varianciának nagy a valószínűsége, azaz nincsenek olyan stabilis vonások egyik résztvevő esetében sem, amelyek elősegítenék a specializációt. Ezek a megállapítások más kölcsönösségi kapcsolatokra is kiterjeszthetők.

A beporzási kapcsolatban a növényfajok generalistábbnak mutatkoznak a magasabb szélességi fokok felé haladva és a sztyepp-övezetben, de specialisták a trópusokon és szigeteken

(Olesen és Jordano 2002). Más kutatók viszont nem találták a növény–pollinátor kölcsönhatást ökológiailag specializáltabbnak a trópusi területeken, a mérsékelt égövi kapcsolatokkal összehasonlítva (Ollerton és Cranmer 2002). Természetesen a beporzók is mutatnak trendeket, például a trópusi területeken elsősorban a méhek, a mérsékelt égövben a legyek dominálnak. Egy további általános vonás, hogy a hosszú életű növényfajokon többnyire specialista, a rövid élettartamúakon pedig nem specializált pollinátorok találhatók.

Az ebben a részben leírtak nem jelentik azt, hogy nincsenek nagymértékben specializált (esetenként koevolvált) pollinációs rendszerek, mint például a füge–fügedarázs kapcsolat egyes részletei (13.TA10). Specializáció azonban nemcsak a pollinációban, hanem más növényi szolgáltatás miatt is lehetséges, például az extraflórális nektáriumok által. Újabb vizsgálatok feltárták, hogy *Acacia*-fajokkal obligát kapcsolatot fenntartó *Pseudomyrmex* hangyafajok az extraflórális nektáriumon való első táplálkozási alkalom után képtelenné válnak a diszacharidok bontására. Ekkor ui. a növény kitinázzal gátolja az invertáz termelésüket. Az *Acacia*-fajok, bár diszacharidokat termelnek, ezeket elhasítják az extraflórális nektáriumban, hogy a „manipulált” hangyák felvehessék. Más, nem szimbionta hangyafajok, bár rendelkeznek az invertáz enzimmal és a diszacharidokat képesek felvenni, emiatt nem látogatják a növényt. Amelyik hangyafaj csak fakultatív mutualista, annak invertáz aktivitása is van (Heil és mtsai 2005, 2014).

13.TA9 A FAGYÖNGYFÉLÉK ÉS MAGTERJESZTŐIK ELLENTMONDÁSOS KAPCSOLATA

A fagyöngyfélék (Loranthaceae és Viscaceae) világszerte elterjedt növényi paraziták. Termésük tápanyagban gazdag, ezért legalább nyolc madár családban egymástól függetlenül evolválódott a specializáltság fogyasztásukra, de ezen kívül még további nem specialista madárfajoknak és egy erszényesfajnak, a törpeoposzsumnak (*Dromiciops gliroides*) nyújtanak táplálékot. A termések rendkívül ragadósak, még a bélcsatornán való áthaladás után is, ezért a magvak kiürítése speciális viselkedést, az ürülék fakéreghez dörzsölését igényli, ami ideális megtapadási hely az új növénygyed számára. A specializáltság ilyen foka szoros evolúciós kapcsolatra utalhat a két partner között. Watson és Rawsthorne (2013) azonban kimutatták, hogy a koevolvált mutualizmus példájának tekintett fecskefejű virágjáró (*Dicaeum hirundinaceum*, 6/35. kép) és más fagyöngy-specialista madárfajok erősen aszimmetrikussá alakítják, lényegében csak kihasználják a kapcsolatot, amelyben a növény „rosszul jár”. A magvakat nem új, potenciális gazdákra szállítják, hanem ugyanazon faegyedeken helyezik el, amelyeken táplálkoztak, ezáltal nagy fagyöngydenzítés, csomós előfordulás alakul ki, amely inkább rontja az új fagyöngygyedek szaporodási sikerét. Fontos elem, hogy a fagyöngy-specialista madárfajok a növény elterjedési területének egy kisebb részére korlátozódnak, ami azt jelenti, hogy filogenetikailag **nem együtt**



13/45. kép. Hat fagyöngy specialista madárfaj.
A *Tyrannulus elatus*, Tyrannidae (© R. Ahlman),
B *Dicaeum hirundinaceum*, Nectariniidae (© P. Menkhorst),
C *Pogoniulus bilineatus*, Lybiidae (© K. Blachowiak), D *Grantiella picta*, Meliphagidae (© C. Tzaros),
E *Phainopepla nitens*, Ptilonotidae (© E.R. Wilson),
F *Euphonia violacea*, Fringillidae (© D. Sanches) (Watson és Rawsthorne 2013).

evolválódott kapcsolatról van szó. Éppen az aszimmetria bizonyítja a koevolúció hiányát, azaz, hogy ahol a specialista madárfajok nem élnek, ott nem specialista fajok terjesztik a növényt. Vagyis a fagyöngy-specialista madárfajok feltétlenül igénylik a fagyöngytermést, mint táplálékot, a fagyöngy azonban nem igényel speciális terjesztőket!

13.TA10 A FÜGE ÉS A FÜGEDARÁZS

A biológiai rendszerek roppant bonyolultságát jellemző példa a fügefajok és a mutualista fémfűrkészdarázsok kapcsolata. A fügefajok (*Ficus* spp.) és a fémfűrkész (Chalcidoidea) szupercládba és az Agaonidae családba tartozó fügedarázsok (pl. a *Ceratosolen* genus fajtái) rendkívül összetett kölcsönhatásrendszert alkotnak, melyben beporzó (kb. 300 ismert faj) és nem beporzó fajok (kb. 30 parazita darázs faj fügefajonként) vesznek részt. A kapcsolat megértését nem segíti a kb. 750 fügefaj sokszor tisztázatlan faji hovatartozása a gyakori hibridizáció következtében (jelentős százalékuk ún. **genetikai mozaik**, azaz ugyanazon fa különböző magoncai kapcsolódhatnak össze egyetlen új fává), valamint a változatos szaporodási rendszer (a fajok fele-fele egylaki és kétlaki). Sőt vegetatívan is szaporodhatnak. A fenti jelentős fajszerkezet ellenére valószínű, hogy a darázs fajok nagyobb része még nem ismert. Különösen az indoausztrál régió várhatóak még új fajok. Az eddigi vizsgálatok azt feltételezték, hogy egy fügefaj és egy darázs faj van szoros kapcsolatban. Ezzel ellentétben ma úgy látszik, hogy egy sor pollinátor darázs faj látogat egyetlen fügefajt, ami fontos



13/46. kép. Beporzó darázsok az Agaoninae alcsaládban. Erősen módosult morfológia, különösen a hím (alul) esetében. © (Van Noort és Compton 1996), doi: 10.1111/j.1365-2699.1996.tb00003.x

evolúciós implikációkat hordoz (Cook és Lopez-Vaamonde 2001).

Az egyszerűsített kapcsolati séma szerint a fügedarázs nőténye egy növényegyed fügeterméséből (syconium) kijutva pollent szállít egy másik termésbe. A termésen belül eltérő anatómiájú magházakat talál, melyek közül egyeseket pollennel megtermékenyít, másokba tojást rak. Amelyekbe tojást helyezett, azok gubaccsá alakulnak és attól függően, hogy a füge egy- vagy kétlaki, más rendszerben produkálhat pollent, magvakat és darazsakat (13.TA10/1. ábra, Cook és Rasplus 2003).

Az **egylaki** fügefajok esetében, ahol minden virágzat pollent, magot és darazsakat produkál, mindkét partnerre erős szelekció hat a kooperáció felé. Ez az ősbib változat.

A **kétlaki** fügefajoknál a populáció fele nőivarú és csak magot produkál, másik fele anatómiailag egylaki (mert minden virágzat tartalmaz hím és női virágokat), de funkcionálisan



13/47. kép. Beporzást nem végző (parazita) fügedarazsak. (a) *Apocrypta robusta*, (b) *Philotrypesis caribae*. A tojásrakás kívülről, a termésfalon keresztül történik.

© Y. Rasplus, doi:10.1016/S0169-5347(03)00062-4

hímivarú, mert csak pollent és pollenszállító darazsakat produkál. A női virágokba belépő darazsak beporzást végeznek (de tojásokat itt nem raknak), majd elpusztulnak. A tojásrakás a hím virágokban zajlik, majd a nőtények kikelése után megtörténik a párzás és a pollen felvétele, amit a nőtény darazsak átvisznek a női virágokra (Anstett és mtsai 1997). A hím darazsak nem hagyják el a termést, a nőtények megtermékenyítése után kijáratot rágnak számukra, majd elpusztulnak.

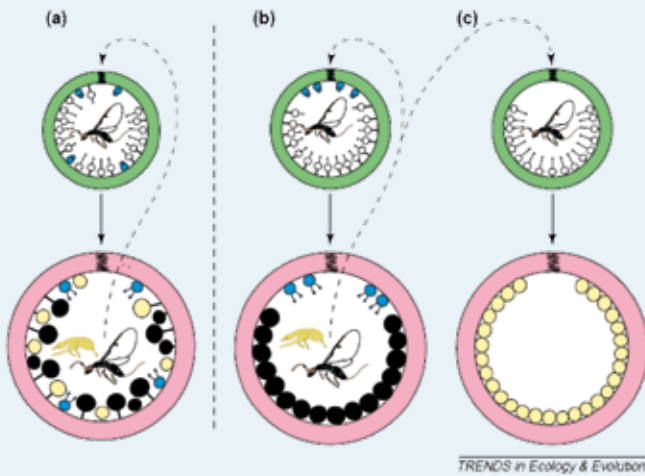
A kétlaki rendszerben ott keletkezik ellentmondás, hogy a darazsak csak az egyik terméstípusban fejlődnek, tehát a beporzás a másikon (a magképző virágzaton) el is maradhatna, hiszen a nőtény darázs rátermettségét nem növeli egy olyan virágzat látogatása, amelyben nem fejlődnek darazsak. Miért proznak be női virágzatokat a darazsak, ha azokban nem fejlődnek? Elméletileg ez a növény oldalán „reproduktív öngyilkosság”, melynek evolúciós fenntartóereje még nem kellően ismert. Valamennyi füge–fügedarázs kapcsolat, speciális vonásai mellett, további változatossággal jellemezhető, amit a földrajzi elterjedés, a fügefajok, illetve egyes populációk sajátosságai eredményezhetnek.

Az újabb vizsgálatok a füge–fügedarázs viszonyokra nézve általánosított kospeciaciót több esetben is kétségbe vonták (17.TA1.1).

13.TA11 KONFLIKTUSOK A KOOPERÁCIÓBAN: AZ ASZIMMETRIA KIALAKULÁSA

A mutualista kapcsolat **nem konfliktusmentes**. Ha az egyik vagy mindkét partner nem nyújt teljes mennyiségű vagy értékű szolgáltatást a másik félnek, azonban annak szolgáltatásait elfogadja, akkor a kapcsolat **aszimmetrikussá** válik (Boucher és mtsai 1982, Janzen 1985b, Bronstein 1994 és mások). Nem tudjuk, hogy teljesen szimmetrikusnak mondható mutualista kapcsolat egyáltalán előfordul-e. A másik véglet a teljes aszimmetria, amelyben az egyik fél nem ad szolgáltatást, már nem tekinthető mutualizmusnak, inkább parazitizmussá válik. Az aszimmetria azonban csak általános megjelölése annak, hogy a kapcsolat nem kiegyensúlyozott és nem jelenti azt, hogy már „belecsúszott” a parazitizmus tartományába. Az aszimmetria változó és ugyanazt a kontinuumot jelöli, mint amelyiken a mutualizmust elhelyezzük. Mértékének a meghatározása egyébként is rendkívül nehéz. A nagyon szélsőségesen aszimmetrikus esetekre a **kihasztnálás** (esetleg a kizsákmányolás) kifejezést alkalmazzák a megtévesztés, félrevezetés szavakkal szemben. Az utóbbiak abban az esetben megfelelőek, ha a **mimikri** is szerepet kap a kapcsolatban. Ekkor ui. egy élőlény másnak mutatja magát, mint ami és a kapcsolat egyoldalú. Például egy viszonzást nem adó, de a nőtény méh sajátosságait utánzó orchidea megtévesztést alkalmaz (mimetizálja a nőtényt) és parazitálja a hím méh viselkedését.

A mutualista kapcsolat résztvevői alapvetően **önző** stratégiát alkalmaznak és saját rátermettségük maximalizálására



13.TA10/1. ábra. Egylaki (a) és kétlaki (b-c) fügefaj beporzása. Az egylaki fa termésében (syconium) mindkét ivarú darázs kifejlik. A darazsakat a fekete virágok, a magvakat a sárga virágok, a beporzáshoz szükséges pollent a két hím virágok produkálják. A kétlaki fügekben a hím virágzatban (b) csak darazsak és hím virágok fejlődnek, a női virágzatban (c) pedig csak magvak. A fekete színű rovar sziluettt a szárnyas nőtény, a sárga a szárnyatlan hím darázs. A zöld szín a fejlődő syconiumot, a rózsaszín az érettet jelöli. A hím syconiumban (b) mindkét ivar kifejlik, a nőtény a megtermékenyítés után elhagyja a syconiumot és behatol a női virágzatba (c), ahol megtermékenyíti a magtermő virágokat a magával hozott pollennel [Cook és Rasplus (2003) nyomán módosítva].

törekednek. Ez a megállapítás látszólag ellentmondást hordoz, mert az obligát kölcsönösség esetében már nem beszélhetünk független résztvevőkről, a kooperáció a létezésük feltétele. Mégis még ekkor is keletkezhet konfliktus, ha az egyik fél költségei nagyobbak lesznek a nyereségeknél, emiatt a kapcsolat nála rátermettségsökkenést okoz. Ez a mutualizmus valamennyi esetére érvényes lehet: mikorrhiza, N-kötés, endoszimbiózis, obligát növény–beporzó kapcsolatok stb. A kapcsolat kihasználása és az ebből következő aszimmetria minden szerveződési szinten (molekuláristól a közösséggig) előfordul. A természetes szelekció a partnerek együttműködésének kedvez, amely nagyobb rátermettséget eredményez a nem kooperáló egyedekhez képest. Ez nem jelenti azt, hogy partnerek nem létezhetnek aszimmetrikus kapcsolatban, annak ellenére, hogy szelekció folyhat az aszimmetrikus állapotot létrehozó fél ellen. Az sem szükségszerű, hogy a kapcsolat parazitizmussá alakuljon ilyenkor. Mindaddig, amíg a kapcsolatot kihasználó fél rátermettsége nagyobb, mint a „becsületesen” kooperálóé, addig sikeresebb és elterjedtebb lesz. A mutualizmust ennek ellenére stabilizálhatják mechanizmusok a jobban kooperáló fél oldalán. Kísérletek során bizonyították, hogy a *Medicago polymorpha* lucernafaj és az *Ensifer medicae* rhizobium faj kapcsolatában direkcionális szelekció folyt a kapcsolatot kihasználó rhizobium genotípus megjelenésére. A kevésbé kooperatív rhizobium genotípusok esetében a gazdanövények kisebb rátermettséget értek el, ami azt jelentette, hogy kevesebb és kisebb magvakat képeztek, ugyanakkor a rhizobium nagyobb és több gümőt hozott létre a gazdanövény gyökerein, vagyis több táplálékhoz jutott. A gazdanövénynél jelentkező hátrányok ellenére a kapcsolat mégis fennmaradt (Porter és Simms 2014). A rátermettség csökkenése azonban lényegesen eltérhet egy olyan kapcsolatban, ahol a baktérium nem produkál nitrogént, ahhoz képes, ha csak csökkent mennyiségben szolgáltat, viszont mindkét esetben kap szénvegyületeket. Azaz, a kapcsolat olyan mértékben válhat aszimmetrikussá, hogy az egyik partner részéről szakításhoz (dezertáláshoz) vezethet. Az aszimmetria tehát **destabilizálja** a viszonyt (Huth és Pellmyr 2000). Más szavakkal, a mutualista kapcsolatok rendkívül érzékenyek arra, hogy az egyik fél kihasználja a kapcsolatot, amely minél intenzívebb, annál nagyobb a szakítás valószínűsége, vagy annak esélye, hogy a csálók kiszektálására megjelenjen valamilyen mechanizmus az „őszinte” partner oldalán. Például a pollinációban a növény számára az a maximális nyereség, ha nem kell ellenszolgáltatást adnia és mégis van beporzás (pl. sok orchideafaj), a viráglátogató szervezetnek pedig az, ha a nektárt vagy a pollent elszállítja, de nem végez beporzást, például ilyen a „nektárrablás”, a tölcseres párta kirágása oldalról. A valóságban tényleg azt tapasztaljuk, hogy a kölcsönösségi viszonyok túlnyomó többsége az aszimmetria valamilyen **mértékét** mutatja.

Az aszimmetria megjelenhet:

- **A juttatások mennyisége tekintetében**

Ekkor a partnerek nem azonos értékű, vagy mennyiségű szolgáltatást nyújtanak egymásnak. Tipikus példája a hangya–növény védelmi kapcsolatokhoz tartozó

Azteca–Cecropia rendszer (13.1.3). A nitrogén anyagcserét vizsgálva izotópokkal kimutatták, hogy a források nem azonos arányban cserélődnek ki: a *Cecropia* növény nitrogénigénye 93%-át az *Azteca* hangyától származó forrásokból fedezi, ezzel szemben a hangyák viszonylag kevés, a növénytől származó anyagot fogyasztanak, az étrendjük nagyobb része elfogott rovarokból áll. Mindezek ellenére a kapcsolat stabilis, mert a partnernek nyújtott szolgáltatások nem jelentenek nagy költségeket (Sagers és mtsai 2000) és a hangyák „vesztését” a domáciák használata, valamint a gyöngytestek fogyasztása részben kompenzálhatja. A kapcsolat valamennyi részét kvantifikálni lehet, de a költségek meghatározása nagyon nehéz.

- **A kapcsolat szorossága tekintetében**

A partnerek kötődésének, a másikkra utaltságának mértékére vonatkozik. Egyenértékű kapcsolat még obligát viszonyban is ritka. Ilyen típusú kapcsolatban rendszerint csak két partnerfaj található, például **szimbiózis** formájában. A fakultatív kapcsolatban az egyik, vagy mindkét partner csak alkalmi kooperációban találkozhat, ilyenkor a résztvevő fajok száma is változhat. Az utóbbira példa a magdiszperzió olyan esetben, amelyben az egyik partnernek, a növénynek, feltétlenül szükséges, hogy az utódok távolabbra kerüljenek, rátermettsége növekedése érdekében. Ugyanakkor, a szállító szervezet több, a növény terméseit csak alkalmilag fogyasztó emlős is lehet. De ide tartozik a pollináció azon változata is, amelyben egy növényfaj több tucatnyi beporzóval tart diffúz kapcsolatot.

A tankönyvek klasszikus példáinak számító és gyakran idézett fügefajok (*Ficus* spp.) és fügedarazsak (Hymenoptera, Agaonidae), a jukka (*Yucca filamentosa*, Agavaceae) és jukkamoly (*Tegeticula yuccasella*, Lepidoptera, Prodoxidae), a zergeboglár (*Trollius europaeus*, Ranunculaceae) és *Chiastocheta*-légyfajok (Anthomyiidae), a *Greya politella* (Lepidoptera, Prodoxinae) és *Lithobryagma parviflorum* (Saxifragaceae) viszonyok rendkívül hasonlóak és valamilyen tartalmaz konfliktust, vagyis aszimmetriát. A fenti kapcsolatok evolúcióját sokan kospéciációs folyamatoknak tartják, mások ezt kétségbe vonják. A fügedarazs és jukkamolyt ún. **aktív** beporzóknak tekintik, melyek speciális anatómiai módosulásokat (zsebek, farseprő) mutatnak, amelyekben, vagy amelyekben a pollent a növényhez szállítják, továbbá esetleg módosult szájszervi tapogatókkal rendelkeznek, melyekkel a bibére adagolják a pollent. Közös vonásuk, hogy beporzásért „cserébe” a növény élőhelyet és forrást szolgáltat bizonyos számú beporzó utódnak (a szakirodalom ezért ezt „nursery” pollinációnak nevezi), mert a magkezdemények bizonyos százalékába



13/48. kép. *Tegeticula carnerosana* moly feje a jukka pollenjével. A fehér nyíl a pödörnyelvet, a fekete a módosult állkapcsi tapogatót mutatja, amely a pollen kezelésére speciális szervé alakult.
© Pellmyr és Krenn (2002), doi: 10.1073/pnas.072588699

a beporzó szervezet tojásokat rak és utódai ezekben fejlődnek, tehát egyben magpredátorok is. A jukkamolyok lárvái például a jukka növények magkezdeményeinek 18-44%-át elfogyasztják egyes természetszegmensekben, a magkezdemények összességében pedig 0,6-6,6%-ot veszít el a növény termékenként (Addicott 1986b). Kimutatták, hogy a viszonyt a növény szabályozza, a magkezdeményekbe rakott tojások számának „figyelembe vételével” (lásd alább). Valamennyi ilyen rendszer nem mutualista fajokkal is terhelt. Ezek a beporzókkal rendszerint távoli rokon, de nem mutualista fajok beporzást nem végeznek, csak az utódait neveltetik fel a növényen. A konfliktus mind a növény, mind pedig a növényben fejlődő szervezetek részéről az utódszám maximalizására való törekvésben keletkezik. A közös vonások és a konfliktus előfordulása a füge–fügedarázs kapcsolatban is nyilvánvaló (13.TA10).

A kosborfélék (Orchidaceae) közismert példái a pollinációs megtévesztésnek. Ez a jelenleg ismert 18 500 faj közül kb. 6000 fajra jellemző. Az utóbbiak 1/3-a táplálékkal összefüggő, kb. 400 faj pedig szexuális megtévesztést alkalmaz (a beporzó méhfaj nőtényének feromonját, esetleg morfológiáját utánozzák). Beporzóikat nektár- vagy pollenvizszonás nélkül, a reprodukciós viselkedést befolyásoló vizuális-fizikai (bangófélék), vagy kémiai, az ivari feromonnal azonos (pl. *Ophrys sphegodes*) ingerekkel veszik rá a virág meglátogatására és helyezik el annak tésztén a polleniumot. Az utóbbi faj 21 és 29 C-atom számú alkánokkal vonzza az *Andrena nigroaenea* méhfaj hímjeit. Ezek a vegyületek pontosan megegyeznek a nőtények ivari csalogató anyagával, továbbá a virág vizuális-fizikai ingereket is szolgáltat (http://www.lekermeur.net/~jmlucas/pages/ophrys_sphogodes.htm). A már beporzott virág pedig a nem fogékony nőtényekre jellemző

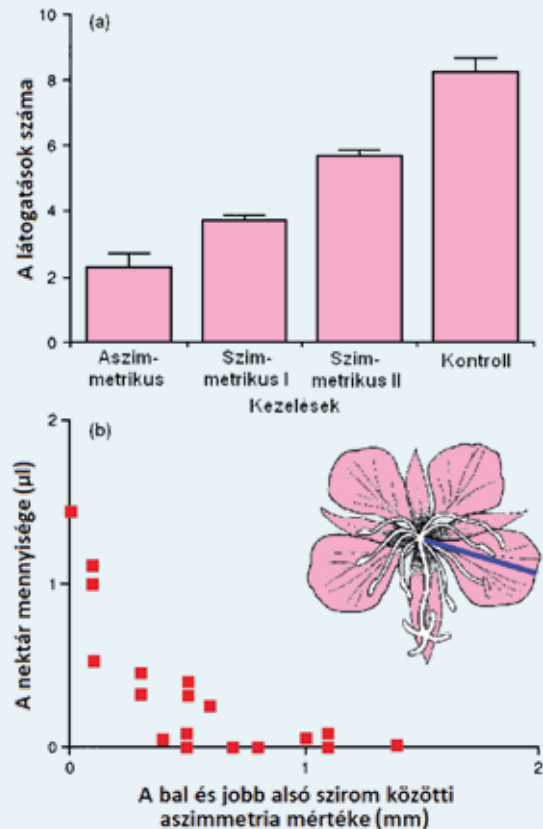


13/49. kép. *Andrena thoracica* (Apidae) méhfaj hímje *Ophrys sphegoides* (Orchidaceae) virágján, a fején elhelyezett polleniumokkal
© www.lekermeur.net

repulzív anyagokat (farnezol és farnezil vegyületek) bocsát ki, az ismételt látogatás megakadályozására, illetve abból a célból, hogy a folyamatosan nyíló virágok megtermékenyítését biztosítsa (Paxton és Tengő 2001).

Az orchideafajok megtévesztésen alapuló beporzásában azonban egy további jelentős faktor is közrejátszik. A virágszerkezet filogenetikai átalakulása a sugarasan részarányos (aktinomorfi) virág felől a kétoldalian szimmetrikus (zigomorfi) virág felé haladt. Kimutatott, hogy a beporzók érzékenyek a virágok szimmetria állapotára és jobban kedvelik az utóbbit, amit egy *Epilobium*-fajon mutatunk be (13.TA11/1. ábra, Møller 1995).

A tapasztalat szerint a magdiszperzió akkor hatásos, ha a növény kisebb méretű, de sok termést produkál, mert ezek több és sokféle szállítófajt vonzanak, ami kockázatsztosztó stratégiának felel meg. A növény azonban nem csökkentheti a magtömeget egy bizonyos érték alá, mert akkor a csírázást és az utód túlélését kockáztatja. Amin még változtathat, az a gyümölcsfal-magtömeg arány, amely például az egybibés galagonya (*Crataegus*



13.TA11/1. (a) ábra. Egy füzike faj, az *Epilobium angustifolium* (Onagraceae) virága alsó szirmleveleinek mesterséges módon aszimmetrikussá alakítása csökkentette a beporzó poszméhek látogatási gyakoriságát. (b) A bal és jobb alsó szirmok aszimmetriájának növekedésével csökkent a virág nektármennyisége.
Megjegyzés: Az „Aszimmetrikus” a bal vagy jobb alsó szirm hosszának csökkentése; a „Szimmetrikus I” mindkét alsó szirm hosszának 2 mm-rel, a „Szimmetrikus II” csak 1 mm-rel való megrövidítése az alak megtartása mellett. Az aszimmetriát a szirmhosszok (kék vonal) összehasonlításával állapították meg. A nektár mennyiségét 20 virág alapján mérték, melyek mindegyike külön rametről származott [Møller (1995) nyomán módosítva].

monogyna), vagy a keskenylevelű ezüstfa (*Elaeagnus angustifolia*) esetében a mag javára tolódik el; mindkét faj termésében relatíve nagy mag található.

Egy aszimmetrikus kapcsolat csak abban az esetben maradhat fenn, ha az aszimmetria mértéke nem túlságosan nagy, és ha fennáll a kihasznált partner **védekezésének** lehetősége. Ez a jukka–jukkamoly viszonyában azon virágok szelektív előlését (abortálását és a magkezdemények fejlődésének leállítását) jelenti, amelyekben a legtöbb lepketojás található, még a tojások kikelése előtt. Pellmyr és Huth (1994) a beporzás intenzitása és a lerakott tojások száma között erős kapcsolatot



13/50. kép. Egybibés galagonya (*Crataegus monogyna*, Rosaceae) termés
Fotó: Csóka György



13/51. kép. Keskenylevelű ezüstfa (*Elaeagnus angustifolia*, Elaeagnaceae) termése
Fotó: Korda Márton

tételezett fel, vagyis a növény több és jobb minőségű pollennel és csak kevés rovartojás befogadásával növelheti rátermettségét. Modelljünkkel azt vizsgálták, hogy a lerakott tojások számától függően melyik virág marad meg, vagy melyiket abortálja a növény. Eredményeik szerint a termésabortálás **stabilizálja** a

rendszert, mert ezzel növelni tudja a növényutódok mennyiségét, és talán a minőségét is, mert szelekciót gyakorol azon molyok ellenében, melyek nagyszámú tojás lerakásával túlterhelik a rendszert.

A védekezés egy másik példáját a tisztogatóhalak (*Labroides*-és *Elacatinus*-fajok) és látogatóik viszonya mutatja. A tisztogatóhalak ektoparazitáktól (főként a Gnathiidae családba tartozó Isopoda rákok lárváitól) szabadítják meg más halfajok egyedét. Naponta több mint 2000 látogatójuk lehet, melyekről egyenként 8-12 parazitát távolítanak el. Egyetlen kliens naponta akár 140-szer is megjelenhet tisztogatásra. Jelentőségük közösségökológiai szempontból is óriási. Kizárási kísérletekkel bizonyítható, hogy hiányukban a paraziták száma négyszeresére nő a korallpadok halfajain. Továbbá csökken a faj-egyed diverzitás és a halak egyedszáma, valamint indirekt hatásként



13/52. kép. *Labroides dimidiatus* (Labridae) tisztogatóhalak parazitákat távolítanak el egy halról

© Milan Kořínek (<https://www.biolib.cz/en/>) hozzájárulásával

csökken a halak növekedési rátája is (Grutter és mtsai 2003, Waldie és mtsai 2011). A tisztításra megjelenő kliensek számától és típusától függően azonban lényegesen eltér a tisztogató halak viselkedése. A kliens kihasználása azáltal történik, hogy a tisztogató hal nem, vagy nemcsak parazitát, hanem a felhám által termelt, glükoproteinekben gazdag nyálkás védőréteget (mucust) is fogyaszt és közben a klienseknek sérüléseket okozhat. Erre jelentősen nagyobb mértékben kerül sor, ha alacsony a klien-

senkénti parazita szám, ha a kliens „helybeli” (rezidens), vagy ha nem ragadozó faj. A kapcsolat jóval aszimmetrikusabb ezekben az esetekben, mint például ragadozókkal szemben. A rezidensek az illegális mucusfogyasztás esetében esetleg csak megkergetik a tisztogatóhalat (több esetben ez is elmarad). A ragadozók látogatásakor a tisztogatóhalak viszont az életüket kockáztatják ugyanezzel

a viselkedéssel, mert a reakció olyan erős lehet, hogy a ragadozó elfogyasztja a tisztogatóhalat. Emiatt az utóbbiakkal lényegesen kooperatívabb módon viselkednek (Bshary és Grutter 2005). Nem kétséges, hogy tanulási folyamatok jelentős mértékben befolyásolják a kapcsolatot, mert a potenciális kliensek megfigyelik a tisztogató folyamatot (Bshary és Grutter 2002).

A kölcsönösség tartós fennállása esetén az aszimmetria csökkentése legalább háromféle módon lehetséges (Borges 2015). Ezek általában együtt jelennek meg. Az **első** lehetőség, hogy a megfelelő partner kiválasztásához „szűrőket” alkalmaznak a felek, például a gazdaszervezet a szimbiotákra akkora költségeket ró, hogy csak azok maradnak meg, amelyek ezeket képesek állni. A **második** esetben a partnerek stabil együttléte hosszú távon a „hűséget” bizonyítja, vagyis mindegyik partner a befektetését arra alapozza, amit nyereségként visszkap. A partnerhűség-visszacsatolás pozitív hatású például a gazda és a szimbiota rátermettsége között és mint ilyen, elegendő a kihasználás megakadályozására. A **harmadik** lehetőség arra a kapcsolatra vonatkozik, amely lehetővé teszi a partnerek egyoldalú vagy kölcsönös szankcionálását, például kevesebb tápanyag juttatása mikorrhíza számára; nitrogént nem kötő *Rhizobium* szimbiota szaporodásának akadályozása az O₂ parciális nyomásának csökkentésével (Kiers és mtsai 2003); domáciára alkalmas képletek megszüntetése (hangya–növény kapcsolatban); a tölcéses párta méretének megváltoztatása; toxikus nektár termelése stb., végső esetben a kapcsolat megszakítása. Viszont éppen a második mechanizmus hatásossága miatt, a szankcionálás nem gyakori a természetben. Hogy a fentiek nemcsak elméleti felvetések, azt bizonyítja Heath és Tiffin (2009) kísérletsorozata, amelyben a hazánkban nem élő *Medicago truncatula* lucernafaj 12 genotípusa és több, hatékonyságban különböző *Rhizobium*-törzs közötti kapcsolat alakulását figyelték. A gümőképzés (noduláció) a növény sajátossága és azok a növény genotípusok, amelyek ilyen képeztek, adaptív partnerválasztást mutattak: három növény generáció során egyre hatékonyabb N-kötő törzsekkel képeztek szimbiózist, a rátermettségük növekedett, viszont szankcionálást nem figyeltek meg.

13.TA12 A BEPORZÁS KÖLTSÉG–NYERESÉG EGYENLEGE

A beporzás költség–nyereség egyenlegét mindkét résztvevő oldaláról figyelembe kell venni. A növény **költségei** a pollinátor hatékony csalogatását elősegítő változásokban, mint például a virág színe, virágmorfológia, illatanyagok, nektár stb., jelentkeznek. A reciprocitáson alapuló pollináció **nyereségei** a növényekre nézve jelentősek, mert a szélbeporzáshoz képest, amely valószínűsíthetően az ősbibb állapot, az alábbi előnyöket adja (Pellmyr 2002):

- a pollinátor felkeresi a virágokat, aminek következménye az alacsonyabb növényi populációméret mellett is hatékony kikereszteződés,
- szélcsendben és speciális környezetben is működik,



13/53. kép. *Paragnathia formica* (Isopoda, Gnathiidae) parazita rák lárvája © Boxshall G (2005)
In: Rohde K. (ed.) Marine Parasitology

- kisebb mértékű növényi energiabefektetést követel, például a pollen előállítása, nektár termelése.

A pollinátor költségei a specializációban és a vele járó viselkedési és fiziológiai kényszerekben jelentkeznek, de fontosak a virágban rejtőző ragadozók részéről mutatózó kockázat és a növényi fenológiából származó kényszerek is.

A pollinátor szempontjából jelentkező nyereségek:

- energiához és táplálékhoz jutás nektár és pollen révén,
- bizonyos mértékű védelem és egyéb előnyök (pl. környezetnél magasabb hőmérséklet) a virágban.

13.TA12.1 A „biológiai piac” modell

A közgazdaságtani kínálat–kereslet analógia eredménye a kooperatív játékelméleti modellek egy fajtáját képező ún. **biológiai piac** modell (Noë és Hammerstein 1994, Archetti és mtsai 2011, Leimar és McNamara 2023). Ebbe a modelleszaládba sorolhatók például a halak vagy a főemlősök körében ismert kultakaró tisztogatósi mutualizmusok, a kooperatív tojásköltés jelenségei, késleltetett tollazatfejlődési jelenségek, párválasztási mechanizmusok és számos szimbiózis jellegű kapcsolat. Korábban nagy várakozással tekintettek az ökológiai játékelmélet erre a játékelméleti koncepcióra. Manapság az ökológiai játékelmélet számos régebben leírt modelljét is gyakran biológiai piac típusú modellként említik.

A biológiai piac koncepció használata a kölcsönösségi viszonyban azt fejezi ki, hogy az olyan fakultatív kapcsolatok kialakulásában, mint például a tisztogatóhalak és klienseik, a kooperáció létrejötté valamelyik partner válogató viselkedésének eredménye. A biológiai piacon egy sor potenciális partner „ajánlatot tesz” egymásnak, majd a létrejött kapcsolat valahol a parazitizmus–kölcsönösség kontinuum mentén helyezkedik el. A választás a partner által felajánlott szolgáltatás értékén alapul. Választásával esetleg mások választását is befolyásolja. A biológiai piac első experimentális bizonyítékát Bshary és Grutter (2002) publikálta a tisztogatóhalakkal. Megállapították, hogy kétféle klientípus jelenik meg a tisztogató helyeken: a **válogatóságok**, melyek soron kívül kapnak „kiszolgálást”, azonban rendszerint nem elégedettek, ezért többé nem térnek vissza ugyanarra a helyre, és a **rezidensek**, melyek sorban állnak a szolgáltatásért és rendszeresen visszatérnek. A lényegi kérdés az, hogy a kapcsolat mennyire a piac szabályai szerint működik, vagyis mekkora és milyen minőségű a kínálat, valamint mekkora és mennyire igényes a kereslet. Nyilvánvaló, hogy az őszinte jelzések (szignálok) jelentősége nagy, de nem általános egy ilyen kapcsolatban, lásd például az agresszív mimikrit.

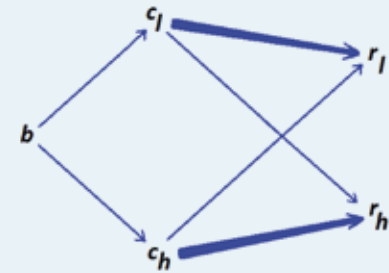
A biológiai piac koncepció régebbi modelljét (Noë and Hammerstein 1994) ismertetjük, leegyszerűsített formában. A közelmúltban nagyszámú új, és játékelméleti szempontból korrekt ökológiai modellt dolgoztak ki részleteiben is (Archetti és mtsai 2011).

Tegyük fel, hogy két populáció, A -nak és B -nek a , illetve b egyedei valamely, cserére alkalmas „áru” egy-egy példányával rendelkeznek. Az A -beli egyedek árujának értéke egységesen x .

A B populáció esetében az áru előállítási, ráfordítási értéke lehet magas $c_h (= \cos t_{high})$ vagy alacsony $c_l (= \cos t_{low})$. Az árunak gyenge vagy jó minőségét (r_l , illetve r_h) illetően lásd az 13.TA12/1. ábra alatti szöveget. A modell szerint az A populációnak egy a egyede a B populáció egyedei közül kiválaszt egy b egyed (pontosabban b -nek az áruját választja ki) a két alábbi modellváltozatnak megfelelően.

Az **első** modellváltozat esetében az A -beli egyedek gyakorlatilag költségmentesen választhatnak egy B csoportbeli egyed (illetve árut), a **második** modellváltozat esetében a választás költsége jelentős. A választás algoritmus és ezzel kapcsolatban a nyereség a modell további leírásában kerül rögzítésre. Ami az A -beli, illetve B -beli egyedek választási stratégiáját illeti, egyensúlyi tiszta stratégiapárokként az első, illetve a második modell esetében 2-2 stratégia adódik (13.TA12/1. és 2. táblázatok).

A nyereségmátrixok megszerkesztésekor a következőket kell figyelembe venni. Az a egyed nyeresége r_l vagy r_h , levonva az a cserére kerülő árujának x értékét. A b egyed nyeresége x , levonva ebből a cserére kerülő áru c_l vagy c_h ráfordítási értékét.



13.TA12/1. ábra. A B -beli b egyed kis c_l ráfordítás esetén nagy valószínűséggel gyenge minőségű árut állít elő (felső vastag nyíl), nagy c_h ráfordítás esetén nagy valószínűséggel jó minőségű árut állít elő (alsó vastag nyíl).

13.TA12/1. táblázat Biológiai piac: első modell, amikor csekély a válogatás költsége.

A egyedei	B egyedei
kis ráfordítás (következmény: ritka a jó áru)	válogat és ha van jó áru, azt választja
nagy ráfordítás (következmény: gyakori a jó áru)	válogat és jót választ (megjegyzés: megteheti, mert gyakori a jó áru)

13.TA12/2. táblázat Biológiai piac: második modell, amikor magas a válogatás költsége.

A egyedei	B egyedei
kis ráfordítás (következmény: ritka a jó áru)	nem válogat (megjegyzés: nagy a válogatás ára és várhatóan sokat kell válogatni)
nagy ráfordítás (következmény: gyakori a jó áru)	válogat és jót választ (megjegyzés: bár nagy a válogatás ára, várhatóan keveset kell válogatni)

A második modell esetében a válogatási költséget is figyelembe kell venni.

13.TA13 FAJOK VAGY EGYEDEK KOOPERÁCIÓJÁNAK JÁTÉKELMÉLETI MODELLJE ÉS ANNAK MÓDOSÍTÁSAI AZ INTERSPECIFIKUS KÖLCSÖNÖSSÉG LEÍRÁSÁRA

Nevezetesen a populációk vagy egyedek versengésére, vagy éppen mutualizmusára vonatkozó játékelméleti modellek. Ezek elméleti szempontjairól szólunk röviden.

A korábban már számos területen, például a közgazdaságtanban, szociológiában alkalmazott játékelméletnek populációdinamikai, evolúcióelméleti vonatkozásai is vannak (Leimar és McNamara 2023). Bár a vonatkozó modellekben sok a fiktív és antropomorf elem, e modellek részét képezik a korszerű populációdinamikai elemzéseknek. A modellek például egymással versengő vagy kooperáló egyedek bizonyos „nyereséggel” járó viselkedésével („stratégiájával”) és annak populációs következményeivel foglalkoznak. A „felek” a másik fél aktuális viselkedésbeli döntését nem ismerik.

Az alapgondolatok nagy részét megismerhetjük például az alább ismertetett egyik klasszikus modell, a **héja–galamb** játékelméleti modell kapcsán.

A héja–galamb játék

A héja–galamb játékban alapesetben a játékosok fix módon választják meg a játék kezdete előtt a kifizetőmátrix első vagy második oszlopát, azaz ún. **tiszta stratégia** szerint játszanak.

A játzó felek, A és B bármelyike játszhat agresszív „hétát” vagy békés „galambot”. Ha A és B egyaránt hétát játszik, akkor A és B nyeresége (valójában vesztesége) egyaránt negatív, mondjuk -1 . Ha A hétát játszik, B galambot, akkor A nyeresége nagy, mondjuk 2 , B nyeresége csekély, mondjuk 0 . Ha A galambként szerepel, B héjaként, akkor a nyereség például (!) az előbbi fordítottja. Végül, ha mindkét fél galambként játszik, akkor a nyereségük valamely 0 és 2 közötti érték, mondjuk $0,5$. A nyereségekre vonatkozó adatokat ún. **kifizetőtáblázatba** vagy **kifizetőmátrixba** (pontosabban **bimátrixba**) is foglalhatjuk. Ezért nevezzük a hasonló játékokat **mátrixjátéknak**. Mindezt az 13.TA13/1. táblázatban látható sémában foglaltuk össze. Általánosan a kifizető-bimátrix:

$$\begin{pmatrix} a_{11}, b_{11} & a_{12}, b_{12} \\ a_{21}, b_{21} & a_{22}, b_{22} \end{pmatrix}$$

Megjegyezhető, hogy a két játékos stratégiáinak általánosságban egészen eltérő természetű lehet.

Bevezethetünk azonban a fenti **tiszta stratégia** helyett ún. **kevert stratégiát** is a következők szerint. Az egyik (mondjuk

13.TA13/1. táblázat. A héja–galamb modell két kifizetőmátrixa

		A nyeresége	
		B	
		héja	galamb
A	héja	-1	2
	galamb	0	$0,5$

		B nyeresége	
		B	
		héja	galamb
A	héja	-1	0
	galamb	2	$0,5$

„első”) szereplő az első mátrixsort p valószínűséggel választja, egyben a második sort $1-p$ valószínűséggel. A „második” szereplő az első, illetve második oszlopot q , illetve $1-q$ valószínűség választja. Kevert stratégiák alkalmazásakor például az első játékos **várható értéként** is értelmezhető nyeresége egyszerű megfontolással a fentiekből leolvashatóan

$$pqa_{11} + p(1-q)a_{12} + (1-p)qa_{21} + (1-p)(1-q)a_{22}. \quad (1)$$

Elképzelhetjük egyébként a héja–galamb játék kevert stratégiáit másféle, populációdinamikai szempontból is könnyen interpretálható formában. „Játsszon” egymással szemben egyik populációból, majd a másik populációból egy-egy egyed vagy személy helyett bizonyos nagy elemszámú „fehér” és „fekete” populáció. Az egyedeknek rögzített viselkedésük van, vagyis mindig héja, illetve galamb módon viselkednek. Mindkét populációban adott arányban vannak héja és galamb viselkedésű egyedek. A játék úgy zajlik, hogy találomra és függetlenül kiválasztunk egy fehér és egy fekete egyedet. A kifizetés aszerint történik, hogy milyen viselkedésű egyedet választottunk. A nyereségek legyenek a megfelelő utódszámok. Fontos körülményként feltételezzük, hogy az utódok ugyanolyan színűek, mint az egymással szembe kerülő egyedek, azaz fehérek, illetve feketék. A játékot sokszor megismételve a populációk változó egyedszáma mellett vizsgálható a fehér és fekete egyedek száma, illetve a héják és galambok aránya a két populációban. A matematikai elemzéstől eltekintünk. De már egyszerű megfontolással is levonhatunk kvalitatív következtetéseket. Ha például kezdetben nagy arányban fordulnak elő a két populációban héják, akkor egy találomra választott stratégiapár nagy valószínűséggel „héja–héja” pár lesz és ez a kifizetési mátrixnak megfelelően a héják arányát csökkenti. Megfordítva, ha a két kezdeti populációban a galambok száma lesz nagy, akkor dominálnak a „galamb–galamb” konfliktusok, melyek kapcsán a galambok száma mindkét populációban csökken. Számos hasonló kérdés felvethető.

A következőkben kitérünk röviden a játékelmélet két központi fogalmának, a kérdésre.

Nash-egyensúly

Általános lényegét tekintve viszonylag egyszerűen megfogalmazható ez a fontos játékelméleti egyensúly.

Játsszon egy játékot n számú játékos. Stratégiáik halmaza legyen $\Sigma_1, \Sigma_2, \dots, \Sigma_n$. Egy konkrét játék alkalmával az i játékos saját stratégiáinak adott $\sigma_i (\in \Sigma_i)$ stratégiáját alkalmazza. Valamely, a játékosok által alkalmazott stratégiaegyüttes legyen $\sigma_1, \dots, \sigma_i, \dots, \sigma_n$. Az ezen stratégiákkal történő játék során az i játékos kifizetése legyen $W_i(\sigma_1, \sigma_2, \dots, \sigma_i, \dots, \sigma_n)$, $i=1, \dots, n$.

Definíció: Ha létezik olyan $\sigma_1^*, \sigma_2^*, \dots, \sigma_i^*, \dots, \sigma_n^*$ stratégiaegyüttes, hogy minden i játékosra és annak minden σ_i stratégiájára

$$W_i(\sigma_1^*, \sigma_2^*, \dots, \sigma_i^*, \dots, \sigma_n^*) \geq W_i(\sigma_1^*, \sigma_2^*, \dots, \sigma_i, \dots, \sigma_n^*),$$

akkor a $\sigma_1^*, \sigma_2^*, \dots, \sigma_i^*, \dots, \sigma_n^*$ stratégiaegyüttest **Nash-féle egyensúlyi pontnak** nevezzük. Úgy is mondhatjuk, hogy ha egy játék egy Nash-féle egyensúlyi pontot képező $\sigma_1^*, \sigma_2^*, \dots, \sigma_i^*, \dots, \sigma_n^*$ stratégiaegyüttes szerint folyik, akkor az i játékos „rosszul jár”, ha σ_i^* stratégiáját más, σ_i stratégiára változtatja.

Fennáll, hogy a kevert stratégiákat is megengedve minden n -szereplős játéknak van legalább egy Nash-féle egyensúlyi pontja. Utóbbi körülménynek magától értetődően alapvető jelentősége van.

A következőkben egy egyszerű populációdinamikai szituáció játékelméleti vonatkozásával foglalkozunk.

Evolúciósan stabilis stratégia (ESS) és kapcsolata a Nash-féle egyensúllyal

Részletesebb tanulságos tárgyalás is lehetséges a következők szerint. Tekintsünk egymással szemben kevert stratégiát játszó játékosokat, egyedeket. A kifizetómátrix az egyszerűség kedvéért és az elemi genetikai adottságok által megengedhetően szimmetrikus 2×2 -es kifizetómátrix legyen (13.TA13/2. táblázat). A nyereségen például utódszám értendő, az utód örökíti az első, illetve a második egyed stratégiáját. Egy (kevert) stratégia az „első” játékos részéről a mátrix első vagy második sorának p , illetve $1-p$ valószínűséggel való választását jelentse (lásd fentebb). Nevezzük ezt a stratégiát röviden \underline{p} stratégiának. Válassza a „második” játékos az első, illetve második oszlopot q , illetve $1-q$ valószínűséggel. Ezen kevert stratégiát

nevezzük \underline{q} stratégiának. A kifizetómátrix szimmetricitása miatt a stratégiák halmaza a két játékos számára azonos, ezért a \underline{p} stratégiát a \underline{p} stratégia mutánsának tekinthetjük. A \underline{p} és \underline{q} stratégiát játszó egyedek pedig **rezidens**, illetve **mutáns** egyedeknek nevezzük.

Vizsgáljuk meg az első, rezidens játékos $W_r(\underline{p}, \underline{q})$ -ként írt átlagos nyereségét (utódszámát) a mutáns játékosokkal szemben. Könnyen ellenőrizhetjük [vö. a (1) formulával is]:

$$W_r(\underline{p}, \underline{q}) = pqa + p(1-q)b + (1-p)qc + (1-p)(1-q)d.$$

A kifizetőfüggvény szimmetricitása miatt egyszerű számolással ellenőrizhetően fennáll, hogy W_m -mel jelölve a mutáns átlagos nyereségét, $W_r(\underline{p}, \underline{q}) = W_m(\underline{p}, \underline{q})$. Ezért W indexének a jelölésétől a továbbiakban eltekinthetünk.

Legyen x kis pozitív szám és egy populációban a rezidensek és mutánsok aránya legyen $(1-x)$: x . Ha most egy rezidens egyed a teljes populációval szemben játszik, akkor átlagos nyeresége $(1-x)W(\underline{p}, \underline{p}) + xW(\underline{p}, \underline{q})$ lesz (13.TA13/2. táblázat).

Ha egy mutáns egyed játszik a teljes populációval szemben, akkor átlagos nyeresége a táblázat szerint a következő:

$$(1-x)W(\underline{q}, \underline{p}) + xW(\underline{q}, \underline{q}).$$

Lehetséges, hogy létezik olyan y **inváziós küszöbszám**, hogy $x < y$ mellett a rezidens átlagos utódszáma nagyobb, mint a mutánsé:

$$(1-x)W(\underline{p}, \underline{p}) + xW(\underline{p}, \underline{q}) > (1-x)W(\underline{q}, \underline{p}) + xW(\underline{q}, \underline{q}). \quad (2)$$

Ilyen y küszöbérték létezése esetén azt mondjuk, hogy a \underline{p} stratégia y vonatkozásában **evolúciósan stabilis** (kevert) **stratégia** [evolutionarily stable (mixed) strategy, ESS].

Fontos körülmény, hogy ha \underline{p} evolúciósan stabilis stratégia, akkor az egyben a játéknak Nash-féle egyensúlyi pontja.

Ez a populációdinamika egy kérdéskörének a játékelmélettel való lényegi kapcsolódását fejezi ki. Általánosan is igaz, hogy minden ESS stratégiaegyüttes Nash-egyensúlyi pont, míg nem minden Nash-egyensúlyi ponthoz tartozó stratégia ESS.

A fogolydilemma

Jellegzetes, a viselkedésközülogiában is gyakori kooperatív viselkedés lehetőségét kiemelő játékelméleti példa a következő. Erre is vonatkoznak a fentebb mondottak, ismétlésük helyettük inkább további szempontokat fogunk említeni.

Bizonyos A rab vallomástétel alkalmával B rabtársának érdekét is figyelembe véve (tehát vele kooperálva) vagy nem kooperálva (tehát önző viselkedést tanúsítva) tehet vallomást. Hasonló áll fenn a B rabra. (Vigyázat: a fogolydilemma esetében a megnevezésben szereplő foglyok a játék szereplői, a héja–galamb játék esetében a héja és a galamb a stratégiák megnevezése.) A rabok egymással nem beszélhetnek. Vallomásaik „honorálását”, nyereségét például a következő kifizetómátrix adja meg (13.TA13/3. táblázat; elől áll A nyeresége). (Megjegyezhető, hogy kooperáción

13.TA13/2. táblázat. Egyed és populáció kifizetómátrixa.

	Teljes populáció	
	1-x	x
Rezidens egyed	$W(p,p)$	$W(p,q)$
Mutáns egyed	$W(q,p)$	$W(q,q)$

13.TA13/3. táblázat. A fogolydilemma kifizetőmátrixa.

		B játékos	
		kooperál	önző
A játékos	kooperál	R,R	Y,V
	önző	V,Y	Z,Z

a kooperáció szándékát értjük, hiszen valódi kooperáció csak a másik fél kooperálási szándéka esetén valósulhat meg.)

A kifizetőfüggvény akkor reális a fogolydilemma szempontjából, ha fennállnak a $V > R > Z > Y$ relációk, vagyis (A szempontjából) az A önző, B kooperál esetben a legnagyobb a nyereség (V), a maradék lehetőségek közül A szempontjából a kölcsönös kooperáció (nyeresége R) a legkedvezőbb ($R > Z$, $R > Y$), végül, ha B önzően viselkedik, akkor A számára az önzés a kedvezőbb; $Z > Y$. Ha viszont ilyenkor A kooperál, akkor nyeresége csak Y.

Eltávolodva a fogolydilemma narratívájától, de megtartva a fenti kifizetőmátrix nyereségrelációit, feltételezzünk egy két faj egyedeiből álló nagy egyedszámú populációt. Most is fennáll mindkét faj egyedeire, hogy azok kétféle stratégia valamelyikét választhatják. Az egyedek a másik faj egyedeinek bármelyikével kapcsolatba léphetnek (virág–méh kapcsolata, szimbioták kapcsolata stb.). A játékosok nyeresége például az egyed – azonos stratégiájú – utódainak számában értendő. A kapcsolat megszünte után újabb kapcsolat alakulhat ki a másik faj egyegyedével.

Foglalkozzunk az egyes viselkedési stratégiákat mutató egyedek populációs arányainak változásaival. Induljunk ki egy csupa kooperatív egyedből álló populációból. A kooperatív–kooperatív viselkedéspárok révén egy kiszemelt egyed nyereségeinek sorozata ekkor R, R, ... Lépjen fel azonban mondjuk mutáció révén egy rögzítetten önző viselkedésű egyed. Mivel ez első alkalommal önző–kooperatív kapcsolatot létesít, nyeresége V lesz. Utódai azonban szintén önzők, így az önző egyedek populációs aránya véges populációt feltételezve további kapcsolatteremtések alkalmával növekszik. Ekkor viszont egyre több önző–önző típusú kapcsolat létesül, mindkét fél számára csak Z számú utódot eredményezve. Az önzők (mutánsok) arányának növekedése ezért lelassul, majd stabilizálódik, miközben bizonyos teret hagyhat a kooperatív egyedeknek vagy **kiszoríthatja** azokat. A populáció további sorsának elemzéséhez részletes matematikai elemzés szükséges.

Fogat fogért (tit–for–tat) játék

Most tegyük fel, hogy a kezdeti populáció viselkedési stratégiája nem az előzőekben tárgyalt fix kooperáció, hanem a következő: Adott kapcsolatban az egyed az előző kapcsolatbeli partnerének – számára már ismert – stratégiáját másolja le [a fogat fogért (tit–for–tat) elnevezés a stratégiának csupán a negatív oldalára céloz]. Ha kezdetben a populációban általános volt a kooperáció, akkor ez az új stratégiájú egyedekből álló populáció esetén is fennmarad. Viszont önző, mutáns egyed megjelenésekor

a helyzet megváltozik. Utóbbi egyed nyeresége az első kapcsolatban V lesz. Ha azonban a mutáns újra előző partnerével létesít kapcsolatot, akkor utóbbinak fogat fogért stratégiájára tekintettel a mutáns nyeresége már nem $V+V$ lesz, hanem csak $V+Z$. Lehet, hogy az önző, mutáns egyed utódainak száma még így is nagyobb, mintha partnerének állandó kooperáció stratégiája lenne. Fennállhat ugyanis, hogy $V+Z > R+R$. A mutáns a játék folyamatos ismétlése során, önző viselkedése esetén, ha utóbbi $k+1$ lépésben történik, akkor utódainak száma $V+kZ$ lesz, szemben a kooperációval járó $(k+1)R$ nyereséggel. Márpedig

$$(k+1)R < V+kZ, \text{ másként írva } R < \frac{V}{k+1} + \frac{kZ}{k+1} \quad R < \frac{V}{k+1} + \frac{kZ}{k+1}$$

kellően nagy k -ra már nem teljesül, mert a jobboldal $k \rightarrow \infty$

mellett Z-hoz tart és $Z < R$, lásd a fenti egyenlőtlenségeket. Tehát kellően nagy lépésszám mellett a mutáns egyedek arányának növekedése még az egyre gyakoribb önző–önző kapcsolatoktól eltekintve is lelassul, bár eközben a mutánsok esetleg kiszorítják a kooperatív, fogat fogért stratégiájú egyedeket. Természetesen az is szerepet játszik, hogy a kezdetkor mekkora a mutánsok aránya. Például, ha kezdetben az önzők vannak többségben, akkor a kooperátorok kisebb átlagos nyereséget fognak realizálni és nem tudnak terjedni. A folyamat további, matematikai elemzésével itt nem foglalkozunk.

Újabb keletű játékelméleti modellre konkrét példa lehet azon egyedkiválasztási, szűrési mechanizmussal kapcsolatos bimátrix típusú játékelméleti modell is, melynek keretében az *Euprymna scolopes* nevű kisméretű tintahal a *Vibrio fischeri* nevű

13.TA13/4. táblázat. táblázat. Szimbiózis nyereség bimátrix.

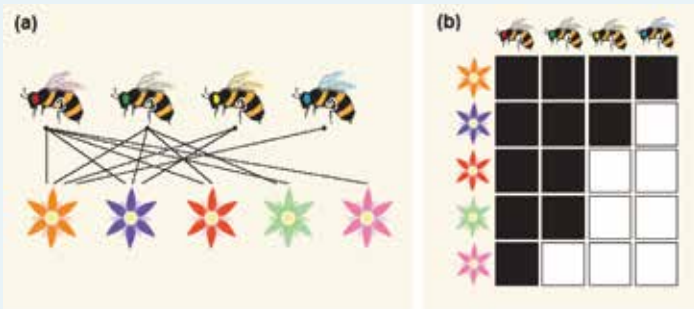
A ferde vonaltól balra a tintahal nyeresége. A kínálat a szimbiózisra vonatkozik [Archetti és mtsai (2011) nyomán módosítva].

		A baktérium a kínálatot elfogadja	
		feltétel nélkül	feltétellel
A tintahal költségajánlatot	teszt	0,6/0,55	0,8/0,85
	nem teszt	0,7/1,0	0,9/0,9

fluoreszkáló szimbiota baktériumot szimbiózis céljából befogadja (Archetti és mtsai 2011). A játékra vonatkozó nyereségmátrixot a 13.TA13/4. táblázatban mutatjuk be.

13.TA14 KÖLCSÖNÖSSÉGI HÁLÓZATI MODELL

Már Blüthgen és mtsai (2007) hálózati analíziséből (13.TA6/3. ábra) láthattuk, hogy a kölcsönösségi hálózatokban résztvevő fajok száma alapján egyes kapcsolattípusokban (pl. pollináció) jelentős aszimmetria keletkezik a virágok és a pollinátorok csoportja között. További aszimmetria adódik ehhez, mert ahogy már említettük a pollinációs rendszerben a viráglátogatók jelentős része generalista,



13.TA14/1. Egymásbaágyazottság kölcsönösségi hálózatokban. A hálózatban generalista és különböző mértékben specialista poszméhfajokat látunk. (a) A piros szemű faj generalista, mert valamennyi virágot látogatja, a kék szemű specialista, mert csak egyetlen virágfajt látogat. (b) Az egymásbaágyazottságot jobban szemléltethetjük, ha a hálózatot mátrixként ábrázoljuk. A generalisták biztosítják a hálózat tartósságát [Allesina (2012) nyomán módosítva].

jóval kisebb részük specialista. Vagyis a növényfajok erősen függenek a beporzóktól, de az állatfajok csak kevésé a növényfajoktól. A generalista viráglátogatók együttese részét képezi az összes viráglátogatók együttesének. Ezt az egymásbaágyazottság (nestedness) kifejezéssel jelöljük (13.TA14/1. ábra). A generalista beporzók a hálózatnak stabilitást, perturbációkkal szembeni ellenálló képességét kölcsönöznnek (James és mtsai 2012, Pawar 2014).

A hálózatok kialakulásában két erő munkálkodik: a **komplementaritás**, amely alapján a páros kapcsolatok kiépülnek és a **konvergencia**, amely a hasonló tulajdonságú fajok csatlakozását teszi lehetővé, amint a hálózat evolválódik.

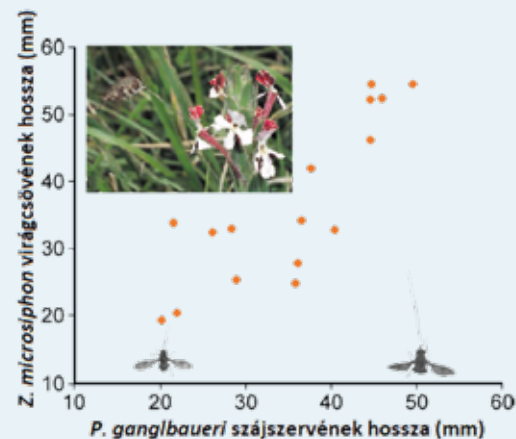
13.TA15 HANGYÁK, NÖVÉNYEK ÉS HERBIVOROK

A hangyák védhetik a növényt a nagy testű gerinces, és a jóval kisebb ízeltlábú herbivorok ellen (Janzen 1966). Egy kísérletben, amelyben az obligát hangyavédelemmel rendelkező *Macaranga*-fajokról a hangyákat távoltartották, egy év alatt a herbivorok részéről 70-80%-os fogyasztás jelentkezett a leveleken, ami a hangyák jelenlétében csak 0,2%-os volt (Heil és mtsai 2001). Más esetekben a kép egyáltalán nem ilyen kedvező. Az *A. drepanolobium* fafaj és a rajta megtalálható hangyafajok kapcsolata sokkal bonyolultabb, mint korábban feltételezték. A növény hosszú életű (> 100 év), növekedése és szaporodása jelentősen függ attól, hogy mely hangyafajok egyedei élnek rajta. Végzetes hatást a növény számára az elefántok jelentik és az ellenük való védelemben a növényen leggyakrabban előforduló hangyafaj, a *C. mimosae* igen hatásos. Ugyanakkor, furcsa módon a növényi növekedés akkor a legnagyobb mértékű, ha a hangyákat távol tartják a növénytől. Ekkor ugyan jelentősebb a herbivorok hatása, de a növény gyorsabban növekedik, és nagyobb eséllyel szaporodik. Ennek a háttere az, hogy a hangyák lecsipkedik a vegetatív hajtást (így a virágok is nagyrészt hiányoznak), elzavarják a beporzó szervezeteket, elősegítik a mézharmattermelő rovarfajok jelenlétét és fokozott extrafloralis nektártermelésre

kényszerítik a növényt. A hangyák növénycsonkítása akadályozza a növény horizontális kiterjedését és így más egyedekkel való érintkezését. Összességében mindez azt valószínűsíti, hogy a magas költségek ellenére is „megéri” a növénynek a hangyafajokat védelemre használni, mert azok hatékony védelmet nyújtanak a legfőbb szelektációs tényező, az elefánt ellen, amely szinte minden esetben elpusztítja a növényt (Stanton és Palmer 2011).

13.TA16 A BEPORZÓ SZERVEZETEK BEPORZÁSI HATÉKONYSÁGA

Az egyes beporzó szervezetek hatékonysága rendkívül különböző lehet. Egy 0,5 g tömegű poszméhnek például 150 kalória (630 J) energiára van szüksége óránként, ami hatalmas mennyiség és kb. 500 áfonya (*Vaccinium*) virágban található nektárral ekvivalens. A rövid nyáló-szívó szájszervű poszméh fajok csaknem háromszor hosszabb „kezelési időt” (16.3) igényelnek ugyanazon növényfaj virágainak látogatásakor, mint azok, melyeknek 60%-kal hosszabb a nyelvük. Ez azonban nemcsak fajok között, hanem ugyanazon faj populációi között is fennáll. A Dél-Afrikában honos *Prosoeca ganglbaueri* (Nemestrinidae) pöszörlegyek a *Zaluzianskya microsiphon* (Scrophulariaceae) növényfaj virágait látogatják és beporozzák. A legyek szájszervének hossza 20 és 49 mm között változik, ugyanott a növény tölcséres pártáa pedig 19 és 54 mm között variál (Anderson és Johnson 2007, 13.TA16/1. ábra). Hasonló méretviszonyok állnak fenn a hatalmas méretű *Manduca sexta* (1/19. kép) szenderlepke és a dohányfajok között is. Nem csodálkozhatunk tehát azon, hogy a különböző szájszervméretű fajok azokat a virágokat látogatják elsősorban, ahonnan az energia nyereségük a legnagyobb. Felvethető, hogy miért nem minden beporzó hosszú szájszervű, hiszen akkor a hatékonysága sokkal nagyobb lenne? Ez az egyszerű kérdés is nagyon fontos



13.TA16/1. A Dél-Afrikában honos *Prosoeca ganglbaueri* (Nemestrinidae) pöszörlegyek populációinak átlagos szájszervhossza pozitív kapcsolatot mutat a számukra nektárt biztosító *Zaluzianskya microsiphon* (Scrophulariaceae) növény virágcsövének hosszúságaival [Anderson és Johnson (2007) nyomán módosítva].

evolúciós megállapításra világít rá: az egyéb okok miatt eltérő morfológiával rendelkező beporzó fajok sajátosságaihoz a növények alkalmazkodtak és nem fordítva (Abrahamczyk és Renner 2015)! Emiatt a kérdés fordítottja, azaz miért nem minden virág hosszú pártatölcsérű, nem logikus, mert a viráglátogató szervezetek túlnyomó része generalista, amelyek a táplálékszerzés mellett a beporzást is elvégzik. Ez pedig nem kívánja meg, hogy a virágszerkezet általánosságban speciális legyen.

13.TA17 A MUTUALIZMUS POPULÁCIÓDINAMIKÁJA

A kölcsönösségi viszonyt modellezők számára már korán ismert volt az, hogy realiztikus modellt építeni nehéz, valamint, hogy valamennyi erős és obligát kapcsolat instabilitást jósol, holott a természetben igen sok hosszan fennálló és stabilis kapcsolatot találunk. Ez a paradoxon egyrészt arra hívta fel a figyelmet, hogy a stabilitás és a kapcsolat tartóssága (perzisztenciája), másrészt a modellezés egyaránt nemlineáris modellezési eljárásokat igényel, amelyek a stabilitást általában biztosítják.

A kölcsönösség egyik legegyszerűbb modellje a Lotka–Volterra (LV) kompetíciós DER (lásd alább) módosítása (May 1976a). A kiindulási egyenlet a limitált populációnövekedést leíró Verhulst–Pearl egyenlet. Az interspecifikus versengésnél szereplő α kompetíciós együtthatók előjele itt negatív lesz, ami arra utal, hogy a másik fajra kifejtett segítő hatás következtében a résztvevők kisebb együttes populációmérettel érnek el nagyobb populációméretet ahhoz képest, mint amikor nincs kooperáció. A kiindulási egyenletünk az interspecifikus versenynél megismert, a versengő faj hatását is tartalmazó egyenlet (12. fejezet (3) egyenlet):

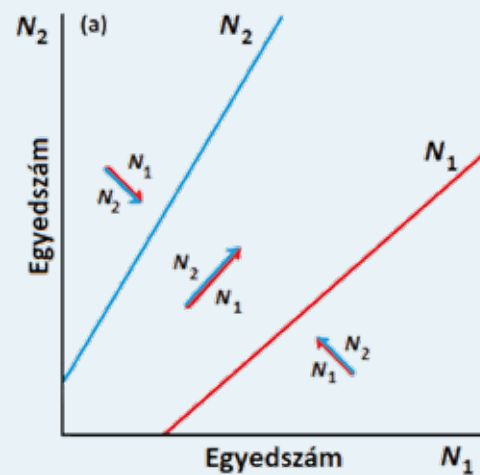
$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \frac{(K_1 - N_1 - \alpha_{12} N_2)}{K_1}.$$

Itt N_1 és N_2 a populációk egyedszáma, α_{12} és α_{21} , r_1 , K_1 modellparaméterek. Ahhoz, hogy az egyenlet a mutualisztikus viszonyt fejezze ki, α_{12} helyett, annak ellentettjét, azaz $-\alpha_{12}$ -t szerepeltetjük a **segítő hatást** kifejező együtthatóként. Ekkor:

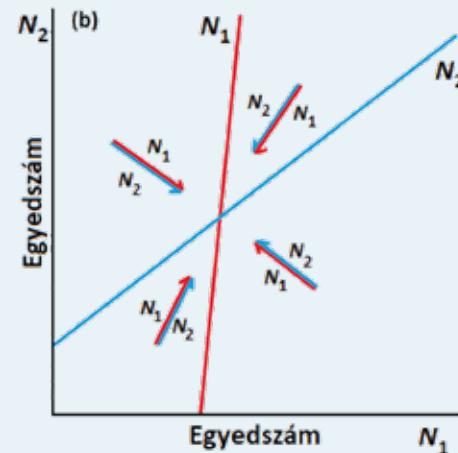
$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \frac{K_1 - N_1 + \alpha_{12} N_2}{K_1}.$$

Hasonló módon írhatjuk fel a mutualisztikus esetben dN_2/dt egyedszámnövekedési sebességét is.

Az összefüggés grafikus megjelenítése is hasonló az interspecifikus LV-modellhez (12/6. és 12/7. ábra). A DER kvalitatív elemzése céljából nullklínákat képezünk (9.2.1.1), melyek pontjaiban az egyik vagy a másik faj egyedszáma változatlan. Ha a nullklínák nem metszik egymást a reális ($N_1 > 0$, $N_2 > 0$) tartományban, de van metszéspontjuk például a nem reális tartományban ($N_1 < 0$, $N_2 < 0$) van, akkor a két populáció egymást kölcsönösen erősítő hatása miatt a populációk mérete határ nélkül növekedhet, egyensúlyi állapot nincs (13.TA17/1a. ábra).



13.TA17/1a. Kölcsönösségi viszonyban lévő populációk nullklínái. Fix ponttal nem rendelkező, határérték nélküli növekedést mutató populációk. Ekkor a nullklínák az $N_1 < 0$, $N_2 < 0$ tartományban metszik egymást, amely az ábrán nincs feltüntetve. A kétszínű nyilak a két populáció együttes változásának irányát jelzik, adott kiindulási állapot esetén [Wolin (1985) nyomán módosítva].



13.TA17/1b. Kölcsönösségi viszonyban lévő populációk nullklínái egyetlen egyensúlyi ponttal rendelkeznek (az ábrán látható $N_1 > 0$, $N_2 > 0$ tartományban). A kétszínű nyilak a két populáció együttes változásának irányát jelzik [Wolin (1985) nyomán módosítva].

Más esetekben a nullklínák metszéspontja (a rendszer stabil fixpontja) az ($N_1 > 0$, $N_2 > 0$) tartományban van (13.TA17/1b. ábra). Ekkor ezen fixpont közeléből indulva az (N_1 , N_2) állapot az idő teltével a fixponthoz konvergál.

A tér–időbeli heterogenitás jelentős befolyást gyakorol a kölcsönösségen alapuló rendszerek **időbeli tartósságára** (perzisztencia). A fakultatív kapcsolatok rendszerint stabilabbak és tartóssabbak, mint az obligát változatok. Az **obligát** kölcsönösség modelljeit az **erős intraspecifikus** és **gyengébb kölcsönösségi** hatás jellemzi, a **fakultatív** kapcsolat modelljeinek stabilitása pedig **erős kölcsönösségi** és **gyengébb intraspecifikus** hatás esetében jelentkezik. Ha a kölcsönösségi hatás túllépi az intraspecifikus hatást, akkor az egyensúly nélküli,

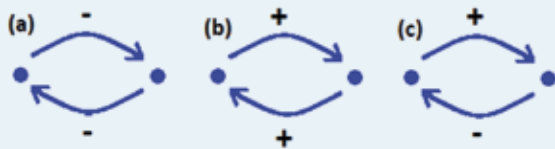
korlátlan növekedésű nullklína-pár a jellemző (Wolin 1985). Természetesen, a kapcsolat stabilitása a környezet stabilitásával is szorosan korrelál: perzisztens kapcsolatok állandó környezetet igényelnek.

A legegyszerűbb esetben a modell két partnert tartalmaz. Hasonló modellekben több kölcsönható faj is szerepelhet. Ezekben a modellekben egyensúly csak akkor érhető el, ha a mutualisztikus hatás erőssége csak egy bizonyos szintig növekedik. Többféle realiztikusnak mondható modell készült, melyek egy környezeti paraméter által okozott denzitásfüggést, vagy több faj kölcsönösségi viszonyát vizsgálták (13.TA18). A valóság azonban a kölcsönösségi viszonyok tekintetében is jóval bonyolultabb. Rendszerint sok résztvevő van jelen, vagyis (a) diffúz a kapcsolat, vagy (b) egyidejűleg többféle kapcsolattípus működik. Az utóbbiak indirekt rendszerek és éppen a több résztvevő miatt, általában stabilabbak, mert az egyes populációk pufferolják a rendszert, kisebbek az egyedszám-fluktuációk (Addicott 1986a). Polifilikus (kettőnél több résztvevős) helyzetekre, valamint tritrofikus (három táplálkozási szintet is érintő) kapcsolatokra is kidolgoztak modelleket (13.TA3).

13.TA18 LOTKA–VOLTERRA-MODELL KÖLCSÖNÖSSÉGI KAPCSOLATBAN LÉVŐ KÉT FAJRA – RÉSZLETESEBB TÁRGYALÁS

Két faj számára kölcsönösen előnyös kapcsolat részletesebb tárgyalását néhány általános megjegyzéssel vezetjük be. Azt a körülményt, hogy egy két fajból álló rendszer populációi kölcsönösen gátolják egymás növekedését, az 13.TA18/1. ábra (a) sémáján szemléltethetjük. Ilyen séma érvényes a kompetíciós LV-modell esetében (12.fejezet). Más esetekben a populációk kölcsönösen elősegítik egymás növekedését (13.TA18/1b. ábra). Az alább tárgyalásra kerülő kétfajú mutualista modellnek ez a séma felel meg. Ugyanis az (a) séma esetében érvényesülő „gyengítés gyengítése” is pozitív visszacsatolásra vezet. Az 13.TA18/1. ábrán látható (c) séma esetében viszont negatív visszacsatolásról (4.TA2) van szó. Erről az élettan területén a homeosztázis (7.2.3) tárgyalása kapcsán esik gyakran szó. Régebben a biológiában elsősorban utóbbi típusú visszacsatolási mechanizmusok kerültek előtérbe. A szupraindividuális rendszerek tárgyalása során viszont a pozitív visszacsatolás, például a fajok közötti versengés, és a mutualista viselkedés is előtérbe került.

Ebben a fejezetben elsősorban a mutualista viselkedés egyik gyakori esetének matematikai oldalát tárgyaljuk. Két faj



13.TA18/1. (a) Pozitív visszacsatolásra vezető kompetíciós, (b) mutualista kölcsönhatás és (c) negatív visszacsatolásra vezető kölcsönhatás.

mutualista viselkedése tipikus esete a pozitív visszacsatolási kapcsolatnak.

13.TA18.1 Két faj mutualista viselkedésének gyakori modellje

A modellben az egyik faj populációnövekedésének ütemét a másik faj populációnövekedése a kompetíciós LV-modelltől eltérően nem **gátolja**, hanem **elősegíti** (13.TA18/1b ábra). Megfelelő jelölésekkel a modell:

$$\frac{dx_1}{dt} = x_1(r_1 - \alpha_{11}x_1 + \alpha_{12}x_2) \quad x_1 > 0, x_2 > 0 \quad (1)$$

$$\frac{dx_2}{dt} = x_2(r_2 + \alpha_{21}x_1 - \alpha_{22}x_2), \quad r_1, r_2 > 0. \quad (2)$$

Figyeljük meg az $\alpha_{12}x_2$ és $\alpha_{21}x_1$ mennyiségnek a kompetíciós modellhez képest megváltozott előjelét.

Végezzük el a modellnek, mint DER-nek a bevezető szakaszban leírt kvalitatív vizsgálatát.

13.TA18.2 A nullklínák vizsgálata

Az x_1 nullklína (1)-ből a jobboldal második tényezőjének 0-vá tételével írható

$$x_2 = -\frac{r_1}{\alpha_{12}} + \frac{\alpha_{11}}{\alpha_{12}} x_1 \quad (3)$$

egyenes megfelelő szakasza (13.TA18/2. ábra).

Az x_2 nullklína esetében (2)-ből a jobboldal második tényezőjének 0-vá tételével adódik az

$$x_2 = -\frac{r_1}{\alpha_{12}} + \frac{\alpha_{11}}{\alpha_{12}} x_1 \quad (4)$$

egyenes (13.TA18/2. ábra).

A nullklínákon lévő **egyetlen lehetséges** (!) (x_1^*, x_2^*)

egyensúlyi pont: feltételezve, hogy $\alpha_{11}\alpha_{22} - \alpha_{12}\alpha_{21} \neq 0$ fennáll, (3)-ból és (4)-ből adódóan a két egyenes közös pontjának két koordinátája

$$x_1^* = \frac{r_1\alpha_{22} + r_2\alpha_{12}}{\alpha_{11}\alpha_{22} - \alpha_{12}\alpha_{21}}, \text{ és} \quad (5)$$

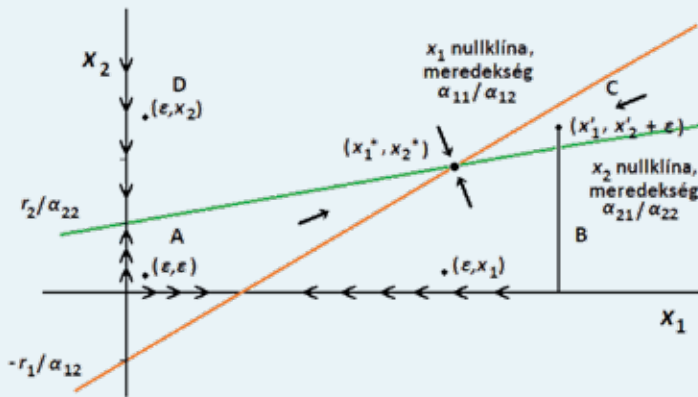
$$x_2^* = \frac{r_1\alpha_{21} + r_2\alpha_{11}}{\alpha_{11}\alpha_{22} - \alpha_{12}\alpha_{21}}. \quad (6)$$

Ahhoz, hogy a biológiai realitásnak megfelelően mindkét koordináta pozitív legyen, feltesszük, hogy

$$\alpha_{11}\alpha_{22} > \alpha_{12}\alpha_{21} \quad \alpha_{11}\alpha_{22} > \alpha_{12}\alpha_{21}. \quad (7)$$

(Vessük össze a koordinátákat a kompetíciós modellben szereplő megfelelő koordinátákkal.)

A deriváltak bizonyos tartományokon belüli előjeltartásáról a kompetíciós modell tárgyalásakor az ott mondottak természetesen itt is érvényesek. Ennek megfelelően a 13.TA18/2. ábrán



13.TA18/2. A kétfajú mutualista rendszer populációdinamikája a nullklínákkal és a metszéspontjukként adódó egyensúlyi ponttal. Az 1-es és a 2-es fajhoz tartozó nullklínát a narancssárga, illetve a zöld egyenes jelöli. A (x_1, x_2) fázissíkbeli iránymező pozitív síknegyedében van az (x_1^*, x_2^*) egyensúlyi pont. A tengelyeken lévő nyilak az adott faj egyedszámváltozásának lehetséges irányát jelölik. Például $(x_1', x_2' + \varepsilon)$ állapotból a második faj egyedszámának ε -nal növelésekor adódó állapotot jelzi. A, B, C, D a szövegben leírt állapot tartományok. További magyarázat a szövegben.

A, B, C és D-vel jelölt tartományoknak egy-egy pontjában elegendő vizsgálni a deriváltak előjelét. Nyilvánvalóan elegendő az (1), illetve (2) formula jobboldalának második tényezőjeként szereplő

$$r_1 - \alpha_{11}x_1 + \alpha_{12}x_2, \quad (8)$$

$$r_1 - \alpha_{11}x_1 + \alpha_{12}x_2 \quad (9)$$

mennyiségek előjelével foglalkoznunk.

Az (1) és (2) formulában szereplő dx_1/dt és dx_2/dt deriváltak az egyes tartományokban:

A tartomány: dx_1/dt és dx_2/dt egyaránt pozitív

B tartomány: dx_1/dt negatív és dx_2/dt pozitív

C tartomány: dx_1/dt és dx_2/dt egyaránt negatív

D tartomány: dx_1/dt pozitív és dx_2/dt negatív

Mindez már alapvetően meghatározza a két populáció egyedszámainak alakulását.

Vizonylag egyszerű számolással igazolható, hogy belső egyensúlyi pont (fixpont) létezése esetén az egyensúlyi pont a DER-nek stabil pontja, egyben csomópont.

Adott esetben hasznos lehet annak a körülménynek a kihasználása, hogy a nem csupán mutualista kapcsolatokkal rendelkező rendszerek egy részének stabilitási vizsgálata alkalmas esetben átjátszható mutualista rendszer vizsgálatára. Erre

lehetőség van akkor, ha a populáció két csoportra bontható úgy, hogy teljesül a következő: mindkét csoporton belül csakis mutualista kapcsolat áll fenn a populációk között, viszont a két csoport populációi között bizonyíthatóan csakis kompetíciós kapcsolat áll fenn.

13.TA18.3 Egy másfajta mutualizmus

Mutualizmusra fontos példa valamely faj foltokban élő részpopulációinak pozitív egymásra hatása, mutualista viselkedése. Erre mutatunk be példát.

Részpopulációkra gyakran érvényes logisztikus növekedési viszonyokból indulunk ki. Az adott faj első, illetve második élőhelyfoltbeli x_1 , illetve x_2 egyedszámának időbeli változására álljon fenn:

$$\frac{dx_1}{dt} = x_1(r_1 - h_1x_1) = r_1x_1 - h_1x_1^2 \quad x_1 > 0$$

$$\frac{dx_2}{dt} = x_2(r_2 - h_2x_2) = r_2x_2 - h_2x_2^2 \quad x_2 > 0.$$

A megszokottól (vö. a (2) formulával) eltérően tegyük fel, hogy r_1 és r_2 negatív (és a $t=0$ -beli $x_1(0)$ és $x_2(0)$ kezdőérték ezeknél természetesen nagyobb). Ekkor a logisztikus modellnek megfelelően monoton egyedszámcsökkenésről van szó (vö. 4.TA5.2.2).

A modell r_1 és r_2 negatív volta ellenére korrekt, bár ritkán alkalmazzák. A modellt kiegészítjük a másik élőhelyfoltból történő folyamatos **immigráció** mozzanatával, amennyiben a növekedési ütemet a másik foltbeli egyedszámmal egyenesen arányos $k_{12}x_2$, illetve $k_{21}x_1$ taggal növeljük ($k_{12}, k_{21}, k_{12}, k_{21} > 0$). Ekkor a következő nemlineáris DER-hez jutunk:

$$\frac{dx_1}{dt} = r_1x_1 - h_1x_1^2 + k_{12}x_2 \quad \text{és}$$

$$\frac{dx_2}{dt} = r_2x_2 - h_2x_2^2 + k_{21}x_1.$$

Vizsgáljuk a foltok egymást „kisegítő” szerepét arra az esetre, amikor a két folt populációja a kihaláshoz közeli állapotba sodródik: $(x_1, x_2) \approx (0, 0)$. Kimutatható, hogy $r_1r_2 > k_{12}k_{21}$ esetén mutualisztikus kapcsolat révén $(0, 0)$ stabil csomópont. Viszont $r_1r_2 < k_{12}k_{21}$ esetén $(0, 0)$ instabil csomópont. Utóbbi esetben viszont a két részpopuláció együttese a mutualizmus révén nem hal ki.

Detritivoria

14.1 Bevezetés.....	315
14.2 Ökológiai sztöchiometria a lebontásban.....	316
14.3 A lebontó szervezetek és fogyasztóik.....	316
14.3.1 Detritivorok.....	318
14.3.2 Baktériumok és gombák.....	319
14.3.3 Mikrobivorok.....	319
14.4 Az elhalt szerves anyag lebomlása a szárazföldi ökoszisztémákban.....	320
14.4.1 Tápanyagok visszaszállítása a lombavar képződése előtt.....	321
14.4.2 A biotikus lebontás lépései.....	322
14.4.2.1 Intermedier vegyületek keletkezésével járó enzimatis oxidáció.....	322
14.4.2.2 A szerves anyagok keletkezése (mineralizáció).....	322
14.4.2.3 Humusz képződése.....	323
14.4.3 Új szemlélet a talajformálódásban.....	324
14.4.4 A lebomlási állandó.....	324
14.4.5 A lebomlást befolyásoló tényezők.....	325
14.4.6 A detritivorok és a mikroflóra relatív szerepe.....	325
14.4.7 A dekomponálók, detritivorok és forrásaik kémiai összetétele.....	326
14.5 Az elhalt szerves anyag lebomlása vízi ökoszisztémákban.....	326
14.6 A lebontásra kerülő anyag.....	328
14.6.1 Növényi detritusz fogyasztása.....	328
14.6.2 Táplálkozás ürülékkel (koprofágia).....	328
14.6.3 Táplálkozás állati tetemekkel (nekrofágia).....	330
14.7 Kölcsönhatások a szerves anyagot termelő, fogyasztó és a lebontó szervezetek között.....	330
14.7.1 A primer producensek és a lebontásban részt vevő funkcionális csoportok kapcsolata.....	330
14.7.2 Herbivorok hatása a lebontási folyamatra.....	330
14.8 A lebontó trofikus rendszer jellegzetességei.....	331
Támogató anyagok	
14.TA1 Abiotikus lebomlás.....	332
14.TA2 Immobilizáció.....	333
14.TA3 A makromolekulák lebomlása.....	333
14.TA3.1 A lignin jelentősége.....	334
14.TA4 A mikorrhizák lebontó tevékenysége.....	334
14.TA5 Bruttó és nettó nitrogén mineralizáció.....	335
14.TA6 Globális és regionális trendek a lebontásban.....	335
14.TA6.1 A lebontás globális és regionális vonásai.....	335
14.TA6.2 A mikrobiális biomasza globális eloszlása.....	336
14.TA7 Az evapotranspiráció és az N-elérhetőség szerepe a lebontásban.....	336
14.TA8 Gerinces és gerinctelen herbivorok és a lebontási folyamat.....	337
14.TA8.1 A legelés ellentétes hatásai.....	339
14.TA9 Elhalt heterotrof szervezetek lebomlási folyamata.....	339
14.TA10 Specializáció a koprofágiában.....	340
14.TA11 Nekrofágia.....	341
14.TA11.1 Nekrofágia a vízben.....	342
14.TA12 A földgiliszták szerepe a szerves anyag lebontásában.....	342
14.TA13 Növényi másodlagos anyagcseretermékek és a lebontás.....	343
14.TA14 A fajgazdagság és a lebontás kapcsolata.....	344
14.TA15 Az avarlebomlás és az ökoszisztéma szintű folyamatok kapcsolata.....	345
14.TA16 Kaszkádok a lebontó rendszerekben.....	346

14.1 BEVEZETÉS

Ebben a fejezetben azokról a szervezetekről lesz szó, amelyek elhalt növényi és állati anyagokon élnek, azokat lebontják és eközben a lekötött energiát felszabadítják és felhasználják, és a szerves anyagokat a mineralizáció útján visszairányítják az anyagkörforgalomba. **(A mineralizáció a szerves anyag szervesen összetevőkre történő lebontása.)** A folyamat végső termékei a CO₂, H₂O, légzési hő és szervesen lebontott anyagok. A lebontási folyamat mindenféle szerves anyagra vonatkozik, pusztán a folyamat gyorsasága tér el. A témával nemcsak azért szükséges kiemelten foglalkoznunk, mert a folyamatban részt vevő szervezetek jelentősége óriási a földi élet szempontjából, hanem azért is, mert a róluk kialakult szemléletmód erőteljesen megváltozott az elmúlt évtizedek során. A témával foglalkozó tudósok felismerték, hogy alapvető a lebontók szerepe a táplálkozási hálózatok szerveződésében, működésében és stabilitásában tekintetben. (A táplálkozási hálózatban játszott funkcióik leírását lásd a 14.8 pontban és részletesebben a közösségökológiai fejezetekben.)

Az elhalt szerves anyag lebontásában részt vevő szervezetek a **detritivorok** (ide az elhalt szerves anyagot daraboló, fogyasztó és részben lebontó állatfajok tartoznak) és a **dekomponálók** (a feldarabolt szerves anyagot mineralizáló baktériumok és gombák). Az előbbiek közé sorolhatók például az afrikai szavannán elpusztult nagytestű herbivor tetemét eltakarító dögevő keselyűk („scavenger”-ek) és a talajra lehullott növényi részt feldaraboló ászkarák egyaránt. A darabolás, felaprítás során keletkezett szerves törmelék **detritusznak** nevezzük. A tetemet fogyasztó szervezeteket nevezhetjük **nekrofágoknak** [necros görögül halott, a szóösszetételben szereplő **-fág** szórész, a görög phagein (= enni) szónak felel meg], ezeken belül megkülönböztethetők **zoonekrofágok** és **fitonekrofágok**. Az ürülék fogyasztókat **koprofágoknak** hívjuk. Általánosságban az ilyen szervezeteket korhadékfogyasztóknak, **szaprofágoknak** (sapos görögül korhadék) nevezhetjük.

A magyar szakirodalomban először Balogh (1953) használta a dekomponáló megjelölést a lebontásra, de más, hasonló tartalmú kifejezések is előfordulnak a korábbi ökológiai munkákban: például **energiafelszabadító**, **lebontó**, **reducens**. Szelényi (1956) az **interkaláris** (= eltakarító) kifejezést alkalmazta ugyanerre a funkcióra. Gere (1982) az elhalt anyagokat fogyasztó élőlényeket, mivel a holt anyag egy részét ismét felvehető anyagokká alakítják, **visszaszerző** (rekuperáns) szervezeteknek nevezte.

A lebontó szervezetek alapvetően eltérő kapcsolatot jelentenek az eddig tárgyaltakhoz képest. A legfontosabb elkülönítő szempont az, hogy a herbivorok, predátorok, parazitoidok mind közvetlen módon hatnak az általuk fogyasztott táplálékforrás mennyiségére és a megújulási sebességére, amit használnak. Ezzel szemben a lebontó szervezetek erre nem képesek! Teljes mértékben attól függenek, hogy milyen sebességgel válik **elérhetővé** számukra a forrás, az elhalt növényi vagy állati szerves anyag. Éppen e függőségi állapot miatt nevezték el a

kapcsolatot **„forrás által szabályozott” (donor-kontrollált) viszonyoknak, vagyis a forrás meghatározza a rajta élő szervezetek számát, de ezek nem képesek a forrás elérhetőségét szabályozni.** [A „donor” (= adó, aki ad) kifejezés a latin dono = adok igéből származik.] A lebontó rendszer sajátossága, hogy **direkt negatív visszacsatolás (4.TA2) nem működik** benne. Ugyanakkor a lebontó szervezetek **indirekt** úton nagyon is befolyásolják a források elérhetőségét. A detritusból származó táplálék a növényi produktivitásra rendkívül nagy hatással van. Modellek azt mutatják, hogy 10%-os csökkenés a detritusz mennyiségében 50%-os csökkenést okoz a növényi produktumban, a biomasszában (DeAngelis 1992). A lebontó szervezetek a tápanyagok körforgása kapcsán alapvetően fontos tevékenységet végeznek, mert a primer produkció lehetőségét teremtik meg, amelynek szintjétől minden más élő szervezet függ. Természetesen ez egy bonyolult folyamat. Amennyiben valamilyen kapcsolatrendszer-típusba szeretnénk besorolni a növények és a lebontó rendszer viszonyát, akkor azt **közvetett kölcsönösségként** (indirekt mutualizmus) jelölhetnénk, mert a daraboló és lebontó szervezetek a növényi élethez nélkülözhetetlen táplálékokat állítanak elő, azonban kapcsolatuk a növényekkel nem közvetlen, hanem a mineralizáció közvetíti azt.

Egy további lényeges elkülönítő bélyeg az eddigi kapcsolatrendszerektől, amelyeknek a dinamikáját a klasszikus Lotka–Volterra egyenletekkel jellemeztük (pl. a 9. fejezet), hogy a forrás által szabályozott rendszerek különösen **stabilak**, és ez a stabilitás fokozódik a kapcsolatban résztvevő szervezetek számának növekedésével (20.3.1). A donor-kontrolláltság nagy jelentőségű a táplálkozási hálózatok működésében is.

A lebontás minden szerves anyagot érint: beleértve a kitint (rovarok külső váza, gombatestek), ürülék és a kültakaró részeit (toll, szaru, szőr, köröm). Utóbbiakra gyakran lebontó szervezetek specializálódnak, mint például a háztartásokban jelenlévő tizedmilliméter méretű háziatkák (pl. a *Dermatophagoides pteronyssinus*), melyek a levált emberi bőrdarabkákat és más

szerves anyagot fogyasztanak és mintegy 20 fajuk ismeretes, vagy a keratin bontására képes Dermestidae (porvafélék) családba tartozó bogárfajok. Az elhaló részek folyamatos termelődésének tipikus példái a moduláris szervezetek moduljai, például lehulló lomb, ágak stb., amelyek így a detritusz alapvető forrását jelentik. A szerves anyag lebontása minden élettérben (szárazföldi, vízi, de még atmoszferikusban is) zajlik. Általában a föld feletti



14/1. kép. Háziatkák (*Dermatophagoides pteronyssinus*, Pyroglyphidae)
© G San Martin



14/2. kép. Múzeumbogár (*Anthrenus verbasci*, Dermestidae) lárvája
© André Karwarh



14/3. kép. Közönséges porva (*Dermestes lardarius*, Dermestidae) imágója
© André Karwath

szervezetek nem vesznek részt, és a **biotikus**, amelyben részt vesznek ilyenek. A fejezet további részében az utóbbiak jelentőségével foglalkozunk.

14.2 ÖKOLÓGIAI SZTÖCHIOMETRIA A LEBONTÁSBAN

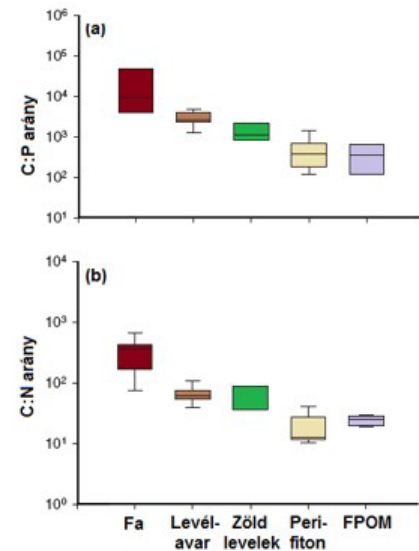
Mint azt az 1. fejezetben tárgyaltuk, az ökológiai sztöchiometria (1.TA3) egy olyan koncepcionális keret, amelyben az energia és az elemek egyensúlya befolyásolja az élőlényeket és viszont. A tápanyagok sztöchiometriai arányaival összefüggő kényszerek lényeges hatással vannak a lebontó szervezetek tevékenységére is (Hessen és mtsai 2004). A lebontás kezdetén jelentkező abundanciális változás nem egyformán érinti a mikrogomba- és a baktériumfajokat. A gombák magas C és alacsony N, a baktériumok viszont az állati szövethez hasonló C:N és N:P tömegarányokkal rendelkeznek. Ezek a sajátosságok igen fontosak abban a tekintetben, hogy a növényi szövet rendkívül magas szén-, és jóval alacsonyabb nitrogén-, valamint még alacsonyabb foszfortartalma ellenére a lebontás eredményeként keletkező talaj közelíti a heterotrof szervezetekre jellemző C:N (10:1) arányt. Amennyiben a lebontandó anyag (pl. állati tetem) C:N és N:P sztöchiometriai arányai lehetővé teszik, akkor még nagyobb bakteriális biomassza képződhet az extra N-mennyiség következtében. A dekomponálás megkülönböztető vonása, hogy ún. **töréspontok**, vagy **lépcsők** közbeiktatásával működik. Ez azt jelenti, hogy a szervezetek olyan anyagon kezdenek a növényi anyag lebontásához, amely gazdag C-ben és szegény N-ben és P-ben, azaz az utóbbiak limitálnak. [Ezért indokolt nitrogéntartalmú műtrágya kiszórása, ha nagy mennyiségű anyagot (szalmát, kukoricaszárat) szántanak be.] A szubsztrát bontása során a lebontók elsősorban az N-t és P-t veszik fel, a C legnagyobb része a környezetben marad, mindaddig, míg ez utóbbi, vagyis a C válik limitálónak. Ekkor az N és a P marad a környezetben. Ezen a ponton az N és P (valamint más elemek is) már elérhetővé válnak a növények számára is! Az említett lépcsők sztöchiometriailag is jól definiálhatók.

A vízi környezetben ugyanazok a szabályok érvényesek, mint a szárazföldi rendszerekben. A vízi gerinctelen detritivorok között meghatározott különbség van a C:N:P arányban (pl. rákok:

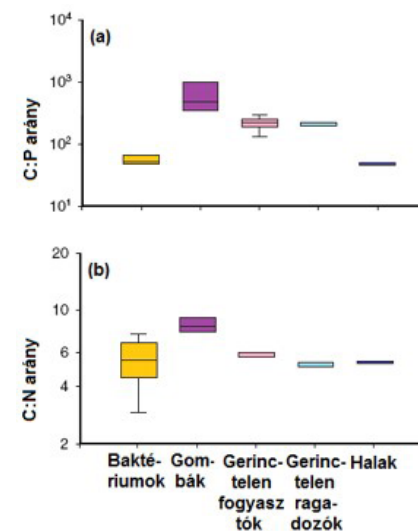
elhalt szerves anyag képződése a szembetűnő, de tudnunk kell, hogy a föld alatti lebontható szerves anyag mennyisége (elhalt gyökerek, gombafonalak és kémiai anyagok a gyökérszónából stb.) esetenként jóval nagyobb az előbbinél.

Kétféle lebontási folyamatot különböztetünk meg: az **abiotikus** (14.TA1), melyben élő szervezetek nem vesznek részt, és a **biotikus**, amelyben részt vesznek ilyenek. A fejezet további részében az utóbbiak jelentőségével foglalkozunk.

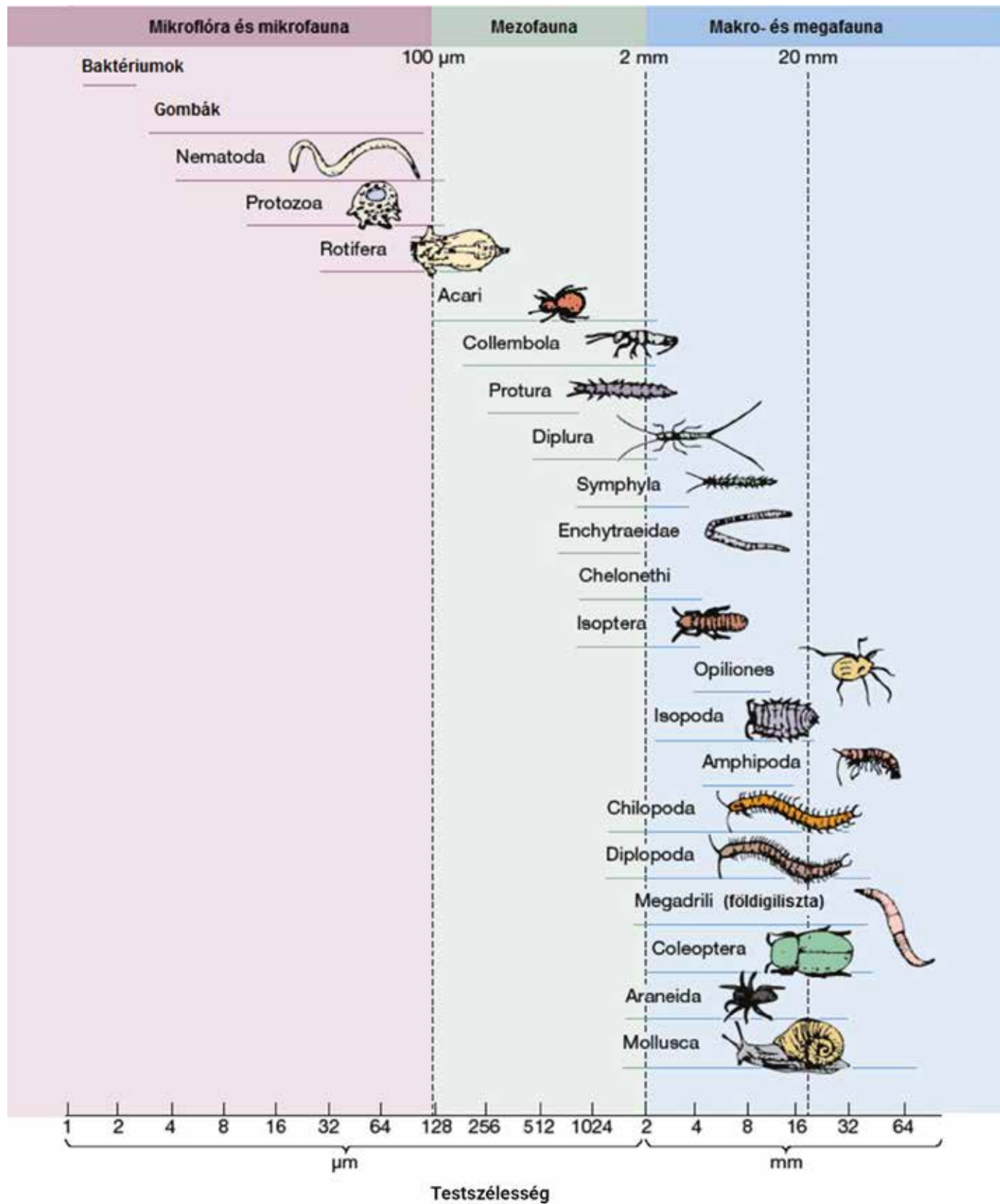
35:7,4:0,94, rovarok: 48:10:0,56, puhatestűek: 42:9,6:0,81) között. Emiatt az egyes csoportok vízi élet térben jelentkező dominanciája visszahat a víztest tápanyagdinamikájára. A perifiton hatása a C:P sztöchiometriára viszont csekély. Ezzel ellentétben, a bentikusan megjelenő, de **külső térből** (pl. egy patak fölé hajló fáról) **származó (allochton) szerves anyag** jelentősége igen nagy. A vízbe jutó avar C:tápanyag (tápanyag = N, P és más elemeket jelent) aránya még a perifitonhoz képest is igen magas. Az ebből képzett finom szemcsés szerves anyag (FPOM) fontos forrás. Az allochton szerves anyag C:P aránya 4000-ról 350-re, a C:N arány pedig 70-ről 25-re csökken, miközben a részecskeméret >4 mm-ről <125 µm-re csökken darabolódás következtében. A fogyasztók elemösszetétele kisebb variabilitást mutat, mint a forrásaiké. Nagyobb az N- és P-tartalmuk, mint a környezeté, így egyensúlyhiány keletkezik. Míg a növényi eredetű szerves anyag C:N és C:P arányai a 14/1. ábra szerinti felsorolásban egyaránt csökkenő tendenciát mutatnak, addig a lebontásban résztvevő szervezetek, valamint azok ragadozói majdnem azonos arányokkal rendelkeznek (14/2. ábra) (Frost és mtsai 2005, Cross és mtsai 2005).



14/1. ábra. Édesvízi környezetben a vízbe jutó allochton szerves anyagok (a) C:N és (b) C:P arányai. A különböző színű hasábokban látható vonalak a mediánt, a hasábok alsó és felső széle a 10 és 25%-os, a függőleges vonalak a 75 és 90%-os adattartományt jelölik. FPOM= finom szemcsés szerves anyag, C= szén, P= foszfor és N= nitrogén [Cross és mtsai (2005) nyomán módosítva].



14/2. ábra. Édesvízi környezetben aktív lebontó és az azokat fogyasztó gerinctelen és gerincesfajok C:N és C:P arányai. A (b) ábrán a függőleges tengely logaritmikus beosztású. A jelölések mint a 14/1. ábrán [Cross és mtsai (2005) nyomán módosítva].



14/3. ábra. Az elhalt szerves anyagot lebontó táplálkozási hálózatban résztvevő szervezetek méret szerinti csoportosítása [Swift és mtsai (1979) nyomán módosítva].

14.3 A LEBONTÓ SZERVEZETEK ÉS FOGYASZTÓIK

14.3.1 Detritivorok

A detritivorok az elhalt szerves anyagot feldaraboló és táplálékként fogyasztó (részben lebontó) állati szervezetek. Taxonómiai szempontból nagyon változatos csoport.

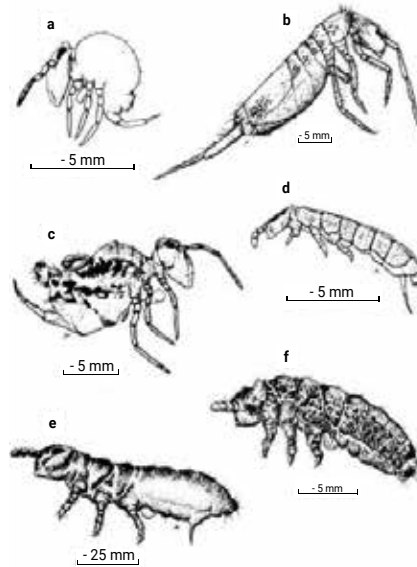
Hasonló testméretű, de taxonómiailag eltérő szervezetek egy-egy csoportba vonhatók össze. A testméret azért fontos, mert meghatározza a forrás fizikai méretét, amellyel a szervezet táplálkozni képes.

A szárazföldi detritivorok a következő méretosztályokba sorolhatók testszélességüket tekintve (14/3. ábra):

- **mikrofauna**, amely protozoákat, nematódákat és kerekesszeregeket foglal magában 100 μm határig,
- **mezofauna**, melynek tagjai atkák (Acari, pl. páncélos atkák [Oribatidae]), ugróvillások (Collembola, 14/4. ábra) és televényférgek (Enchytraeidae) 100 μm és 2 mm között,
- **makrofauna** 2 mm testméret felett. Ide tartoznak az ászkarakok (Isopoda), iker-szelvényesek (Diplopoda), földigiliszták (Annelida), néhány csigafaj (Gastropoda), a lacsonyabbrendű rovarok (Protura, Diplura stb.), kétszárnyúak (Diptera, főleg lárváik) és bogarak (Coleoptera),
- **megafauna**, amely a 20 mm feletti testszélességű állatfajokat tartalmazza. Egyes földigilisztafajok, mint például az ausztráliai óriásgiliszta (*Megascolides australis*), a 3 méteres hosszúságot is elérhetik, de az Erdélyi-szigethegységben is található egy földigilisztafaj, amelynek hosszúsága megközelíti az egy métert.

Mindegyik fenti élőlénynek szerepe van a növényi anyag kezdeti feldarabolásában, a detritusz szétosztásában és a talaj-szerkezet kialakításában.

Az egyes detritivor méretosztályok előfordulási gyakorisága változik a **klimatikus zónák** szerint. A rövid vegetációs periódusú tajga erdők és a tundra szerves anyagban nagyon gazdag talajában a mikrofauna a domináló. Északról dél felé haladva a lebontó szervezetek biomasszája egyre növekszik és arányaik is



14/4. ábra. A detrituszon és gombahízákon élő mezofauna nagy tömegben előforduló csoportjának, az ugróvillásoknak (Collembola) néhány jellegzetes képviselője: a. *Sphaeridia* sp. (Sminthuridae), b. *Corynephoria absoloni* (Sminthuridae), c. *Acanthocyrtus* sp. (Entomobryidae), d. *Folsomia* sp. (Isotomidae), e. *Setanodosa* sp. (Neanuridae), f. *Xenylla* sp. (Hypogastruridae) [Somme (1995) nyomán módosítva].

a különféle eredetű feldarabolt szerves anyagot egymással és a talajjal is összekeverik és közben a levegő bejutását és a víz mozgását lehetővé teszik. A detritivorok, miközben kisebb részekre aprítják az elhalt szerves anyagot, annak fogyasztásával maguk is bontják és ürüklükük által további bontásra teszik hozzáférhetővé, elsősorban a mikrobiális szervezetek számára. A **detritusz** (pl. a lehullott és részben feldarabolt avar) azonban nemcsak táplálék, hanem egyben élőhely is, rejtőzködési és szaporodási hely, amely annak szerkezetét és az életfeltételeket (nedvesség, fény, hőmérséklet stb.) lényegesen befolyásolja. Ebben a közegben él és szaporodik a lebontó közösség jelentős része, illetve ide lépnek be olyan ragadozók, melyek detritivorokat fogyasztanak, valamint paraziták, melyekről még nagyon kevés ismerettel rendelkezünk.

A detritivorok minden élőhelyen nagy számban fordulnak elő. Például a mérsékelt égövi erdőtalaj egy négyzetmétere 1000 detritivor **állatfajt** is tartalmazhat, amelyben a fonálférgek és protozoák **egyedszáma** 10 millió is lehet, és kb. 50 ezer egyéb gerinctelen egyed található még. A trópusokon a földigiliszták biomasszája a 250 g nedves tömeg/ m^2 értéket is eléri (Waring és Schlesinger 1985).

módosulnak. A mérsékelt égövi zónában, amely a legnagyobb mélységű talajjal rendelkezik, a mezofauna tagjai aktívak. A trópusi talaj mikrofaunát alig tartalmaz, de rendkívül gazdag mikrogomba fajokban és az általuk lebontott szerves anyag újra-felvétele igen gyors. A sekély, szerves anyagban szegény és nedves trópusi talajok főként a makrofauna tevékenységével jellemezhető.

A talajban élő nagyobb méretű detritivorok (pl. az ún. anóciikus földigilisztafajok, amelyek mély járatokat készítenek, de táplálkozni a felszínre jönnek)



14/4. kép. Páncélos talajatka (Oribatidae)
© T Barbin



14/5. kép. Televényféreg (Enchytraeidae)
Fotó: Dózsa-Farkas Klára



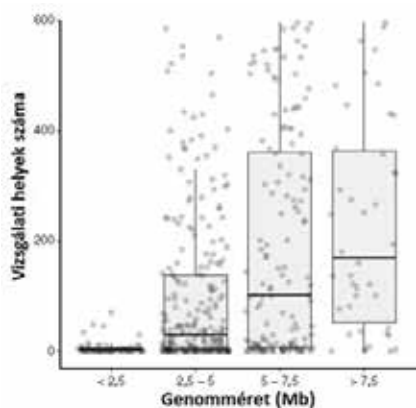
14/6. kép. Anóciikus gilisztafaj (*Lumbricus* sp., Lumbricidae)
© M Shepherd

A lebontó szervezetek jellegzetes vonása a szerény **diszperziós** képesség, ezért a távolabbi területekre gyakran passzív módon (pl. talajatkák széllel) jutnak el. Emiatt genetikailag jól elkülönülő populációk élhetnek egymás szomszédságában. Ha a **génáramlás csekély**, fennállhat a beltenyésztes leromlás lehetősége is (5. fejezet). Ezt a problémakört vizsgálva felmérték a földigiliszták, ugróvillások és ászkarákok egyes populációinak genetikai heterogenitását. A földigilisztáknál 20 km távolságig mérték hasonló



14/7. kép. Gömbugróvillásfaj (Collembola)
Fotó: Deli Tamás

genetikai vonásokat, 70 km-nél távolabbi populációk már jelentősebb genetikai eltérést mutattak. Az ugróvillásfajok genetikai eltérése jelentős lehet az egyes földrajzi helyek között, ami elsősorban az interglaciális időszakok alatti újbóli kolonizációval függhet össze. Az *Orchesella cincta* ugróvillás esetében egymástól 60 km távolságra lévő populációk között már érzékelhető genetikai különbségek voltak. Az ászkarák diszperziója, főleg a passzív terjedés miatt, napi 60-90 m is lehet, ami a populációk genetikai elkülönülése ellen hat. A nagy populáció méretek, az intenzív génáramlás következtében, tovább csökkentették a lokális adaptációk kialakulását (Costa és mtsai 2013). Hasonló vizsgálatokat baktériumokon is végeztek. A lebontásban részt vevő baktériumok sem találhatók meg minden talajtípusban egyenletesen annak ellenére, hogy óriási metabolikus és genomikus változatossággal rendelkeznek még az ugyanazon genusba tartozó fajok is. A horizontális génátvitel pedig kapcsolatot teremt távoli populációk között is. Például az elterjedtségüket célzó egyik molekuláris genetikai vizsgálatban 596 helyen vettek talajmintát egy 3,4 km²-es területről és ebből kb. 124 ezer „taxonómiai egységet” (OTU-t, azaz Operational Taxonomic Unit) határoztak meg. Ezek közül azonban csak kb. 500 esetében sikerült megfelelő genomikait



14/5. ábra. Talajlakó és lebontásban résztvevő kis genomméretű baktériumok szűk elterjedésűek (csak néhány vizsgálati helyről kerültek elő), míg a nagy genomméretűek szélesebb elterjedést mutatnak (számos vizsgálati helyről kerültek elő). A szürke pontok az adatokat, a vastag vízszintes vonal az mediánt, a téglalap alsó és felső oldala pedig a kvartilis értékeket mutatja. Mb = megabázis, 10⁶ bázis. [Barberán és mtsai (2014) nyomán módosítva].

információt kinyerni. Azt találták, hogy a nagyobb genommal rendelkező baktériumok több mintavételi helyen fordultak elő (14/5. ábra) (Barberán és mtsai 2014).

14.3.2 Baktériumok és gombák

Amennyiben a nagyobb testű lebontók nem távolítják el azonnal az elpusztult állati vagy növényi szervezeteket, akkor az első megtelepedők a mindenütt jelen lévő **baktériumok** és **gombák**. A baktériumok főként a cukrokat és aminosavakat hasznosítják, és általában nem rendelkeznek azokkal az enzimekkel, amelyek a cellulóz, lignin, kitin, keratin stb. lebontásához szükségesek. Azonban ezekre az anyagokra specializált baktériumfajok is jelen lehetnek a környezetben.

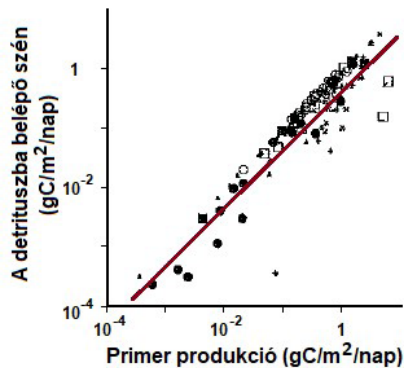
A *Penicillium*, *Mucor* és *Rhizopus* típusú penészgombák a korai kolonizációs fázis tagjai, a baktériumokkal együtt opportunisták, *r*-stratégisták (5. fejezet), melyek rendszerint jelentős populációnövekedést mutatnak az elpusztult szervezeten. A forrás kimerülése után viszont ezek a populációk összeomlanak és kitartó képleteket képeznek, amelyek egy újabb kolonizációs lehetőség esetében aktiválódnak ismét. Az avarbontó gombák (*Mycena*, *Marasmius* és *Collybia* genusok fajtái) elsősorban a levélfelület erózióját végzik, és még nem hatolnak be a levélszövetbe. A specializált gombák sokszor már a növényen bontani kezdik az elhalt részeket.

A baktériumok faj- és egyedszáma igen nagy. Becslések szerint a talajokban 10²-10⁶ mikrobafaj/1 g talaj fordul elő a különböző biomokban (Bickel és Or 2020), a Földön előforduló mikrobafajok száma pedig elérheti a 2-3 milliót, azonban a faj definíciója a mikrobára nézve jelentős bizonytalansági tényező. Az eloszlásuk és abundanciájuk erősen aggregált (foltos), ami megnehezíti a pontos felméréseket (Coleman és mtsai 2004). Mikrogombák esetében hasonló a helyzet. A talaj mikroheterogenitása valószínűleg kedvez a specializációnak, de a diverzitást növelő valódi okokat nem ismerjük. A macarthuri értelemben vett fajelrendezés (2.2.2) nagyon szoros, a legtöbb faj generalista, ezért táplálkozásokban jelentős átfedések lehetnek.

14.3.3 Mikrobivorok

A **mikrobivorok** olyan szervezetek, melyek a **mikroflórát fogyasztják, vagyis a dekomponálásban résztvevő baktériumokkal és mikrogombákkal táplálkoznak**. Általában szabadon élő amőbák, fonálférgék, talajatkák és túlnyomóan ugróvillásfajok (Collembola), melyek főleg a mikrogombák hifáit és termőtesteit legelik, azonban bomló szervesanyagot is fogyasztanak. Az ugróvillások és talajatkák száma négyzetméterenként a 100 ezret is elérheti.

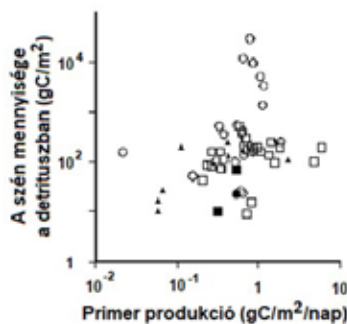
14.4 AZ ELHALT SZERVES ANYAG LEBOMLÁSA A SZÁRAZFÖLDI ÖKOSZISZTÉMÁKBAN



14/6. ábra. A primer produkció szoros allometrikus korrelációban van a detritusba belépő szén (C) mennyiségével. Az ábra a vízi élőhelyek (pl. tengeri és édesvízi bentikus régió), és a szárazföldi területek (pl. szavannák, erdők) adatait együttesen tartalmazza. Mindkétengely logaritmizált beosztású [Cebrián és Duarte (1995) nyomán módosítva]

szától (primer produktumtól) függ, amellyel szoros lineáris összefüggésben van (14/6. ábra), ugyanakkor a detritusz aktuális C-tartalmának tömege nem függ a primer produktótól (14/7. ábra) (Cebrián és Duarte 1995) és a kicserélődés sebességével sem. Ez egyben a donor-kontrolltság tipikus példája, mert arra utal, hogy alapvetően a növényi produkció határozza meg a lebontók számára elérhető detritusz mennyiségét, a lebontók ezt nem képesek közvetlenül befolyásolni. A primer produktumnak átlagosan kb. 56%-a jut a detritusba (ez függ a közösség típusától és produktójától). Minél nagyobb a növények növekedési sebessége és a fajkicserélődés, annál kisebb a detritusz C-tömege. A tapasztalat szerint ebben az is közrejátszhat, hogy a gyorsan növekedő fajok tápanyagban gazdag és gyorsan bomló avart képeznek. Az avar a legfontosabb és legnagyobb tömegben keletkező elhalt szerves anyag.

Nemcsak levele-eredetű avart foglal magában, mert ez egy összefoglaló fogalom: ide tartozik a



14/7. ábra. A primer produkció mértéke nem mutat szoros kapcsolatot a detritusban található aktuális szén (C) mennyiségével. A produkció és a C-tömeg között több nagyságrendi eltérés van. Mindkétengely logaritmizált beosztású [Cebrián és Duarte (1995) nyomán módosítva].

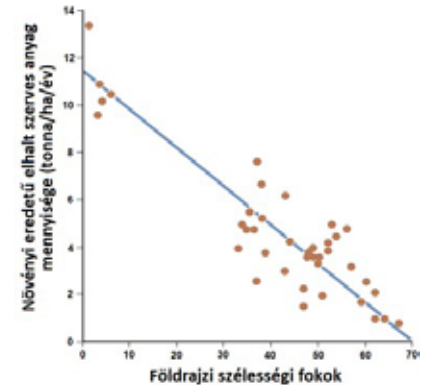
Egy közösségben a szerves szénvegyületek legfontosabb tárolási módja a növényi **detritusz**, amely az ugyanott található **élő növényi anyag tömegének akár háromszorosát is kiteheti**. A detritusz mennyisége azonban biomok szerint változik, például a trópusi közösségekben rendkívül alacsony. A detritusz C-fluxusa (azaz az időegység alatt a detritusba jutott szén mennyisége) elsődlegesen a keletkező növényi biomassz-

levél, gyümölcs, virág, kéreg, ágak, rügypikkelyek és egyéb kisebb méretű szerves anyag.

A detritusz másik összetevője az elpusztult állati testek, a heterotrof szervezetek szerves anyaga. Ennek mennyisége szinte elhanyagolható a detritusba kerülő növényi biomasszához képest és jelentősége is más (14.6.3).

A **keletkező** elhalt növényi anyag mennyisége a szélességi fokok mentén észak felé haladva csökken (14/8. ábra). Magyarországi fafajok avarprodukcíójára az 14/1. táblázat közöl adatokat.

Az előbbi ábrákon látható trenddel éppen ellentétes a különböző biomokban a **talajban** és annak **felszínén** felhalmozódó szerves anyag mennyisége (14/2. táblázat). A variációs koefficiensek értékeiből azonban látható, hogy az adatok igen széles sávban mozognak, ami elsősorban a biomok jelentősen eltérő talajréteg vastagságának tulajdonítható. A nem



14/8. ábra. A növényi eredetű elhalt szerves anyag mennyisége csökken a földrajzi szélességi fokok mentén észak felé haladva. A pontok hat különböző biomban végzett mérésekből származnak [Bray és Gorham (1964) nyomán módosítva].

túl pontosbecslések ellenére úgy gondolják, hogy a detritusz C-tartalma eléri az élő vegetáció C-tartalmát (Schlesinger 1977, Kurihara és Kikkawa 1986). Az adatokból az is látható, hogy a trópusi területek felé haladva a lebontás egyre gyorsabb. A szerves

14/1. táblázat. Néhány magyarországi fafaj éves avarprodukcíója [Járó (1958) nyomán módosítva].

Fajnév	Lokalitás	Állomány életkora (év)	Avar (t/ha/év)
<i>Robinia pseudoacacia</i>	Gödöllő, Kunadacs	15–25	2,4–2,8
<i>Fagus silvatica</i>	Ugod, Gödöllő	25–80	2,5–4,1
<i>Alnus glutinosa</i>	Rétság	35–40	3,3
<i>Carpinus betulus</i>	Gödöllő, Rétság	25–40	2,6–3,3
<i>Tilia cordata</i>	Gödöllő	45	3,6
<i>Populus alba</i>	Érd	15–30	3,5–4,6
<i>Populus nigra</i>	Gödöllő	35	4,0
<i>Ulmus sp.</i>	Érd	40	4,9
<i>Betula sp.</i>	Kunadacs	30	3,6
<i>Quercus cerris</i>	Rétság, Gödöllő, Ugod, Kálló	35–83	2,7–3,8
<i>Quercus robur</i>	Kunadacs, Kálló	51–60	4,0–4,4
<i>Quercus rubra</i>	Rétság, Gödöllő	12–45	4,1–5,0

14/2. táblázat. A talajprofilban és a talajfelszínen található detritusztömeg szén-egyenértékben mért mennyisége, valamint a felhalmozódó szerves anyag tömege az egyes ökoszisztémákban. Az első oszlop értékei után a variációs koefficiensek (Vk) láthatók zárójelben [Schlesinger (1977), Kurihara és Kikkawa (1986)].

Öko-szisztéma	Talajban található detritusz átlagos tömege (tC/ha) (Vk%)	Talajfelszínen található detritusz tömege (tCx10 ³)	Talajfelszínen található szerves anyagtömege (t/ha/év)
Tundra és alpin	216 (68)	4,0	84
Tajga	149 (53)	24,0	30–45
Mérsékelt égövi erdei	118 (35)	14,5	15–30
Mérsékelt égövi füves puszta	192 (25)	1,8	6–12
Szubtrópusi	–	–	10
Trópusi erdei	104 (44)	3,6	2
Trópusi szavanna	37 (87)	1,5	–
Sivatagi bozótos	56 (38)	0,2	–
Mocsár és láp	686 (63)	2,5	–

anyag felhalmozódása ellenére meglepőnek tűnhet az állítás, hogy a lebontó szervezetek két forrás tekintetében is limitáltak: egyrészt a rendelkezésre álló elpusztult szerves anyag mennyiségét tekintve, másrészt a lebontott és mineralizált tápanyagokért folyó verseny eredményeként, mely a mikrobiális szervezetek között zajlik, ui. a tápanyagok korlátozottan elérhető saját növekedésükhöz (Daufresne és Loreau 2001). Ugyanezek a szerzők egy modellben azt is vizsgálták, hogy milyen körülmények között képesek a primer producensek és a dekomponálók együtt élni, miközben ugyanazon forrásokért kell vetélkedniük. A szerzők szerint ennek két feltétele van: (a) a primer produkció C-tartalma limitálja a dekomponálót, és (b) a primer produkció és a dekomponálók C:N és C:P aránya között kicsi kell legyen a különbség. Az első akkor teljesül, ha a lebontók hatékonyabban versengenek a tápanyagokért, mint a növények, mert így egy idő múlva a szén limitálónak válik számukra. A második pedig azt jelenti, hogy minél alacsonyabb a C és magasabb az N- vagy P-tartalom, annál gyorsabb lesz a lebontás és a folyamat ismétlődése. A versengés ellenére a lebontó szervezetek természetesen segítik a növényeket a tápanyagok megszerzésében az **immobilizáció**n keresztül (14.TA2).

A mérsékelt égövi lombhullató erdei ökoszisztémákban a lombavar mellett nagy mennyiségű **elhalt farész** (kidőlt törzsek, letört ágak, kéreg stb.) keletkezik (kb. 2 t/ha/év). A faegyeden lévő elhalt ágakon gombák telepednek meg [a Hymenomycetes

(termőréteges gombák) osztályába tartozó öt-hat gyakori faj] és a lebontási tevékenységük következtében az elhalt részek tömege kb. 8%-kal csökken egy év alatt, szárazanyag-tartalomra vetítve. Mikorra a fáról az elhalt részek lehullanak, ezeknek mintegy 40%-os tömegcsökkenése tapasztalható. A talajon évente további kb. 17%-nyi tömegvesztés jelentkezik lebomlás következtében. Ez elsősorban a faanyagban élő rovarlárvák és a járataikból szétterjedő gombafajok által keletkezik (Swift és mtsai 1976). Japánban, szubalpin fenyezőerdőkben a talajra hulló faanyag 10-500 t/ha/év között mozog. A lebontás során kezdetben ún. fehér, később barna, végül lágy rothadás mutatkozik, melyeket eltérő gombafajok okoznak szukcessziós folyamatban (Fukasawa és mtsai 2014). Az erdeifenyő (*Pinus silvestris*) előregedett tűleveleit már a növényen bontani kezdi a *Coniosporum* genusba tartozó gombafajok, de amikor a levél lehull, ez a gombafaj már nem található meg rajta. Ezt követően, a talaj felszínétől számított különböző mélységű rétegekben és összesen hét év alatt további 10 gombafaj folytatja a bontást. A hetedik év végére a tűlevelet már nem lehet felismerni és a biológiai aktivitás ebben a legelső, erősen savas rétegben jelentősen lecsökken. A lombhullató fák avarját először a makrofauna, elsősorban a földgiliszták és az ászkarák darabolják, illetve fogyasztják. A kisebb darabokon és az előbbiektől által kiürített anyagokon a mikro- és mezofauna tagjai táplálkoznak, egyidejűleg a mikrofóra tagjai is tevékenykednek.



14/8. kép. Szárazföldi ászkarák (Oniscidea, Isopoda)
Fotó: Deli Tamás

Sokszor azonban a véletlen határozza meg, hogy melyik lebontó szervezet hasznosítja elsőnek a szerves anyagot. A lebontás kezdetétől generalista és specialista mikrobafajok egyaránt jelen vannak. Például a vízbe hulló faleveleken specializált vízi gombák (Hyphomycetes) telepednek meg. A megfigyelő benyomása mégis az lehet, hogy a szerves anyag bontása minden tekintetben egyszerre megy végbe. Az állati sejtmembrán viszonylag könnyű átjárhatóságával szemben a növényi anyag lassabb lebomlásának oka a növényi sejtfal összetétele által képzett gátak. A makromolekulák lebontásának lépései a 14.TA3-ban ismertetjük.

14.4.1 Tápanyagok visszaszállítása a lombavar képződése előtt

Az avar képződése előtti időszakban zajló folyamatokat is figyelembe kell venni. Ezek közül kiemelkedő jelentőségű a még a növényen lévő levél tápanyagainak **visszaszívása**, ui. ez határozza meg azokat a különbségeket, amelyek a levél és levél-avar N és P koncentrációi és az élő anyagban mérhető C:N:P arányok között tapasztalhatók. Ezt a folyamatot a visszaszívási hatékonysággal jellemezhetjük, amely azt fejezi ki százalékosan, hogy a tápanyagok mekkora mennyiségét

képes a növény a levélből visszajuttatni különböző raktározó helyekre.

Tapasztalati tények alapján különböző fajok esetében a levelekben található tápanyagok visszaszívódnak az alábbi körülmények között (Zechmeister-Boltenstern és mtsai 2015):

- a növény tápanyagszegény talajon növekedik; ekkor a levél N- és P-tartalmának nagyobb része kerül vissza a növénybe;
- ha a talaj N-limitált, az N:P visszaszívási arány növekedik (vagyis több N-t szállít vissza a növény) és csökken, ha a talaj P-limitált;
- a lomb N:P visszaszívási aránya csökken a szélességi fokok mentén dél felé haladva, mert az évi csapadékmennyiség és a hőmérséklet növekedik, ami nagyon magas N:P arányú avar eredményez a trópusokon. A talaj is magasabb N:P arányt mutat idővel;
- az előbbi trend ellenére a P-t a növények globális léptéken erőteljesebben szívják vissza, mint az N-t és ez még fokozottabb tápanyaggazdag helyeken. Így a levelek N:P aránya kisebb lesz, de az avaré nagyobb.

Azok a növények, amelyek mikorrhiza kapcsolatban élnek, kevesebb N-t és P-t szívnek vissza, mert a tápanyagfelvételük hatékonyabb. Az N:P visszaszívási arány a trópusi erdőkben 0,6, a mérsékelt égövben 1-hez közeli. A visszaszívás a csapadék mennyiségével is összefüggésben áll: ha ez 500 mm-ről 4000 mm-re emelkedik, az avar N-tartalma 10-ről 15 mg/g-ra növekedik, viszont a P-tartalom 0,63-ról 0,32 mg/g-ra csökken.

Napjainkra széles körben elterjedt az a nézet, hogy a trópusi területek N-ben gazdag és P-ben szegény élőhelyek. A trópusi területeken belül azonban jelentős eltérések tapasztalhatók, ami a lombozati N:P arány fajsztű variabilitásának köszönhető. Townsend és mtsai (2007) 47 trópusi élőhelyen mérték meg a lombzat N:P arányát és azt találták, hogy a földrajzi szélességgel, valamint a csapadék mennyiségével nem mutat korrelációt. Volt kapcsolat viszont a talajtípusokkal, valamint a fajgazdagsággal, külön-külön. Ugyanakkor az arány variabilitása igen nagy volt és szerintük ez a növényi életmenet stratégiákat és a fiziológiai sajátosságokat tükrözi inkább és nem a környezeti faktorokat.

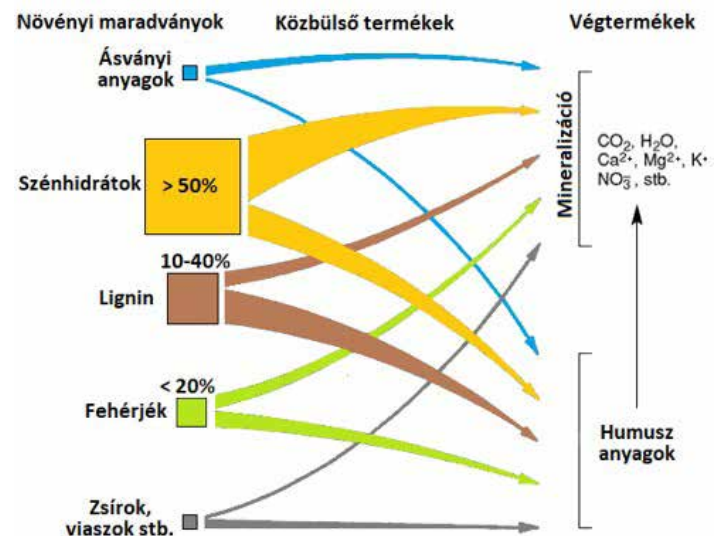
14.4.2 A biotikus lebontás lépései

14.4.2.1 Intermediér vegyületek keletkezésével járó enzimatis oxidáció

Amennyiben a talajban nincs jelen lényeges mennyiségű lebontható szerves anyag, akkor a mikrobiális abundancia alacsony. Ha megjelenik a lebontható szerves anyag, akkor a mikrobiális abundancia rövid idő alatt hatalmas mértékben megnövekedik. Generalista baktériumok, mikrogombák és aktinomicéták tevékenysége eredményeként a CO₂ termelés és

a hőmérséklet egyaránt megemelkedik. A szerves anyag jelentős potenciális energiával rendelkezik, amely vagy más vegyületek formájában kötődik le, vagy hő formájában távozik. A növényi szövet kb. 5 kcal/g (21 kJ/g) szárazanyagra számított potenciális hőtartalommal rendelkezik. Tapasztalati tény, hogy a megfelelő kompozitálással akár 60°C hőmérséklet is elérhető, amely azon kívül, hogy a gyommagvak inaktiválását okozhatja, fűtésre is felhasználható. Ennek az energiának a legnagyobb része a bomlás során hő formájában eltávozik.

Ebben az első stádiumban a szerves anyag jellegzetes „intermediér” vegyületeket tartalmaz, melyek ellenálló-képessége a további bontással szemben igen változó lehet. Az utóbbiak akár a talaj szerves anyagának felét is kitehetik, azonban ezek is lebomlanak, és anyagukat más mikrobák építik be testükbe. Ahogy a szerves anyag mennyisége csökken, lassan a mikrobák egyedszáma is visszaesik a korábbi alacsony szintre. Ez a folyamat az elpusztuló baktériumtömegeből származó, rendszerint jelentős mennyiségű nitrát és szulfát felszabadulásával jár. A keletkező anyag pedig jellegzetesen inkoherens szerkezetű, sötét színű, heterogén kolloidá alakul a lebomlás során képződött különböző szerves intermediérek újbóli polimerizálódásával, amit **humusznak** nevezünk (14/9. ábra). A humuszképzés kiinduló eleme a lignin



14/9. ábra. A mineralizációban és humuszképzésben részt vevő növényi eredetű anyagok százalékos megoszlása [Stefanovits és mtsai. (1999) nyomán módosítva].

degradációjából származó kinonok, melyek lemezszerűen egymáshoz kapcsolódva képezik a humuszanyagok vázát (Lásd részletesen: 14.4.2.3).

14.4.2.2 A szerves anyag keletkezése (mineralizáció)

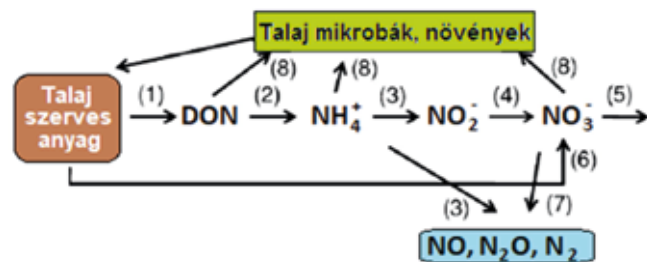
A biotikus lebontás második szakasza a **mineralizáció** („ásványosodás”), melynek során a szerves anyagból szerves anyag

keletkezik. A folyamatban a talajban élő szervezetek légzése globális becslés alapján, $68 \pm 4 \times 10^9$ tonna CO_2 -t szabadít fel évente (Coûteaux és mtsai 1995).

A lebontás folyamán a mikroszervezetek egyszerre végzik tápanyagok kibocsátását a környezetbe és az immobilizációt (lásd alább). Egyidejűleg intra- és extracelluláris mineralizáció zajlik. A nitrogén elsődleges forrása a talajba kerülő fehérje, amely legnagyobb részben növényi eredetű. A fehérjepolimerek lebontása (depolymerizációja) tehát kritikus folyamat. A kezdeti, még nem oldott formában jelen lévő N-tartalmú szerves anyagok depolymerizációja és hidrolízise a környezetbe juttatott exoenzimekkel (proteázokkal és foszfatázokkal) megy végbe. Mivel a proteáz és foszfatáz aktivitás és a detritusz C:N és C:P arány között nem található korreláció, a környezetbe kibocsátott exoenzimeket a továbbiakban nem a mikroflóra, hanem a szubsztrát elérhetősége szabályozza, amíg nem inaktíválódnak (Mooshammer és mtsai 2012).

A nitrogén mineralizációja több lépésben zajlik és az eredmény is más lehet eltérő feltételek mellett. A **mikroorganizmusok** bontási tevékenysége során exoenzimjeik segítségével általában először oldott szerves nitrogén (DON) keletkezik. A növények mikorrhizáik segítségével felvehetnek DON-t. A mikorrhizák többféle szerepet töltenek be a lebontásban (14. TA4) A lebontó mikrobák szintén abszorbeálják a DON-t, de mellette a talajoldatból szerves N-t is felvesznek (ammónium formájában). Mivel ebben a lebontási szakaszban a mikrobák gyakran C-limitáltak, az utóbbit a DON bontásával szerzik meg, miközben ammónium ionokat bocsátanak a környezetükbe. Ez a nitrogén mineralizáció vagy másként az **ammonifikáció** folyamata, mert az elsődlegesen keletkező anyag az ammónia (Chapin és mtsai 2011). Akkor beszélünk nitrifikációról, ha a feltételek megfelelőek az ammónium ionok oxidálására, melynek során először nitrit, majd nitrát keletkezik. A nitrátok is felvehető a növények számára, de könnyen ki is mosódhatnak a talajból. A nitrifikáció növeli a talaj savanyúságát. A leírt folyamatok mellett gáznemű N, illetve N-oxidok is képződnek, például a nitritek és nitrátok redukciójával. A keletkező anyagokat (főként az ammóniumot) az ammonifikációs szakaszban elsősorban mikroorganizmusok veszik fel (immobilizáció), de kisebb mértékben elérhető a növények számára is (14.TA2). Nem meglepő tehát, hogy a lassú szerves anyag lebomlás mellett és alacsony N-tartalmú talajokban az immobilizáció dominál és az N túlnyomóan DON formában van jelen. Szemben a korábbi felfogással, amely az N-ciklus fő hajtóerejeként különböző környezeti faktorokat jelölt meg (növényi fajösszetételt, a talaj fizikokémiai folyamatait), manapság a DNS/RNS molekuláris módszereknek köszönhetően lehetőség van *in situ* vizsgálatokra. Kiderült, hogy a **nitrifikáció alapvetően a mikrobiális közösség tevékenységével kapcsolatos** (Isobe és mtsai 2011). A fő immobilizációs folyamatok: i) a növényi felvétel, ii) mikrobiális asszimiláció és iii) az abiotikus adszorpció a talajszemcséken (14/10. ábra). A DON itt is az egyike az N forrásoknak (14.TA5).

A komplex szerves foszfátok lebontása során a leírtakhoz hasonló, intra- és extracelluláris P mineralizáció megy végbe.



14/10. ábra. N-ciklálás a talajban. A talaj szerves anyag és oldott szerves N (DON) a nitrogén forrásai. Ezt a mikrobák és növények felveszik, illetve maguk is hozzájárulnak a talaj szerves anyagához (1). A DON ammionifikálódik (2), majd a keletkezett ammónia felvehető a növények és mikrobák számára (8). Az ammónium ion oxidációja gáznemű nitrogén vegyületeket (3), illetve nitritet eredményez (3), melyből nitrát lesz (4). A nitrát könnyen kimosódik (5), de fel is vehető (8). A nitrátból is képződhetnek gáznemű N vegyületek (denitrifikáció) (7). A talaj szerves anyagból heterotrof nitrifikációval nitrát képződhet (6) [Isobe és mtsai (2011) nyomán módosítva].

A pH 5,5-7,5 tartományban megtalálható szerves P-vegyületek (pl. HPO_4^{2-}) általában felvehető a növények számára. Sok szerves anyag (pl. fehérjék) ként tartalmaz. Ezt speciális autotrof baktériumok egyszerű vegyületekké, például szulfátokká alakíthatják.

14.4.2.3 Humusz képződése

A biotikus lebontás következő lépésében a mikrobiális lebontásnak ellenálló anyagok formálódnak (Brady 1984). A lebontás során kétfajta szerves anyag jelenik meg a talajban. Az egyiket a mikrobiális lebontásnak ellenálló növényi anyagok képviselik, melyek azonban némiképp módosulnak, és így még inkább ellenállóvá válnak. Ilyen a „módosított” lignin, de kisebb mennyiségben olajok, zsírok és viaszok is ide tartoznak. A másik csoportba azok az új vegyületek (pl. poliszacharidok) tartoznak, melyeket a mikroorganizmusok termelnek, lényegében a testanyagukat képezik. A talaj szerves anyagának 1/3-a ebben a formában lehet. Ez a két vegyületcsoport képezi a humusz alapját.

A humuszanyagok formálódása során olyan kémiai reakciók is végbe mennek, melyek fehérjéket és más N-tartalmú anyagokat kötnek meg és a humusz alkotóelemeivé teszik azokat. Lignin, cersavak, melaninok, humuszsavak képeznek kötéseket a fehérjékkel és ezáltal megvédik azokat a további mikrobiális bontástól. Az így képződött humusz igen ellenálló. A nitrogén megtartásának természetesen más módjai is vannak (pl. agyag-fehérje komplex képzése).

A humusz egy komplex és ellenálló talajkomponens, amely a talajban élő szervezetek által átalakított szerves anyag, valamint az általuk létrehozott új vegyületek együtteseként jelenik meg. Színe barna vagy sötétbarna, szemcsemérete a kolloid mérettartományba esik.

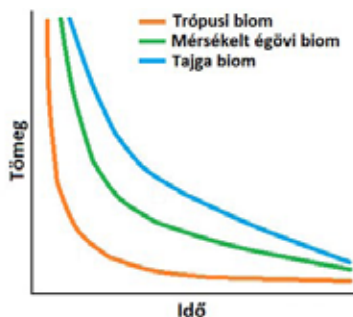
A humusz kolloidfelülete igen nagy és negatív töltésű, de a pH viszonyoktól függ, hogy ez milyen mértékű, és mennyire képes intenzív kationcserére. Vízretartó képessége magas, a talaj szerkezeti tulajdonságait kedvezően befolyásolja.

14.4.3 Új szemlélet a talajformálódásban

A fenti leírás több mint 200 év vizsgálódásai, elsősorban egy nagyon erőteljes (alkalikus) talajfeltérési módszer alapján körvonalazódott. Napjainkban a módszer célszerűségét megkérdőjelezték és a humusz értelmezését, valamint a talajban lejátszódó folyamatokat is új alapokra helyezték. Az új felfogás neve „**talaj folytonosság modell**” (soil continuum model, SCM), amely azt állítja, hogy a modern analitikai módszerek nem mutatnak ki ún. humuszanyagokat, amelyek ellenállnak a lebomlásnak vagy éppen a lebomlás folyamatában válnak ellenállóvá. A lebontó szervezetek hozzáférnek a talaj szerves anyagához, ugyanakkor a lebontással szembeni ellenállóképességet az ásványi anyagok okozzák. Az alkáli módszerrel kinyerhető, eddig ismert humusz anyagok valójában nem mások, mint azonosítható növényi és mikroorganizmus-eredetű vegyületek keveréke, melyek mikroaggregátumokban találhatóak szétszórva, nincs semmiféle hasonlóságuk az ún. humusz anyagokhoz és a molekula méretük is kicsi. A korábbi felfogást helyettesítő SCM tehát azt mondja ki, hogy **a talaj szerves anyaga a növényi, gomba- és állati maradványok folyamatos lebontásával jön létre úgy, hogy a lebontás során egyre kisebb molekulák keletkeznek. A lebontás növeli a vízdékonyságot, de egyidejűleg a lebontással szemben ellenálló anyagok is képződnek ásványi felületekre adszorbeálódva, illetve mikroaggregátumokba rendeződve** (Lehman és Kleber 2015). Mindez természetesen nem akadályozza az ioncserét.

14.4.4 A lebomlási állandó

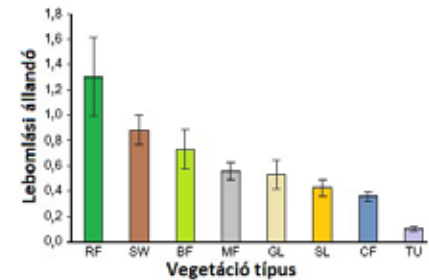
Az elhalt szerves anyag mennyiségének időegység alatti csökkenése az adott élőhelyre és szerves anyagra jellemző **lebomlási állandóval** (lebomlási konstanssal) (k) adható meg, amely azonos más bomlási (pl. radioaktív) folyamatot leíró összefüggéssel és tipikusan exponenciális csökkenést mutat (14/11. ábra). A lebomlási konstans megállapítása úgy történik, hogy a lehullott lombot sűrű, de a talajlakó, lebontó szervezetek számára átjárható hálóba rakják, majd a hálóban megmaradt szerves anyagot időről-időre megméri. Az eredeti tömeg időbeli változása értelemszerűen negatív irányban történik, melynek a meredeksége annak a biომnak a sajátosságaitól függ, amelyben mérjük. Például azt várjuk, hogy a trópusi biomban a tömegcsökkenés



14/11. ábra. Hipotetikus görbék, melyek a lebontás sebességét írják le. Az egyes biómokra eltérő meredekségű negatív exponenciális görbék jellemzőek. A trópusi biomban leggyorsabb, a tajga biomban a leglassabb a szerves anyag lebomlása.

időegység alatt nagyobb, mint másutt (lásd korábban). Ha a kiindulási szervesanyag-mennyiség M_0 , a közbülső t időpontokban mért mennyiség M_t , akkor k , az illető szerves anyagra jellemző lebomlási állandó megkapható az $M_t/M_0 = e^{-kt}$ kifejezésből. Ebből k kifejezhető: $k = -\ln(M_t/M_0)/t$. Minél nagyobb a lebomlási állandó, annál gyorsabb a lebontás.

Általában egy éves időtartamra vonatkoztatva adják meg, bár méréséhez elegendő 80-100 nap, és ismertek naponkénti lebomlási adatok is. A lebontás sebessége szignifikáns csökkenést mutat a magasabb szélességi fokok felé haladva. Értékei azonban nemcsak a bióm szerinti sajátosságok miatt, hanem a vegetáció típusok (14/12. ábra) és a növényfajok szerint is változhatnak (14/3. táblázat). Vízi környezetben k napra vonatkoztatott



14/12. ábra. A lebomlási állandó átlagos értékei különböző vegetáció típusokban. Az egyes oszlopok betűjeleinek magyarázata: RF: esőerdő, SW: mocsár, BF: lombhullató erdő, MF: vegyes lombhullató erdő, GL: füves puszta, SL: bozotos, CF: fenyőerdő és tundra. A függőleges vonalak az adatok szórását jelentik [Zhang és mtsai (2008) nyomán módosítva].

14/3. táblázat. A lebomlási állandó értékei szárazföldön, különböző biómokban és az arra a területre jellemző záratermő fajaj által képzett avar esetében, egy év alatt [Waring és Schlesinger (1985) nyomán módosítva].

Bióm és növényfaj	Lebomlási állandó (k)
Tajga öv	
<i>Populus tremuloides</i>	0,39
<i>Betula papyrifera</i>	0,46
Hűvös mérsékelt öv	
<i>Acer saccharum</i>	0,51
<i>Fagus grandiflora</i>	0,37
<i>Populus balsamifera</i>	0,28
Meleg mérsékelt öv	
<i>Quercus alba</i>	0,72
<i>Acer rubrum</i>	0,77
<i>Cornus florida</i>	1,26
Mediterrán erdő	
<i>Eucalyptus-fajok</i>	0,30-0,94
<i>Salvia mellifera</i>	0,40
Trópusi esőerdő	
<i>Simaruba amara</i>	4,16
<i>Ficus dubium</i>	0,65-0,77
<i>Pentaclethra macroloba</i>	2,77



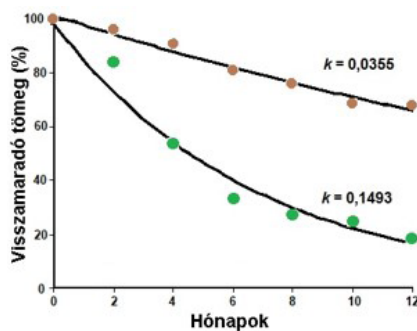
14/9. kép. Fenyérmirtusz (*Myrica gale*, Myricaceae)
© Online Virtual Flora of Wisconsin

0,0262 között változott (Fazi és Rossi 2000). Az értékek mindkét példában pozitívak, viszont meglehetősen alacsonyak, ami lassú folyamatra utal. A „lebontás” (valójában főként darabolás) folyamatában csak a makrogerincteleneket figyelték, amelyek közül nagy egyedszámukkal

értékei a következők voltak: az *Acer saccharum* esetében 0,134, az *Alnus rugosa*-nál 0,077, a *Tsuga canadensis*-nél 0,017, a *Cornus sericea*-nál 0,133 és a *Myrica gale*-nél 0,039 (Maloney és Lamberti 1995). Egy másik vizsgálatban, ugyancsak vizes élőhelyen, az enyves éger (*Alnus glutinosa*) napi lebomlási állandója 0,0092 és



14/10. kép. Tegzes (*Hydropsychidae*) lárva
© Włodzimierz



14/13. ábra. Több fajfajtól származó levél (zöld pontok) és durva faanyag (barna pontok) lebomlása egy év alatt egy szezonális trópusi esőerdőben, Kínában. A levél kéthónaponként mért lebomlási állandó (k) értékei a következők voltak: február–március: 0,105; április–május: 0,086; június–július: 0,214; augusztus–szeptember: 0,180; október–november: 0,119; december–január: 0,024 [Zheng és mtsai (2006) nyomán módosítva].

kitűntek az árvaszúnyog- (Chironomidae, 16/13. kép) és tegzesfajok (Hydropsychidae) lárvai. A 14/13. ábra többféle levélavár és farész bomlási sebességét és a k -értékeket mutatja. Látható, hogy a levél k -értéke nagyobb (gyorsabban bomlik), mint a faanyagé. A lebomlási állandó értéke szezonálisan is változhat, mert a lebontási körülmények (a hőmérséklet és a mikroorganizmusok száma stb.) is mások lehetnek.

14.4.5 A lebomlást befolyásoló tényezők

A lebontás sebességét befolyásolja az abiotikus faktorok két legfontosabbika, a **hőmérséklet és nedvességtartalom**, a biotikusak közül pedig a **növényi kémiai anyagok**, melyek az elhalt növényi részekben maradnak, és természetesen a **talajban élő szervezetek**. A lebontás sebességét befolyásoló tényezők súlya **globális és regionális/lokális** léptéken mások (14.TA6), az előbbi léptéken a hőmérséklet és a csapadék együttes hatása, az utóbbin az avar „minősége” lényeges. A minőség magában foglalja az N-tartalmat, a C:N, a C:P arányokat, a

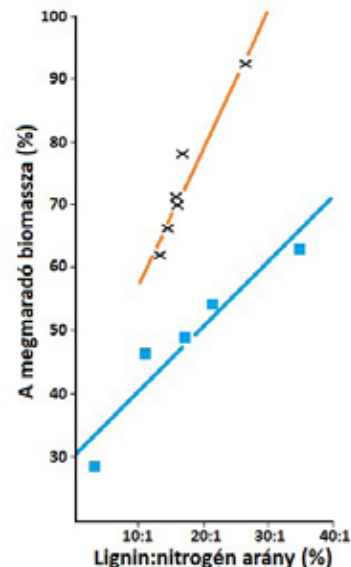
különféle fenolok jelenlétét, a fenolok N-hez és P-hez viszonyított arányát, a lignin koncentrációt, a **lignin:N arányt** és egyéb specifikus, a növényi anyagcseréből származó vegyületeket. Első megfontolásra logikusnak tűnik, hogy ha az N jelenléte ennyire lényeges a lebontás sebessége szempontjából, akkor szintjének emelkedése a detrituszban gyorsítja a lebontást. A tapasztalati tények egy része feltétlenül támogatja ezt a feltételezést, mert például a tarlón visszamaradt búza és szalma N-tartalmú műtrágyával együtt történő beszántása valóban elősegíti a gyorsabb lebontást. Vagy figyeljük meg a 14/14. ábrát, amely a

visszamaradt avar mennyiségének csak kismértékű csökkenését mutatja, ha a lignin:N arány a lignin javára tolódik el. A lignin jelenléte eleve meghatározza a lebontás és az N-mennyiség viszonyát. A búza visszamaradt része csak kevés lignint tartalmaz, mert a fő alkotórész a cellulóz, míg a faanyagok túlnyomóan lignintartalmúak. A vizsgálatok másik része viszont azt mutatja, hogy az N-tartalom növelése (trágyázás) a természetes N-ülepedés függvényében gátló vagy serkentő hatású a lebontás sebességére. Knorr és mtsai (2005) azt találták, hogy az avar lebomlását az N-trágyázás gátolta, ha a természetes N-ülepedés 5-10 kg/ha/év volt és a lignin:N arány magas volt. Éppen az ellentétes folyamat jelentkezett, ha az N-ülepedés kisebb volt, mint 5 kg/ha/év, és alacsony lignin:N arány mellett. Nem elhanyagolható jelentőségűek a lignin:P és C:P arány sem – különösen a trópusi területeken, – ahol a fő korlátozó tényező éppen a P és nem az N (14.TA7).

Nemcsak az elemek elérhetősége és arányai, de a növényi biomasza fogyasztói is befolyásolják a lebontási folyamatot (14.TA8).

14.4.6 A detritivorok és a mikroflóra relatív szerepe

A lebontási folyamatban szembevetendő a mikroflóra számszerű dominanciája a detritivorok fölött. Még jelentősebb a különbség



14/14. ábra. Az elhalt szerves anyag lebomlásának sebessége függ a szerves anyag nitrogéntartalmától. Minél nagyobb a lignintartalom, annál kisebb mértékű az időegységre eső tömegcsökkenés. Az eltérő jelek két különböző helyen végzett vizsgálat adatai, melyeket különböző genusokba (*Acer*, *Quercus*, *Prunus*, *Betula*, *Tilia*, *Ulmus* és *Fraxinus*) tartozó fafajok lombavarával nyertek [Melillo és mtsai (1982) nyomán módosítva].

a biotomassza tekintetében. A mikroflóra tömege 5-10-szerese a detritivorok tömegének. A szezonális változást ezt a képet jelentősen módosítja, amennyiben a mikroflóra főként nyáron, míg a detritivorok egyenletesen az egész év során jelen vannak, talán nagyobb számban télen. Nagyon nehéz megítélni a két csoport relatív szerepét a lebontásban, valójában inkább az interakciójuk a jellemző. A detritivorok jelenlétében a mikroflóra aktivitása is nagyobb, feltehetően azért, mert a feldarabolás következtében nagyobb felületen bontható a szerves anyag. Ez kísérletes úton is bizonyítható volt: két csoportban rágszálók tetemeit rakták ki összesen egy területre (azért kísérleteztek összesen, mert így megakadályozhatták, hogy a tetemeiket húslegyek lárvái fogyasszák el). Az egyik csoportban a tetemek épek voltak, a másik csoportban a tetemeiket tűkkel átszúrták (szimulálva ezzel a húslegyek lárvák által képezett csatornákat). Az utóbbi tetemeiket jelentősen gyorsabban bontották le a mikroorganizmusok, vagyis a szimulált, de a valóságos légylárvák járatok is, növelik a felületet, amelyen a mikroflóra aktív és a levegővel való ellátottsága is javul. Ugyanakkor a mikroflóra jelentősége az avar lebontásában a **detritivorok hiányában** nem számottevő. A hatékonyságuk azonban jelentősen megnövekedik a nagy felülettel rendelkező feldarabolt avaron. (Az állati tetemek lebontásához lásd 14.TA9-et.)

A detritivorok és mikroflóra interakciójára egy másik fontos példa a növényi szerves anyag lebontása a mérsékelt égövi erdők talajában. A detritivorok által felaprózott levél nemcsak nagyobb felületen bontható tovább a mikroflóra által, hanem a **detritivorok szervezetében élő mikroorganizmusok** is közrejárásnak a folyamatban. A **detritivor ürüléke**, ha nem létfontosságú magának a detritivornak újbóli elfogyasztásra, akkor rendszerint egy újabb szervezet tápláléka lesz, amely ezen él. Ennek ürüléke is felhasználásra és további bontásra kerül mások által, míg a láncolat végén CO₂ és ásványi sók keletkeznek.

A becslések szerint a talaj mikroökoszisztémák közösségei, az ugróvillások nélkül, az évi avar mennyiség 20-30%-át fogyasztják el, míg az utóbbiak egyedül kb. 6%-át. Az ugróvillások ürüléke 40-szer több elérhető nitrátot tartalmaz, mint a táplálékuk (Seastedt 1984, van Straalen 1989, Teuben és Verhoef 1992)

14.4.7 A dekomponálók, detritivorok és forrásaik kémiai összetétele

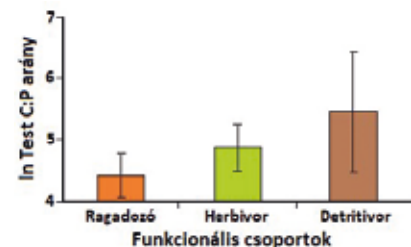
A detrituszba kerülő növényi anyag C:N aránya 40-80:1, vagy még ennél is rosszabb. A C:P arány akár 1000:1 is lehet. Ugyanakkor a detritivorok, a mikroflóra és maga a lebontott szerves anyag, valamint az újonnan képződött anyagokból keletkezett **talaj** is jóval magasabb, 10:1 nagyságrendű C:N aránnyal jellemezhető! Hogyan lehetséges ez?

Ahogy arról már említés történt, a nagy mennyiségű detritusz a mikrobiális szervezetek gyors populációnövekedését eredményezi. Testük felépítésére nagy mennyiségű N-re és más tápanyagra van szükségük. A talajban élő mikroorganizmusok C:N:P arányai jelentősen jobbák (42:6:1), mint annak a talajnak hasonló arányai (287:17:1), melyben a dekomponálást végzik (Xu

és mtsai 2013). Életciklusuk gyors és az elpusztult mikrobák testanyaga növeli a detritusz szervesanyag-tartalmát. Míg a mikrobiális lebontás folyamatában a szerves anyag szénttartalmának kb. 40%-a a testükbe épül, a többi léggel CO₂ formájában eltávozik, ellenben az elhalt testük N-je helyben marad. A mikrobiális test is lebontásra kerül az **újrafelhasználás** folyamatában. Ez lényegében az immobilizáció, mert az N ekkor nem elérhető a növényeknek, csak a dekomponálást követően. Ebben a folyamatban tehát csökken a C és növekedik az N aránya és közelít a detritivorok és dekomponálók saját testének C:N arányához. Minél jobban közelíti a 10:1 C:N arányt, annál nagyobb mértékben van szükségük C-re, azaz újabb detrituszra, és a lebontás is gyorsabbá válik. A folyamat során hőenergia is keletkezik, amely eltávozik a rendszerből. Energetikailag ciklusról nem beszélhetünk, mert az energia csak egyszer „használható”!

A detritusz elfogyásakor lebontott és másként felépült szerves anyagokból **talaj** jön létre, amely nemcsak a fent említett bonyolult és a további bontásnak ellenálló anyagokból áll, hanem **tartalmazza az akkora elpusztult és lebontott szervezetek anyagait is**. Ezek együtt jó megközelítéssel már 10:1/C:N arányt mutatnak, amely a primer producensek feletti szintek valamennyi élőlényére is jellemző. Lásd ismét a 14/1. és 14/2. ábrákat. Míg a ragadozók eleve magas N-tartalmú forrásokon élnek, addig a herbivorok ugyanilyen test-C:N arányának kialakításához igen sok növényi anyagot kell elfogyasztaniuk ahhoz, hogy megfelelő mennyiségű N-t felvegyenek.

A vízi gerinctelen detritivorok teste szignifikánsan magasabb C:P aránnyal rendelkezik, mint az ugyanabban a környezetben élő szintén gerinctelen ragadozók vagy felületi bevonatot leelő herbivor fajoké (14/15. ábra). A detritivorok lassú növekedésük és kisebb P-igényük van, ami megfelel az általuk fogyasztott detritusz P-tartalmának. A magasabb C:P arány egyben jelzi azt, hogy a növekedés P-hiány általi korlátozása csak még magasabb sztöchiometriai arányoknál jelentkezik (Frost és mtsai 2006).



14/15. ábra. Vízi gerinctelen funkcionális csoportokba tartozó fajok testének átlagos C:P arányai. A detritivorok a C-hez képest nagyon alacsony P-tartalommal alkalmazkodtak a detritusz fogyasztásához. A függőleges vonalak szórást jelölnek [Frost és mtsai (2006) nyomán módosítva].

14.5 AZ ELHALT SZERVES ANYAG LEBOMLÁSA VÍZI ÖKOSZISZTÉMÁKBAN

Vízes közegekben nagy szerepe van a feloldott vagy kioldódott szerves anyagnak (dissolved organic matter, DOM), illetve a

szemcsés/lebegő szerves anyagnak (particulate organic matter, POM). Ezeket gyakran csak szerves széntartalommal jellemzik. A DOC és POC több forrásból is származhat:

(a) a planktonból (elsősorban fitoplanktonból) a szervezet elpusztulását követően, rövid időn belül, testanyaguk a környezetbe jut a membrán-permeabilitás megváltozása következtében; ez a folyamat **nem tekinthető biotikus bomlásnak** (Streit 1995),

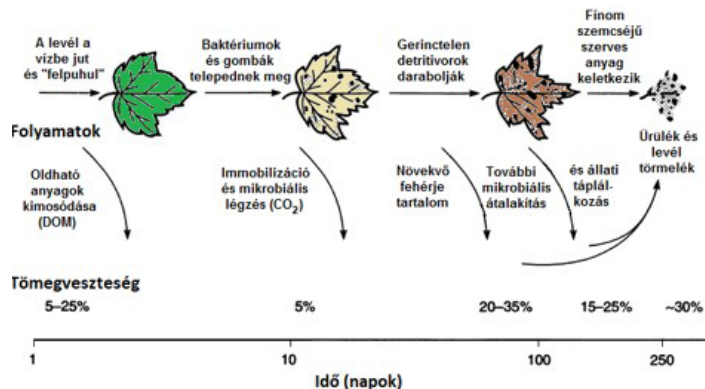
(b) különböző vízi élőlények vízbe bocsátott ürülékéből kioldódó anyagokból,

(c) a vízbe a tágabb környezetből bejutott elhalt szerves anyagon (pl. falevélen) élő baktériumokból és mikrogombákból, és

(d) az előbbi pontban leírt módon vízbe jutott szerves anyagból való kimosódásból, amely még fokozódik a szerves anyag feldarabolása során, amikor a detritivorok POM-má alakítják.

Az oldott szerves anyagok más szervezetek által, növényeket is beleértve, közvetlenül felvehetőek. A (b) esetben a szilárd ürüléken néhány órán belül mikrobiális réteg keletkezik, amely az ürülékkel együtt elfogyasztva (koprofágia), vagy csak a felületéről eltávolítva, igen fontos vízi energiaforrás a szervezetek részére. A tengeri fitoplankton által a vízbe bocsátott DOC mennyisége a fitoplankton által képezett primer produkciónak (PP, az időegység alatt termelt új biomassza) akár 70%-át is elérheti! Baktériumok az évi DOC-kibocsátás 45%-át is felhasználják. A makrofita szervezetek sem kivételek, náluk a napi PP 2-10%-át teszi ki a DOC (Kurihara és Kikkawa 1986).

A gyors folyású, csekély vízhozamú erdei **patakokban** azonban nincs önálló, a fitoplanktontól származó primer produkció. A vízbe jutó szerves anyag ekkor teljes egészében a környezetből származik (vízbe hulló és csapadékkal bemosódó avar és szerves talajanyagok), amely sajátos detritivor és dekomponálási szervezetekhez kötött vonásokat mutat. A vízbe jutott leveleken először gombák és baktériumok növekednek, majd specializálódott gerinctelen közösség legeli, illetve darabolja tovább, még nagyobb felületet biztosítva az előbbieknél növekedéséhez (14/16. ábra).



14/16. ábra. Egy önálló produkcióval nem rendelkező patakba jutott levél lebomlásának folyamata és tömegvesztése. A folyamat során az N-tartalom növekedik a megmaradó szárazanyag százalékában, mert a fehérje–lignin és –cellulóz komplexek ellenállóak a lebontással szemben. A vízszintes tengely logaritmikus beosztású [Allan (1995) nyomán módosítva].

A vízben a DOM van jelen a legnagyobb mennyiségben. Összetételét tekintve elhalt baktériumok és vírusokat, kolloidális állapotú anyagokat és egyéb vegyületeket tartalmaz. Kb. 10-25%-a szénhidrát, zsír, aminosav és hidroxisav, a fennmaradó rész humin- és fulminsavakból áll, melyek ellenállnak a baktériumok általi bontásnak. Esőket követően a növényekről lecsepegő víz meglepően sok szerves anyagot tartalmaz, akár 25 mg/liter is. Az avarral a patakba került levelekből kioldódott DOC mennyisége a teljes vízi DOC-mennyiség 42%-át is elérheti. Az anyagok a vízben való tovább szállítás során átalakulnak (fotokémiai reakciók, abszorpció, komplex képzés folytán). A DOC felhasználása többek között a **biofilmek** kialakulásával történik, melyek baktérium- és cianobaktérium-bevonatokat jelentenek.

Kevés az ismeretünk a vízben lebontóként működő gombákról és baktériumokról. Tudjuk többek között, hogy hosszabb ideig akár 4-8 gombafaj is jelen lehet egy vízbe hullott levélen, rövid időtartamra további ritkán előforduló fajok is megtelepedhetnek. A rövid időtartam miatt nincs lebontási szukcesszió a leveleken, az elsőként érkezett gombafajok dominálnak. Egy-egy levél forrásfoltnak felel meg, amelyet a baktériumok 6-7 hónap alatt 85%-ban lebontanak. A detritivorok a baktériumok és gombák jelenlétében is aprítják a detrituszt, elfogyasztva a rajtuk megtelepedett baktériumokat és gombákat is (Allan 1995).

A patakokban a mozgó közeghez adaptálódott lebontó szervezetek tevékenykednek. Ezeket általában három nagyobb **funkcionális csoportba** (21/4.1) sorolják (21/16. ábra): a **darabolók**, melyek 2 mm-nél nagyobb szerves anyagokkal képesek táplálkozni [pl. álkérészek (*Pteronarys* genus fajai, Plecoptera), a felemáslábú rákok



14/11. kép. Álkérész (Plecoptera) lárva
Fotó: Deli Tamás

(*Gammarus* genus fajai, Amphipoda) és a vízi ászkarakok (*Asellus* genus fajai, Isopoda); a **gyűjtőgetők**, amelyek 2 mm-nél kisebb



14/12. kép. Közönséges víziászka (*Asellus aquaticus*, Asellidae)
© Peter Pfeiffer

részecskékkel táplálkoznak és két csoportjuk közül az egyik egyedei a mederfenékről, a másik a víztestből szűrik ki a szerves anyagot [pl. fenéklakó, illetve sodráskedvelő kérészlárvák (Ephemeroptera)]; és a **legelők-kaparók**, amelyek a kövekre tapadt algákat, baktériumokat, gombákat és elhalt szerves anyagot távolítják el és fogyasztják (pl. csigák). A legtöbb vízi lebontó szervezet nagymértékben generalista. A felsorolt funkcionális csoportok megnevezése arra utal, hogy a lebontók milyen (táplálkozással kapcsolatos) viselkedést mutatnak.

A vízben lebegő vagy lassan süllyedő detritusz (POM) általában szegény nitrogénben. A mikrobiális szervezetekkel való benépesülésük növeli az elérhető nitrogén mennyiségét.

Például a *Neanthes japonica* (Nereididae) (16/19. kép) tengeri soksertéjű féreg csak akkor táplálkozik a vízbe mosódott növénydarabkákkal, ha már mikrobiális réteg keletkezett rajtuk. Ugyanez a faj, továbbá a csővájóféreg (*Tubifex tubifex*) nagy mennyiségben fogyasztja az iszapot, melynek felületére baktériumbevonatot hordozó szemcsés szerves anyag üledett. A csővájóféreg az iszap felszínén megtelepedő baktériumpopuláció nagyságát akár 60%-kal is csökkentheti.

A lelassuló vízáramlás a **folyókban** nemcsak jelentős fitoplankton közösséget és önálló primer produkciót tart fenn, hanem az abból és más forrásokból származó detrituszt hasznosító szervezetek körét is kiterjeszti. Így például a dél-amerikai folyókban 13 halcsaládba tartozó legalább 132 bentikus szaprofita halfaj ismert. Gyakran a biomassa nagyobb részét ezek



14/13. kép. Dél-Amerikában honos édesvízi, detrituszt fogyasztó *Prochilodus lineatus* (Prochilodontidae)
© J.Sabino, doi: 10.1016/j.jympv.2016.05.037

képezik. A detritusz mellett ezek a halak gerincteleneket is fogyasztanak. Az Orinoco folyóban végzett kísérletben kizárták a *Prochilodus mariahalfaj* egyedeit a víztestből. A kizárás a detritusz felhalmozódásán kívül csökkentette a kovamoszatok abundanciáját is, ugyanakkor az N-kötő cianobaktériumok mennyisége megnövekedett (Flecker 1996).

A szárazföldi biomokban az elhalt szerves anyag lebomlását az immobilizáció szabályozza. A lebomlás gyakran lassú folyamat és felhalmozódás kíséri. Az **óceáni** trofikus rendszerben a lebontás és a produktivitás (primer produkció, PP) szinte egyidejűleg zajlik. Az óceáni lebontás rendszerint alábecsült, mert a POM-ra adják meg, holott lényegesen magasabb a DOM mennyisége a vízben. Ennek ellenére a nyílt óceáni lebontásból származó CO₂ mennyisége hasonló nagyságrendű a szárazföldiével, ami 70-80 gigatonna szén távozását jelent évente (del Giorgio és Duarte 2002).

A lebontást heterotrof mikroorganizmusok végzik a **víztestben**. Az általános felfogással ellentétben, mely szerint az óceáni PP és a planktonikus lebontás egyensúlyban van, az újabb mérések azt mutatják, hogy a lebontás nagy területeken túllépi a PP-t. A látszólagos ellentmondás oka az, hogy a korábbi mérések és becslések a felső, fényel átjárt rétegekre vonatkoztak, ezek azonban az óceáni térfogat mindössze 6%-át képviselik.

14.6 A LEBONTÁSRA KERÜLŐ ANYAG

14.6.1 Növényi detritusz fogyasztása

A növényi detritusz egyik fő forrása a föld feletti vegetáció. A két fő szerves komponens az elpusztult levelekben és fában

a **cellulóz** és a **lignin**. A legtöbb állat számára ezek lebonthatatlanok. A cellulóz katabolizmusa (cellulolízis) a **celluláz** aktivitását igényli. Az állati eredetű celluláz ritka, de előfordul, például az éti csigában (*Helix pomatia*), néhány légyfaj lárvájában és földigilisztafajokban. A cellulázzal nem rendelkező detritivorok **obligát** (állandó) és **fakultatív** (alkalmi) szimbiontákra, mutualistákra szorulnak (baktériumokra vagy egysejtűekre). A fakultatív esetben a detritivor a detritusszal együtt fogyasztja el a celluláz aktivitással rendelkező bélflórát és használja fel az annak aktivitásával keletkező metabolikus termékeket.

Az obligát változat főleg csótány- és természetfajoknál ismert, de előfordul puhatestűeknél is. Ezekben a fajokban endoszimbionta baktériumok és protozoák élnek és a strukturális poliszacharidokat fogyasztják. Az alacsonyabbrendű *Eutermes* csoportban a protozoák 60%-át is kiteszik a testsúlynak és az utóbélben találhatók. A protozoák (pl. a *Spirotrichonympha bispira*, Hypermastigida rend) a természetek által finomra rágott fát bontják le. A becslések szerint a természetek az USA-ban az éves avarmennyiség 50%-át, Nyugat-Afrikában pedig 24%-át fogyasztják el, az utóbbi területen ennek 60%-a faanyag (Schowalter 2006). A hajóféreg (Teredinidae család faja), nevükkel ellentétben, kagylók és a víz alá merült faanyaggal táplálkoznak. A cellulózbontó endoszimbionta baktériumok (*Teredinibacter* spp.) speciális mirigyben találhatóak. Azért nevezetes ez a kapcsolat, mert ezek a baktériumok nemcsak cellulózt bontanak, hanem egyidejűleg N-t is fixálnak.



14/14. kép. „Hajóféreg”, a Teredinidae családba tartozó kagylók cellulózemésztő, szimbionta baktériumokkal rendelkeznek
© Geir Johnson, doi: 10.1126/science.351.6276.90

14.6.2 Táplálkozás ürülékkel (koprofágia)

Ebben az esetben világossá kell tennünk, hogy a koprofágia csak akkor minősül lebontási folyamatnak, ha egy szervezet az ürüléket energianyerési, táplálék-hasznosítási céllal fogyasztja (pl. nem koprofágia az a viselkedés, amikor az üregi nyúl fiókák vagy fiatal lovak a szülő ürülékének kismennyiségű fogyasztásával jutnak a hatékony emésztéshez szükséges bélflórához).

A **gerincesektől** származó ürülék minősége a lebontó szervezetek általi további felhasználás szempontjából igen eltérő. A **ragadozók** ürülete meglehetősen szegény tovább felhasználható tápanyagokban, mert az asszimilációs hatékonyságuk magas. Az ürülék több mint 80%-a lebontott. Ráadásul a ragadozók gyakorisága is jóval alacsonyabb a herbivorokéhoz képest, ezért stabil lebontóközösség nem alakul ki az ürülekükön. A megtelepedő lebontószervezetek baktériumok és gombák.

Az előbbivel ellentétben – és a korábban leírtak alapján, azaz a cellulózbontás alacsony mértéke következtében – a **herbivorok** ürülete még sok (30-50%) lebontatlan vagy csak részben lebontott növényi anyagot tartalmaz, ezért annak további bontása után, igen jelentős tápanyag utánpótlást jelent a növényeknek és növeli a

tápanyag ciklizációjának sebességét. A talajba jutó N mennyisége ugyan változó, de átlagosan 0,2-50 kg/ha/év, a foszforé pedig 0,03-1 kg/ha/év lehet. Eloszlásuk egyenetlen, helyileg magas koncentrációk alakulhatnak ki. A C:N:P arány jelentősen variál a herbivor fajok között a táplálkozás (lombot *versus* fűvet legelő) és az emésztés módja (kérődző *versus* nem kérődző), a testtömeg stb. szerint (Sitters és mtsai 2014).

A herbivorok ürüléke efemer forrás abban az értelemben, hogy időszakos, térben szétszórót, diszkrét adagokban fordul elő a **szárazföldön**. Egyúttal koncentrált energiaforrás, amelyen a heterotrof fogyasztók szukcessziója zajlik. Az ürüléken rövid idő alatt teljes közösségek alakulnak ki, amelyekben producersek (baktériumok, gombák), primer fogyasztók (trágyalégy lárvák, ganajtúró bogarak), másod- és harmadlagos fogyasztók, például ragadozók (atkák, holyvák, bogarak) jelennek meg. A legjellegzetesebb trágyafogyasztók a ganajtúró bogarak, melyek galacsinokat készítenek a friss trágyából, azt kissé távolabb elássák és tojást raknak rá. Északról dél felé haladva a fajgazdagságuk és fajösszetételük változik. Míg az északi mérsékelt övben főleg a jól repülő *Aphodius*- és *Ontophagus*-fajok táplálkoznak a herbivorok ürülékén, addig a szubtrópusi-trópusi területeken a nagytestű galacsinhajtó-fajok



14/15. kép. Tarka trágyabogár (*Aphodius luridus*, Scarabaeidae)
© U.Schmidt



14/16. kép. Az *Ontophagus* genus (*Scarabaeidae*) a trágyabogarak nagy fajgazdagságú taxonja
© AfroBrazilian

(Scarabaeidae) és az álga-najtúrófajok (Geotrupidae) dominálnak. Főként a nagy-méretű *Helicocopris*-fajoknak



14/17. kép. Erdi álga-najtúró (*Geotrupes stercorosus* [jelenleg *Anoplotrupes*], Geotrupidae)
© Ragnar1904

alatt tűnik el. Az az ürülék azonban, amely a száraz évszakban keletkezett, csak lassan kerül felhasználásra és még két év után is megtalálható. A ganajtúrók guildeket képeznek, melyek térbeli elkülönülést tesznek lehetővé, csökkentve a versenyt és optimalizálva az energetikai kényszerek hatását. A nyílt szavannán a galacsinhajtók



14/18. kép. Galacsinhajtó (*Scarabaeus* sp. Scarabaeidae) tökéletesen megformált ürülékgömböt görget a dél-afrikai Krüger Nemzeti Parkban
Fotó: Török János

(telekopridák) nappal, a nagytestű herbivor emlősök ürüléke alatt járatokat készítő (parakopridák) éjszaka aktívak, míg a szintén éjszakai harmadik csoport (endokopridák) fajai közvetlenül a trágyában táplálkoznak és szaporodnak (Krell és mtsai 2003). Az Elefántcsont-parton végzett felmérés szerint az ottani koprocönózisban 132 szimpatrikus ganajtúrófaj fordult elő (14.TA10).

A **gerinctelen** szervezetek ürüléke nagyon fontos forrás **más szervezetek** számára. A növényevő rovarok ürüléke nagyobb mennyiségű nitrogént és labilisabb állapotú szén tartalmaz, mint a tápnövényből keletkező avar. Az N-tartalom serkenti a mikrobiális növekedést, az N-mineralizációt és az immobilizációt is, ugyanakkor más anyagok, például a csersavak, befolyásolják az ürülék lebonthatóságát. A növényevő rovarok ürüléke tükrözi a növény kémiai sajátosságait. A zöld levél és az ürülék csersavtartalma azonos, viszont az ürülék több C-t és kevesebb N-t tartalmaz, ami a nitrogén kivonására utal a herbivor rovarok által (Madritch és mtsai 2007). A rovargradációk alkalmával az erdei lomb elfogyasztásával keletkező rovarürülék a talajra hulló, tovább bontható teljes szerves anyagtömeg 7,8%-át képezi (Waring és Schlesinger 1985)! Egy vizsgálat, melyet az erdészeti kártevőnek tekintett gyapjaslepkével (*Lymantria dispar*) végeztek, azt mutatta, hogy a gradációs tarrágást követően az összes N-t, ami a lepkehernyók ürülékében volt, mikrobák vették fel, így a nitrogén a növény újrahasználatáig immobilizálódott (Lovett és Ruesnik 1995). Másfelől, a detritusz táplálkozási hálózatban fontos szerepet játszó közönséges gömbászka (*Armadillidium vulgare*) ürüléke nagyrészt hozzáférhetetlen a további mikrobiális bontás számára az aromás szénvegyületek jelenléte miatt (Špaldoňová és Frouz 2014).

A **tenger- és édesvízben** is rendkívül fontos az ürülék másodlagos hasznosítása. Ebben a közegben a túlnyomó része DOM és POM formájában jelenik meg, ami azonnal felvehető és kiszűrhető a víztestből. A tőzgeomhalápokban a víz meglehetősen szegény tápanyagban. A vízmozgás következtében leváló tőzeg szemcsék lefelé süllyednek és eközben főként baktériumok borítják be őket. A lágfenéken élő *Chironomus lugubris* árvaszúnyogfaj lárvái ezeket fogyasztják el (elsősorban a baktériumréteg miatt). A lárvák ürülékén egy gomba képez bevonatot és a lebontás is valamennyire előrehalad. A saját ürüléküket azonban, annak mérete miatt, nem képesek újra elfogyasztani a lárvák. Ezzel egy ugyanott élő ágascsapú rák (*Chydorus sphaericus*) táplálkozik úgy, hogy az ürülékszemcse forgatása közben lelegeli az azon növekedett gombaréteget. Közben kisebb szemcsékre is aprózza. Ekkor már az árvaszúnyog-lárva ismét elfogyaszthatja, ami valószínűleg gyorsítja növekedését. Valójában kölcsönös függőségről van szó.



14/19. kép. Édesvízi littorális *Chydorus sphaericus* (Chydoridae)
© MalcolmStorey/www.discoverlife.org

14.6.3 Táplálkozás állati tetemekkel (nekrofágia)

Az összes elhalt szerves anyagban a növényi eredetű rész aránya kb. 99%, a fennmaradó mindössze 1% származik a heterotrof szervezetektől. Ez elhanyagolható mennyiségnek látszik, egyes területekre vetítve azonban jelentős lehet. Az észak-amerikai prérin az amerikai bölénytől (*Bison bison*) származó tetemek mennyisége (5,6%-os átlagos mortalitás mellett) a becslések szerint kb. 5 t/km²/év (Carter és mtsai 2007). Értelemszerűen más biomokban más fajok és más mennyiségek jellemzők, például a tengerpartokra kivetett szerves anyag (tetemek, alga stb.) mennyisége akár 10-2000 kg/méter partszakasz/év is lehet (Polis és mtsai 1997). A becslés nehéz, mert a kisebb testeket ragadozók, dögevők gyorsan eltávolítják. Mindez hatalmas allochton szubvenciót jelent az ehhez kapcsolódó táplálkozási hálózatok (kompartmentek) számára.

A tetemek képződésének okait vizsgálva azt találták (DeVault és mtsai 2003), hogy az éhezés és leromlás, betegség, előregezés vagy balesetek stb. miatti elhullás mértéke sokkal nagyobb, mint amit a ragadozók elejtenek. Például az afrikai szavannán a ragadozás a nagytű kérődzők mortalitásának 30%-át okozza, a többi egyéb okokból pusztul el. Tévhit, hogy a dögevők csak az elejtett állatok maradékain táplálkoznak. Ehelyett a szavannán évente keletkező kb. 26 ezer tonnányi egyéb módon elpusztult állat képezi az elsődleges táplálékukat. A biomok között azonban igen nagyok a különbségek és a tetemeket fogyasztó szervezetek is jelentősen eltérnek. A spektrum igen széles: légy-, hangya-, kigyó-, madár- és nem utolsó sorban magukról a ragadozó fajokról van szó (14.TA11).

14.7 KÖLCSÖNHATÁSOK A SZERVES ANYAGOT TERMELŐ, FOGYASZTÓ ÉS A LEBONTÓ SZERVEZETEK KÖZÖTT

14.7.1 A primer producensek és a lebontásban részt vevő funkcionális csoportok kapcsolata

A 14.5 pontban ismertettük a vízi környezetben működő funkcionális együtteseket. A szárazföldi viszonyok között is találunk hasonló vagy analóg csoportokat. Ilyenek az elhalt szerves anyag darabolását végzők (pl. ászkarák, földigiliszták), a már valamilyen mértékben bontott növényi anyag további darabolását folytatók (pl. földigiliszták, cserebogár és rózsabogár lárvák), a lebontó gombákat és mikorrhizát fogyasztók (pl. ugróvillások), a lebontást, mineralizációt és immobilizációt végzők (többé-kevésbé specifikus mikrobák), a mikrobákat fogyasztók (pl. protozoák, talajatkák, fonálféreg), a „nagyobb” testű detritivorokat, például az ugróvillásokat fogyasztók (álskorpiók, százlábúak, hollyvák, pókok, futóbogarak), melyek

funkcionális csoportokat képeznek. A felsorolt élőlény-csoportok hatása a vegetáció állapotára **közvetett**. Például az ugróvillások a mikrobiális lebontók és a növény közötti **versenyt befolyásolják**, ami a növények tápanyagokhoz jutásának esélyét változtatja meg. A földigiliszták, biomasz-szájukat tekintve, a legfontosabb



14/20. kép. Álskorpió (*Orchesella* sp., Pseudoscorpiones) egy ugróvillást (*Collembola*) fogyaszt © A.H. Baas/www.collembola.org

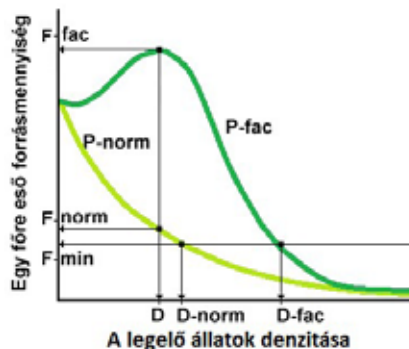
detritivorok és egyben lebontók közé tartoznak. Jelentőségük a tápanyagciklusban igen nagy és képesek közvetlenül is hatni a növényi produkcióra, például gyökerek fogyasztásával, magvak terjesztésével. Fontosabb azonban a közvetett befolyásuk, ami a talaj szellőztetését és az ürülékük felhalmozódását jelenti. A két csoport egymással is kölcsönhatásban van, hatásuk mértéke a növényi fajgazdagsággal is változik. Kísérletes vizsgálatok szerint összességében pozitív a hatásuk a föld feletti és alatti növényi növekedésre egyaránt (Partsch és mtsai 2006). További részletek a földigilisztákról a 14.TA12-ben.

14.7.2 Herbivorok hatása a lebontási folyamatra

A növényevő szervezetek szerepe elválaszthatatlan a szerves anyag lebontástól. Ez a kapcsolat főleg áttételes, azaz **közvetett** hatásokon alapul, mégis igen jelentős. Mind pozitív, mind pedig negatív hatások kimutathatók (Bardgett és Wardle 2003):

- a herbivorok kevesebb, mint 10%-át fogyasztják el az élő növényi biomaszának (10.5.1 és 24.6), vagyis nincs jelentős közvetlen hatásuk a talajba jutó elhalt szerves anyag mennyiségére;
- a herbivorok legelésükkel, rágásukkal befolyásolják az N és P elérhetőséget (25.6), a növényi másodlagos anyagcserét és olyan vegyületek termelését indukálhatják a növényben (15.3.3), melyek például gátolhatják a lebontó szervezetek működését. A növények másodlagos anyagai közvetlenül mérgezhethetik a dekomponáló szervezeteket, mikrobiális enzimeket inaktíválhatnak, fehérjékkel kötéseket létesíthetnek stb. A herbivor a növény forrásfelhasználását és -allokációját is megváltoztatja. Ugyanez az avar minőségét, a forrásbevitel módját is befolyásolhatja. Gondoljunk például a herbivor rágása következtében megnövekedett mennyiségű növényi fenoltartalomra, amely gátolja a lebontó szervezetek hozzáférését a szerves anyagokhoz (14.TA13);
- a herbivorok jelentős mennyiségű ürülékkel és vizelettel képeznek, amelyek N-tartalmú anyagai esetenként közvetlenül felvehetőek a lebontó szervezetek egyes képviselői (pl. mikrobák) által, másfelől lebontó szervezeteknek képeznek élőhelyet (pl. ganajtúró bogarak lárvái), ami újabb lebontási körbe viszi a még használható anyagokat (14.TA8);

- a herbivorok befolyásolják a növényi közösség összetételét és szerkezetét azáltal, hogy egyes növényfajokat kedvelnek, másokat elkerülnek. Ezzel a nem kedvelt növényfajok dominanciáját segítik elő. A szerkezeti változás együtt jár a lebontó szervezetek számára hasznosítható növényi anyag, vagyis az avar mennyiségének és minőségének megváltozásával is. Például az Ausztrália belső, száraz területein endemikus *Spinifex* és *Triodia* genusba tartozó fűfajokat (Poaceae) a kenguruk elkerülik, emiatt hatalmas területeket borítanak. A belőlük keletkező avar lebontását ezen az élőhelyen egyedül a természet végzi;
- a herbivorok, egyes esetekben, a dekomponáló mikroflóra „kiiktatásával” és a saját anyagcseretermékeikkel **közvetlenül** gyakorolnak hatást a növényi növekedésre az ún. denzitásfüggő **facilitáció** útján (Bianchi és mtsai 1989). Ez az állapot – paradox módon – a nagytetű legelő állatok denzitásának növekedésével következik be (14/17. ábra). A nagy mennyiségű salakanyag (ürülék, vizelet) folyamatos tápanyag utánpótlást jelent a növényeknek, melyek produkciója viszonylag erős legelési nyomás mellett is nagyobb lehet ilyenkor, mint salakanyagok nélkül. Ilyen helyzetet feltételeznek a kelet-afrikai savannákon, időszakosan, például a többszázéves gnú csordák legelése során.



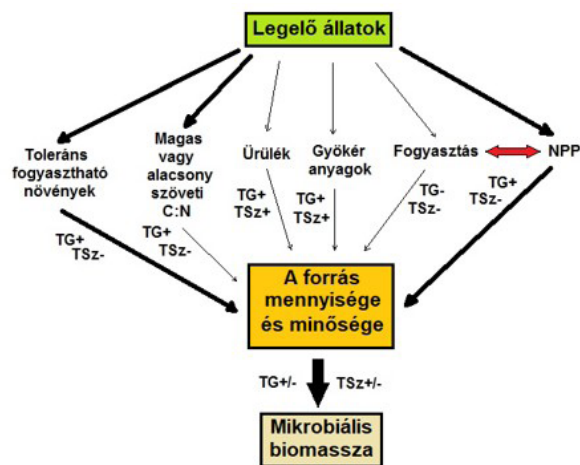
14/17. ábra. Denzitásfüggő facilitáció. A nem facilitált állapotot a P-norm görbe írja le, amely a legelő állatok denzitásának növekedésére bekövetkező exponenciálisan csökkenő egy egyedre jutó forrásmennyiséget mutatja. Feltételezésünk szerint a minimálisan szükséges táplálékmenyiség az F-min. A facilitációs görbe (P-fac) a denzitás egy adott szintjén maximummal rendelkezik, ahol maximális a legelő állatok által visszajuttatott táplálék miatti forrásnövekedés (növényi biomassa). Az F-fac pontot levéltve a vízszintes tengelyre a D értéket kapjuk. Látható, hogy milyen nagy különbség van az F-norm és F-fac forrásszintek között. De az is kiemelendő, hogy az F-min érték mennyivel nagyobb populációdensitást (D-fac) tesz lehetővé a P-fac esetében [Bianchi és mtsai (1989) nyomán módosítva].

Figyelembe kell azonban vennünk, hogy a fenti hatások nagy része közvetett és más-más módon jelentkezhet, attól függően, hogy egy **produktív** vagy **kevésbé produktív** ökológiai környezetről van-e szó. A növények számára produktív ökológiai környezet lehet például egy olyan termőhely, ahol a tápanyagok egy mély, laza szerkezetű és jó vízellátású talajból hozzáférhető, ezért a növényi ráfordításnak ellensúlyozására nem jelentős. Sokkal nehezebb ugyanezt a hatást kompenzálni egy kisebb produktivitású, félsivatagos területen. Az utóbbi környezet arra kényszeríti a növényt, hogy olyan ráfordításokat tegyen a herbivorok ellen, amelyek más

folyamatok például növekedés rovására mennek (15.TA5). Így nem meglepő, hogy az említett hatások esetenként pozitívan jelennek meg produktív, negatívan pedig kevésbé produktív ökológiai környezetben.

A **legelés** legalább két ellentétes hatást fejt ki a dekomponálókra:

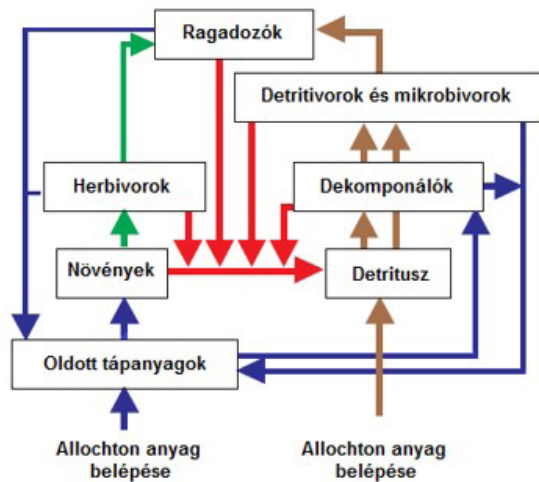
- amikor a legelő állat egy adott területen táplálkozik, egyáltalán nem bizonyos, hogy az ürüléke ugyanott hasznosul és növeli a talajmikrobák abundanciáját, mert közben elvándorolhat egy másik helyre;
- a legelő állatfajok befolyásolhatják azt is, hogy a növény miként juthat energiához és ennek pozitív lehet a hatása tápanyagban gazdag, de negatív tápanyag-szegény talajok esetében (14/18. ábra).



14/18. ábra. Útvonalak, melyeken keresztül legelő állatok befolyásolhatják a C-bevitel mennyiségét és minőségét tápanyaggazdag (TG) és tápanyagszegény (TSz) talajokon. A vastag nyílak a közepes vagy hosszú, a vékonyak a rövid időtartamú hatásokat jelzik. Rövid távon mindkét talajtípus esetében növelik a legelő állatok a bejutó C minőségét ürülékükkel, mert stimulálják a gyökérananyagok kibocsátását. Hosszú távon arrossz minőségű talajon a következmények negatívak. Ezzel szemben, tápanyaggazdag talajokon a legelő állatok hatása általában pozitív. A piros kettős nyíl a fogyasztás negatív hatását jelzi a nettó primer produkcióra [Sankaran és Augustine (2004) nyomán módosítva].

14.8 A LEBONTÓ TROFIKUS RENDSZER JELLEGZETESSÉGEI

A lebontásban részt vevő és ehhez a tevékenységhez kapcsolódó szervezetek hálózatát hosszú ideig külön **trofikus rendszernek** tekintették (14/19. ábra), amely a tradicionális táplálékhálózati felfogás szerint nem része a „földről” elhelyezkedő, primer producensekből, fogyasztóikból és azok fogyasztóiból álló hálózatnak. Ennek oka az volt, hogy szerepüket a táplálkozási hálózatra nézve alapvetően indirekt jellegűnek ítélték. Napjainkra ez a felfogás is megváltozott (19.TA5). A lebontó szervezetek táplálkozási hálózatában éppen úgy megtalálhatók a producensek



14/19. ábra. Táplálkozási hálózat vázlatos rajza, amely mind a talajfelszín feletti, mind pedig a lebontó hálózat talajszintű plusz a talajban működő elemeit mutatja. A barna nyilak a külső forrásból (detritusz) és belső folyamatokból érkező anyag lebomlását, a kékek az oldott szerves anyag mineralizációját és immobilizációját, a pirosak az autochton anyag keletkezését, a zöldek pedig a primer producensektől (növények, algák) származó biomassa sorsát mutatják [Moore és mtai (2004) nyomán módosítva].

(mikroorganizmusok), az elsődleges fogyasztók, másként legelő (hifa-fonalakat és baktériumokat fogyasztó mikrobivorok), és a ragadozók (atka- és fonálféregfajok, rovarok, százlábúak), melyek a detritivorokat zsákmányolják. A kép korántsem teljes, mert ezen a területen is kevés még az információ. A növény–herbivor–ragadozó kapcsolatok táplálkozási hálózatát **földfelszín feletti**, az elhalt szerves anyagot–mikrobákat–mikrobivorokat–ezek ragadozóit magába foglaló lebontási hálózatot **talajszintű** és **talajban működő** táplálkozási hálózatnak nevezik (III.TA4/1. ábra).

14.TA1 ABIOTIKUS LEBOMLÁS

A szerves anyag lebomlásának egyik módja az **abiotikus lebomlás**. Ebben a folyamatban lebontó szervezetek nem vesznek részt (Kurihara és Kikkawa 1986). Az elhalt szervezet saját enzimjei a pusztulás után is működnek egy ideig (autolízis) és ezáltal szénhidrátokat és fehérjéket tesznek vízben oldhatóvá. A sejtmembrán szerkezetének megváltozása, a levél felületéről, illetve mezofillumából való kimosódás, kilúgozás stb. által ezek az anyagok a környezetbe jutnak. Egy vizsgálat (Zlotin és Khodashova 1980) azt a meglepő eredményt mutatta, hogy míg erdei fafajok avarja 8-23%-ban, a fűféléké és más lágyszárúaké akár 60-70%-ban is abiotikus úton bomlik. Ennek megállapítása csak kísérleti úton, a mikro- és makroszervezetek kizárásával volt lehetséges.

Anyagok kimosódása az avarból csapadékvíz vagy folyóvíz által igen jelentős mértékű és gyors lehet. Anderson (1973) avartasakokat függesztett fel, amelyek a talajjal nem érintkeztek és mivel a nedvességtartalmuk is általában 10% alatt volt, a mikrobiális bontás sem volt számottevő. Egy év alatt az így tartott szelídgesztenye (*Castanea sativa*) levelek

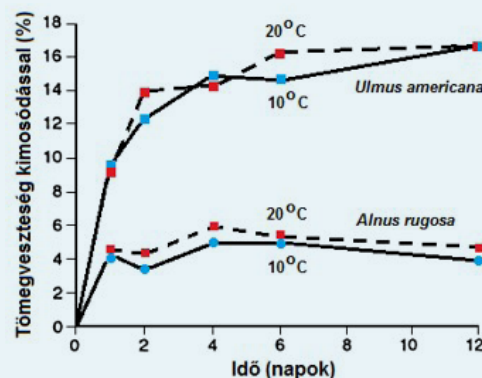
A kettő természetesen kapcsolatban áll egymással, az egyik befolyásolja a másikat és viszont, ahogy ezt kísérletekkel is bizonyították.

A talajszintű és talajban működő közösség alapvetően a lebontó táplálkozási hálózatba kívülről érkező forrásokon él, de a lebontás során már a saját trofikus hálózatában állít elő anyagokat (autochton módon), melyek növekedéséhez, szaporodásához szükségesek. Ezek között megtaláljuk a lebontó szervezetek által mineralizált anyagokat és az összes hozzájuk kapcsolódó szervezet elpusztult testét is. A lebontó hálózatban több energia halad át, mint a földfelszín feletti táplálkozási hálózatban. Az energia „tartózkodási ideje” a lebontó rendszerben hosszabb, mint másutt, mert a tápanyagok ciklizálnak (25. fejezet) egy ideig, mielőtt a növények számára elérhető lennének. Ez azért fontos, mert a szervezetekben tárolt energia földfelszíni táplálkozási hálózatba is eljuthat és a táplálkozási láncok hosszabbak lehetnek.

A lebontásban részt vevő és hozzájuk kapcsolódó szervezetek **fajgazdagsága** igen nagy és ennek további jelentősége van a hatékonyság és a kapcsolatok sokfélesége szempontjából. A fajok jelentős része generalista, tehát ugyanazt vagy hasonló forrásokat használnak, mint más fajok. Ez, mivel redundanciát is jelent a funkciókban, guildék, funkcionális vagy trofikus csoportok jelenlétét feltételezi. Ezekről azonban csak kevés ismeret áll rendelkezésre. A talajban található mikrobiális lebontó közösség biomasszája kifejezetten, míg összetétele nem, vagy csak kismértékben függ a lebontó anyagot előállító vegetáció fajgazdagságától (Carney és Matson 2005).

Érdeemes megjegyezni, hogy bizonyos **közösségek** (pl. a denevérek által lakott barlangok talaján élő közösség) csaknem kizárólag lebontó szervezetekből és azok predátoraiból állnak. A lebontó közösségek összetételéhez és azok közösség-szintű hatásaihoz lásd 14.TA14., 15. és 16.-ot.

tömegük 73%-át elvesztették. Vízi környezetben ez még jelentősebb lehet (14.TA1/1. ábra): a vízbe hullott levelek 24 óra alatt az eredeti szárazanyag-tömegük 25%-át is elveszíthetik.

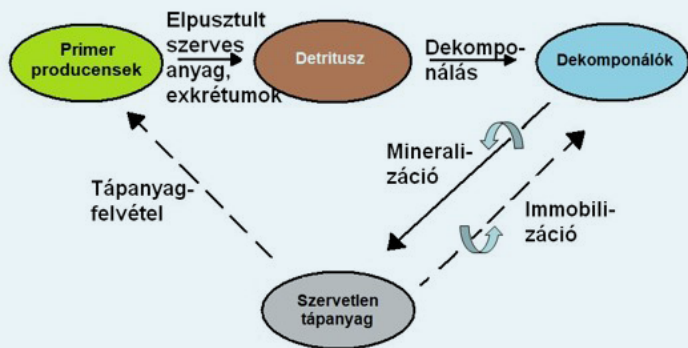


14.TA1/1. ábra. Két észak-amerikai faj vízbe hullott leveleiből kimosódott tömeg két hőmérséklet mellett. Bár a növényfajok között jelentős különbség mutatkozik, a kimosódás a 4.-6. napon éri el a maximumot. A kék színű pontok és szaggatott vonalak az alacsonyabb, a piros színű pontok és folytonos vonalak a magasabb hőmérsékletet jelzik [Allan (1995) nyomán módosítva].

A kimosódással távozó anyagok elsősorban szénhidrátok és fenolok, amelyek azután fotoreakciók eredményeként, például UV sugárzás hatására, tovább változhatnak, de a másodlagos anyagcsere egyéb termékei is gyorsan (néhány nap alatt) kijutnak a szövetekből. Hasonló folyamatok azonban már akkor zajlanak, amikor az élő levél még a növényen található: a levelekről lecsöpögő víz akár 25 mg/liter oldott szerves szenet (DOC) is tartalmazhat (Allan 1995).

14.TA2 IMMOBILIZÁCIÓ

Az **immobilizáció** („mozdulatlanná válás”, helyben tartás) fontos kölcsönhatást fejez ki a lebontó szervezetek és a növények viszonyában az elemek elérhetőségén keresztül. A két résztvevő között ugyanazon forrásokért verseny folyhat, de ugyanakkor tágabb értelemben mutualizmus formájában segítik is egymást: a növényeknek szükségük van a lebontó mikroorganizmusokra, hogy elemi formában lévő tápanyagokhoz jussanak. A lebontóknak viszont detrituszra van szükségük, hogy fedezzék energiaigényüket. A növénynek szükséges források a lebontók által mineralizált vegyületek (NH_4^+ , NO_3^- stb.) és elemek (N, P, S stb.). **Kezdetben a lebontó szervezetek saját növekedésük céljára helyben tartják (immobilizálják, azaz testanyagukba építik) ezeket az anyagokat**, így a növények nem, vagy csak kis mértékben jutnak hozzájuk. Ez az állapot addig tart, amíg friss szerves anyag elérhető a lebontási folyamatban. A mikrobiális szakasz lecsengése után a „visszatartás” megszűnik (14.TA2/1. ábra) (Daufresne és Loreau 2001).



14.TA2/1. ábra. A lebontás és immobilizáció kapcsolata. A lebontó szervezetek a lebontáskor keletkező mineralizált anyagokat felhasználják saját testük felépítésére, amíg a detrituszba került elhalt szerves anyag (növényi és saját elhalt testük) teljes lebontása végbemegy. A növényekkel versenyben állnak ezekért az anyagokért. A fekete folytonos és szaggatott nyílak folyamatokat jelölnek, például detrituszszá alakulás. A világoskék nyílak az elemek újra felhasználását jelképezik [Daufresne és Loreau (2001) nyomán módosítva].

Minél lassabb a lebomlási folyamat, annál hosszabb ideig tart az immobilizáció. A verseny az N-limitáltság folytán – a klaszikus felfogás szerint – elsősorban a szervetlen N-ért folyik. Ez a korábbi nézőpont kissé módosult a kísérleti bizonyítékok alapján. Laboratóriumi vizsgálatokban már korábban kimutatták, hogy néhány növényfaj képes felvenni aminosavakat és

fehérjéket (kikerülve a mineralizációs lépést). Különösen a tajga területeken tapasztalják, hogy mind a mikroflóra, mind pedig a növények **szerves N-t** is használnak (Kaye és Hart 1997). A szerves N felvételének mértéke általában alacsony és bár minden biomban előfordul, az **N mineralizációja a domináns útvonal**. Ennek a kérdésnek tanulmányozására ^{13}C -vel és ^{15}N -nel jelzett glicint injektáltak egy tajga erdő talajának „humusz” rétegébe, ahol a fő állományalkotó növényfajok a fekete áfonya (*Vaccinium myrtillus*), erdei sédbúza (*Deschampsia flexuosa*), erdei fenyő (*Pinus sylvestris*) és a közönséges lucfenyő (*Picea abies*) voltak. A gyökérvizsgálatok azt mutatták, hogy a nitrogén 92, 64 és 42-42%-át, az előbbi fajsorrendben, a glicinből vették fel a növények (Näsholm és mtsai 1998). Természetesen a mikorrhizák szerepe ebben az esetben sem zárható ki.

Az immobilizáció sztöchiometriai szabályok szerint zajlik. Ismeretes, hogy a dekomponálás során a növényi szerves anyag széntartalma CO_2 -ként távozik, emiatt az N koncentrációja növekedik. Az N-t a dekomponálók mineralis formában felveszik (immobilizálják) így az akkumulálódik a szervezetükben. N kibocsátás NH_3 , vagy NO_3^- formában csak akkor történik, ha az N-koncentráció egy kritikus értéket elér. A nettó N-immobilizáció, akkumuláció és mineralizáció matematikailag leírható tömegegyenlegek formájában. A következő egyenlettel becsülhetjük az avarban lévő kezdeti N-tartalmat, ami a megmaradó C-tartalom függvénye:

$$N(C) = C \frac{r_B}{r_{L,0}} + \left(1 - \frac{r_B}{r_{L,0}}\right) C^{1-e},$$

ahol $r_{L,0}$ a kezdeti N:C arány, r_B a dekomponálók biomasszájának N:C aránya, e pedig a dekomponálók C-használati hatékonyságát jelöli (az új biomassza C-mennyisége osztva az egységnyi lebontott C mennyiségével). A dekomponálók N:C aránya nagyobb, mint a növényi elhalt szerves anyagé, ami megnövekedett N-igényt jelent, különösen a bontás kezdetén. Ha a detritusz N:C aránya nagyobb, akkor a C-használati hatékonysága is növekedik. A kritikus N:C arány, amely alatt már immobilizáció is történik, függ a detritusz kezdeti kémiai összetételétől (Manzoni és mtsai 2008).

14.TA3 A MAKROMOLEKULÁK LEBOMLÁSA

A növényi maradványok 60-90%-a víz. A maradék szárazanyagot nagyobb részben a szén, oxigén és hidrogén, kisebb részben az N, P, S, K, Ca, Fe és Mg vegyületei alkotják. Kis mennyiségük ellenére az utóbbiak rendkívül fontosak. A növényi szerves anyag vegyületei szénhidrogének (cukrok, cellulóz) és fehérjék, valamint zsírok, viaszok és olajok. Az utóbbiak zsírsavak (sztearin, olajsav stb.) gliceridjei formájában találhatóak. A ligninek, amelyek komplex fenol polimerek, igen ellenálló faanyagok (szárban és más fás részekben). Jelentős a növényi detrituszról származó „nyers fehérjék” és a mikrobiális gombaeredetű glükoproteinek, köztük

a glomalin, mennyisége is a talajban (Weil és Brady 2017). Az egyes szerves anyagok lebontási sebessége eltérő, mert más-más „ellenállást” mutatnak a lebontással szemben. Ez az ellenállás a cukrok < keményítő < hemicellulóz (komplex poliszacharid) < pektinek (poliszacharid) és fehérjék < cellulóz (komplex poliszacharid) < lignin < szuberin < kutin sorrendben nő, vagyis az utóbbiak igen lassan bomlanak le. A felsorolt anyagok közül soknak a lebontása specialista szervezetek tevékenységét igényli (lásd alább). Számítások szerint egy 4% szerves anyagot tartalmazó 30 cm mély talajréteg 400 millió kcal/ha (kb. 17 milliárd kJ) potenciális energiával rendelkezik, amely 55 tonna antracén energiataralmával egyenértékű (Brady 1984). Az előbbieket figyelembe véve, megalapozott az aggodalom a hatalmas szibériai és kanadai tőzegtelvek felmelegedéséből származó veszélyek miatt, melyet a klimatikus változások okoznak (25/3. ábra).

Számtalan példa hozható fel a mindennapi életből a lebontásban résztvevő szervezetek működésére: a penészes kenyéren keményítőt és cukrot hasznosító **penészgombák** (*Penicillium* és *Mucor* genusok fajai) növekednek; a növényi nektár és érő gyümölcs első kolonizálói az **élesztőgombák**; a silókukorica, savanyú káposzta és uborka savanyodásában **tejsavbaktériumok** vesznek részt, amelyek az elérhető cukrokat anaerob körülmények között főleg tejsavvá bontják. A tejsav azután a pH-t megfelelően alacsony szintre csökkenti, ami megakadályozza a további bontást. A kender, a len és a juta rostjainak áztatásakor szintén opportunisták baktériumok működnek, amelyek a rostokat a közöttük lévő anyagok lebontásával szabadítják fel.

Akadályokat a növényi anyag lebontásában nemcsak a strukturális poliszacharidok jelenthetnek. Gyümölcsök fermentálódása során keletkező alkohol szintén gátat szab a hasznosításnak. Nem véletlen tehát, hogy a lebomló gyümölcsön, egyes régiókban, a *Drosophila*-fajok alkoholtartalomtól függő szukcessziója alakulhat ki, amelyet a legnagyobb alkohol koncentráció mellett is aktív ecetmuslica (*D. melanogaster*) fejez be. Az ecetmuslica lárvák által termelt jelentős mennyiségű alkohol dehidrogenáz veszélytelen metabolitokká bontja le az alkoholt, sőt azt forrásként is használja.

14.TA3.1 A lignin jelentősége

Megfigyelték, hogy az avar N-tartalma általában növeli az avar teljes tömegvesztését, ami lehetővé teszi a mikrobiális C-igények kielégítését, azonban egy idő után C-limitációt eredményez. A magasabb N-tartalom azonban főként a cellulóz bontását segíti, a lignint nem. A lignin, cellulóz és nitrogén egyedi szerepe jól vizsgálható a lúdfű (*Arabidopsis thaliana*, Cruciferae) esetében, amely mára a növénygenetikusok és -fiziológusok „drozijává” vált. Létrehozhatók olyan mutációk, amelyek külön-külön alacsony vagy magas lignin-, cellulóz- vagy nitrogéntartalmúak. Az alacsony

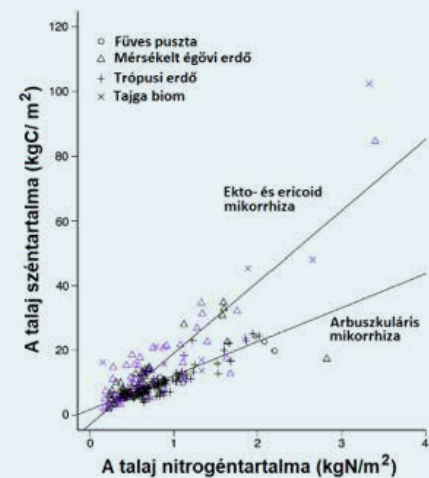


14/21. kép. Lúdfű (*Arabidopsis thaliana*, Brassicaceae) © Wikipedia

cellulóz tartalmú növények oldható C-tartalma magasabb, emiatt a lebontás során, amikor a lignin limitálná a C-elérhetőséget, a folyamat tovább haladhat. A lignin védi a sejtfal poliszacharidjait a degradációtól, de nem védi az N-tartalmú vegyületeket, így a dekomponáló szervezetek ezeket felhasználják. Tehát a lignint nem a további N-igényük miatt bontják, hanem C-szükségletük következtében. A három vegyületsorozat kölcsönhatásában a lignin játszik szabályozó szerepet, a meglehetősen labilis cellulóz pedig a dinamikát befolyásolja. A cellulóz C-forrásként szerepel, amely a további ligninbontást teszi lehetővé, ugyanis mintegy „előkészíti” a lignolitikus enzimek szintézisét.

14.TA4 A MIKORRHIZÁK LEBONTÓ TEVÉKENYSÉGE

Kísérletes bizonyítékok mutatják, hogy az arbuskuláris mikorrhiza elősegíti a nitrogén felvételét az immobilizáció ellenére is. A legtöbb növény hajszálygyökereibe a *Glomus* nemzetségbe tartozó gombák fonalai hatolnak be, amelyek elősegítik tápanyagok hatékonyabb felvételét. A lándzsás útifű (*Plantago lanceolata*) és az angol perje (*Lolium perenne*) esetében izotópos jelöléssel mutatták ki, hogy a mikorrhiza gomba nemcsak az N-felvételt segítette elő a növények számára, hanem bonyolult szerves anyagok lebontásában is részt vett (Hodge és mtsai 2001). Ez fontos új megállapításnak minősül, mert korábban azt gondolták, hogy a mikorrhizák szerves anyag bontására nem képesek. A mikorrhizák lebontó tevékenységének különösen nagy jelentősége van tápanyagszegény területeken, például csarabosokban, ahol sok szabad aminosav van a talajban. Az ekto- és ericoid mikorrhizák képesek növekedni fehérjén, kيتينen, pektinen, cellulózon, hemicellulózon és keményítőn is, de nem képesek az avart bontani (Talbot és mtsai 2008). Az ekto- és ericoid mikorrhizák által dominált élőhelyeken a növényfajok (egy egység N-re számítva) 70%-kal több C-t tartalmaznak, mint az arbuskuláris mikorrhizákkal együtt élő fajok (14.TA4/1. ábra). Valószínű, hogy a növények a mikorrhizák segítségével **versenyeznek** az elérhető nitrogénért a szabadon élő mikrobákkal, amelyeknek szintén szükségük van N-re (Averill és mtsai 2014). Egyes esetekben



14.TA4/1. ábra. Az ekto- és ericoid mikorrhizával rendelkező növények (az ábrán a lila jelek által meghatározott egyenes) kb. 1,7-szer több C-t képesek felhasználni vagy tárolni (nitrogén egységre számítva), mint az arbuskuláris mikorrhizával (fekete jelek alapján meghatározott egyenes) együtt élő [Averill és mtsai (2014) nyomán módosítva].

az ektomikorrhiza szolgáltatta a felvehető P-t is. A P kb. 50%-a szerves formában van jelen a talajban, amit a növények nem képesek felvenni. Különlegessége a foszfor megszerzésének azonban az, hogy a trópusi területeken azon növényfajok gyökérzete, amelyek szimbionták segítségével N-kötésre képesek, nagyobb mennyiségben bocsát foszfatázokat a talajba, mint az N-t nem kötő fajok és gyakrabban kapcsolódnak arbuskuláris mikorrhizák is az előbbiekre, mint az N-t nem kötő fajokra. Ez megmagyarázza az N-kötő fajok sikerességét egy N-ben gazdag, de P-hiányos környezetben (Nasto és mtsai 2014).

A mikorrhiza jelenléte a gyökérszűrőkön lényegesen megváltoztatja a gyökér kémiai, morfológiai, élettartamát és a kibocsátott anyagokat. Az ekto- és endomikorrhiza egyaránt módosítja a gyökér sajátosságait, de másképp. (Az előbbi elsősorban a tajga és mérsékelt égöv fainak gyökerein fordul elő.) Eddig arról nem voltak adatok, hogy vajon az elhalt gyökerek lebontásához is hozzájárulnak-e indirekt módon. Az ektomikorrhiza általában megnöveli a gyökerek N-tartalmát, emiatt azt várnánk, hogy ezek lebomlása gyorsabb is lehet. Ellenben a vizsgálatok (Langley és Hungate 2003) azt mutatják, hogy az elérhető N-t elsősorban az ektomikorrhiza használja ekkor fel és kötött formában (pl. kitin) tárolja, azaz a saját testét építi belőle, ezért lassítja a bomlást. Az endomikorrhizák csak kismértékben befolyásolják a gyökerek kémiai összetételét.

A mikorrhizák jelenléte egy fontos kérdést is felvet: profitálnak-e a fungi-, a mikrobi- és a detritivorok, illetve a mezofauna egyes elemei (televényféreg, talajatkák, ugróvilások stb.) a jelenlétükből? Kísérletek azt mutatták, hogy sem a biomasszájuk, sem az egyedszámuk nem növekedett. Viszont, a mikorrhizák jelentőségét a C-fluxus befolyásolásában esetenként nagymértékben csökkenthetik a velük táplálkozó ugróvilások, melyekből 5-50 ezer egyed/m² fordul elő természetes körülmények között.

14.TA5 BRUTTÓ ÉS NETTÓ NITRÓGEN MINERALIZÁCIÓ

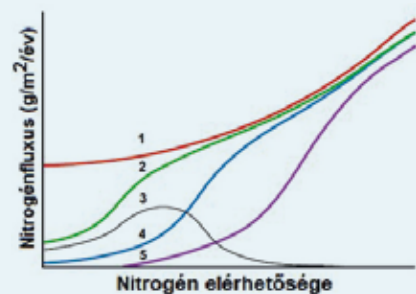
Minden szerves nitrogén, ami végső soron ammóniává és nitráttá mineralizálódik, először oldott formába (DON) kerül, mert a talajmikrobák csak ebben az állapotban képesek felvenni. Emiatt a DON nitrogéntartalma és a talajban megjelenő nitrát mennyisége jelentősen eltér és indokoltá teszi közbülső mennyiségek megkülönböztetését (14.TA5/1. ábra). A DON fluxusa nagy a többi N-fluxushoz képest. A **bruttó N mineralizáció** ($N_{\text{bruttó}}$) az **elhalt szerves anyagban található összes nitrogén** felszabadítását jelenti a mineralizáció során, függetlenül attól, hogy immobilizálódik-e vagy sem. Mennyisége nyilván a talajban elérhető szerves anyag mennyiségétől és a lebontó mikroorganizmusok tömegességétől függ. A **nettó N mineralizáció** ($N_{\text{nettó}}$) ezzel szemben a **szervetlen nitrogén** (pl. ammónium és nitrát) **akkumulációjának mértéke** egy adott időintervallum alatt a talajban. Az utóbbi akkor dominál, amikor a mikrobiális növekedést a C-mennyiség limitálja. Általában akkor a legnagyobb az akkumuláció, ha például a mikrobivorok jelentősen csökkentik a dekomponáló mikrobák

számát, mert ekkor kisebb az immobilizáció.

A nettó N mineralizáció megfelelő mérőszáma annak, hogy N-ben gazdag talajokban mennyi N érhető el a növények számára. Ezekben a talajokban C-hiány van és a mikrobák a DON-t használják az N megszerzésére, tehát nem versenyeznek az N-ért a növényekkel. A felesleges N-t ammónium formájában kibocsátják. A kellően

fertilis talajokban (pl. lombhullató erdők talaja) az éves nettó N mineralizáció megközelítőleg azonos a növények által felvett nitrogénnel. Ezzel szemben a tundrán a növények kénytelenek DON-t felvenni, itt tehát a nettó N mineralizáció kisebb, mint az az N-mennyiség, ami a növényeknek szükséges (Chapin és mtsai 2011).

Ahogy az várható, az N-hez képest növekvő ligninmennyiség, vagy a lignin koncentrációjának növekedése önmagában szignifikánsan csökkenti a nettó N mineralizációt. Az avar mennyisége, vagy az avar N-tartalma viszont nem korrelál a nettó N mineralizációval, bár kapcsolatuk nyilvánvaló, azaz alacsony és magas avarmennyiség esetén egyaránt van mineralizáció (Scott és Binkley 1997), mert a levelek lignintartalma jóval alacsonyabb, mint a fás növényi részeké.

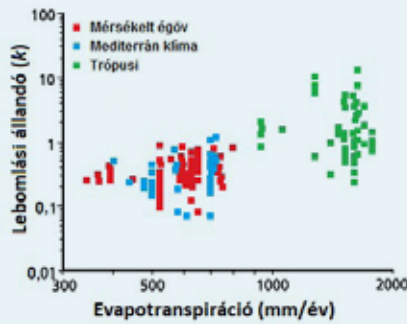


14.TA5/1. ábra. A nitrogén mineralizációja során a talajban található nitrogénforrások változása és mennyiségi viszonyai. 1 = DON, amely a legnagyobb részt alkotja és kiindulási forrása a többinek. 2 = mineralizált N bruttó mennyisége ($N_{\text{bruttó}}$). 3 = immobilizált N-mennyiség. 4 = a mineralizált N nettó mennyisége. 5 = nitrifikált N-mennyiség [Chapin és mtsai (2011) nyomán módosítva].

14.TA6 GLOBÁLIS ÉS REGIONÁLIS TRENDEK A LEBONTÁSBAN

14.TA6.1 A lebontás globális és regionális vonásai

A lebontás globális, regionális és helyi szabályozásában eltérő tényezők működnek. Felvetődik, hogy a lebomlási együttható (k) variációjából mennyiben részesednek külön-külön, illetve együttesen a klimatikus tényezők (hőmérséklet, csapadék), a lignin:N arány, valamint a lombavarban található kémiai anyagok ezeken a léptéken. A három lépték hierarchikus rendszert alkot (Aerts 1997), amelyben az **elsődleges szabályozást globális léptéken** egy összetett klimatikus tényezőnek, az **evapotranspirációnak (ET) tulajdonítják**. Az ET az időegységenkénti tömegvesztéssel szoros lineáris (14.TA7/1. ábra), az egyes biomokban mért átlagos k -értékkel pedig exponenciális kapcsolatot mutat (14.TA6/1. ábra). A lignin:N arány és az avar kémiai tulajdonságai globális szinten nehezen értelmezhetők, viszont jelentősek regionális és helyi szinten. A lignin:N arány és az avarban



14.TA6/1. ábra. Az évi átlagos evapotranspiráció (ET) és a lebomlás sebességének összefüggése nemlineáris kapcsolatot mutat. A legnagyobb értékeket a trópusi területek mutatják. Az összefüggés az ET egymagában is jelentős szerepét bizonyítja a k -érték variációjának meghatározásában. Mindkét tengely logaritmikus beosztású [Aerts (1997) nyomán módosítva].

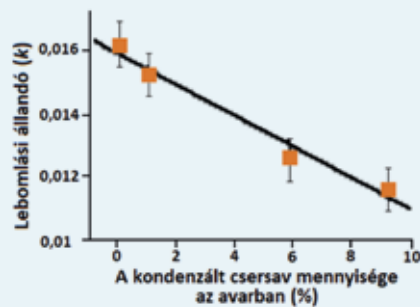
és az N-tartalom együttesen pedig csak kb. 16%-át magyarázza a k -variációjának (Zhang és mtsai 2008). A lombvar globális átlagos k -értéke 0,58 g/év, a faanyagé 0,05–0,1 g/év, a gyökéré pedig 0,83 g/év. A lebomlás szabályozásában globálisan a szerkezeti paraméterek (szövetdenzitás, felület–tömeg és tömeg–térfogat arány) fontosak, míg a kémiai elemek sztöchiometriája jelentősen változik, bár az említett szerkezeti tulajdonságokkal kovariálnak (Zechmeister-Boltenstern és mtsai 2015).

14.TA6.2 A mikrobiális biomaszta globális eloszlása

A talajban 0–30 cm mélység között található mikrobiális biomaszta jelentősen eltér biotok között. Xu és mtsai (2013) 3422 adatot gyűjtöttek különböző biotokból és a biomaszta mellett a C:N:P arányt is meghatározták. Az utóbbi 42:6:1-nek adódott, a globális mikrobiális C és N biomaszta pedig $16,7 \times 10^9$ tonna C-re és $2,6 \times 10^9$ tonna N-re becsülték 0–30 cm talajmélységben. Szembetűnő

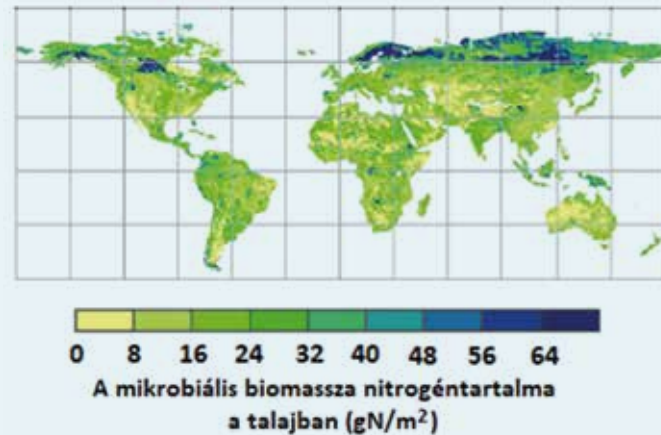
található másodlagos anyagcserében keletkezett kémiai anyagok (elsősorban a polifenolok) növekedésével a lebontás sebessége csökken (14.TA6/2. ábra).

A felsorolt tényezők egyedi részesedése a k -érték variációjából rendszerint kisebb, mint 50%. Javul a helyzet, ha több faktort együtt vesznek figyelembe. Például a trópusi területeken az ET és a lignintartalom együttesen kb. 78%-át, a tajga biotomban az ET



14.TA6/2. ábra. Két nyárfafaj (*Populus angustifolia* és *P. fremontii*) keresztezéséből származó hibrid négyszer nagyobb mennyiségben tartalmaz ún. kondenzált csersavakat, mint a szülőfajok. Ha egy vízi dekomponáló rendszerben a csersav mennyiségét az avar szárazanyag-tartalmának százalékában növelik, akkor a lebomlási együttható értéke csökken, mert a csersav gátolja a lebontó szervezetek aktivitását. A függőleges tengelyen a k -érték egy nap alatti csökkenésre vonatkozik [Whitham és mtsai (2006) nyomán módosítva].

a mikrobiális biomaszta egyenetlen globális eloszlása (14.TA6/3. ábra). Különösen nagy a mikrobiális biomaszta



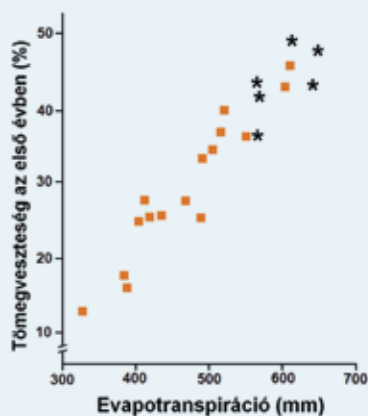
14.TA6/3. ábra. Mikrobiális biomaszta globális eloszlása a felső 30 cm-es talajrétegben, nitrogéntartalom alapján mérve. Az ábra jól mutatja a tajga biot kiugróan magas mikrobiális biomaszta, amely a hatalmas tőzegttelepekkel és erdőségekkel függ össze [Xu és mtsai (2013) nyomán módosítva].

a tajga erdőségekben és a tundra tőzegttelepein, és kisebb a nagy kiterjedésű füves pusztákon és a trópusi esőerdőkben. Ezzel szemben a mérsékelt égövi lombhullató erdők hasonló értékei meglepően alacsonyak. Nyolc tőzeges és két ásványi talaj vizsgálata során magas bakteriális „fajgazdagságot” mutattak ki a molekuláris módszerekkel Finnországban. Az összesen 13 törzset, 30 osztályt és 155 genust magában foglaló együttesben a főbb taxonómiai csoportok a Proteobacteria, Acidobacteria, Actinobacteria, Bacteroidetes, Planctomycetes és Verrucomicrobia voltak.

Más vizsgálatok kimutatták, hogy globális léptéken a talaj mikrobiális biomaszta mennyiségének elsődleges meghatározója a talaj nedvességtartalma (a variancia 34%-át magyarázta) és a hőmérséklet csak másodlagos.

14.TA7 AZ EVAPOTRANSPIRÁCIÓ ÉS AZ N-ELÉRHEŐSÉG SZEREPE A LEBONTÁSBAN

A talaj hőmérséklete és nedvességtartalma igen lényeges a lebontási folyamatokban és általában ezek összefüggésében fejezik ki annak sebességét. A hőmérséklet és a nedvesség kombinációja, az evapotranspiráció szorosabban jelzi a tömegveszteség mértékét, mint a két változó külön-külön (14.TA7/1. ábra). A tajga övezetben a hőmérséklet és a talaj víztartalma döntő a lebontási folyamatokban. Míg ezek ebben a földrajzi övben elsősorban gátló hatásúak, mert csak lassú mikrobiális lebomlást engednek meg, ami tőzegesedés felé halad, a trópusokon gyorsítják a lebomlást és a sebesség inkább a talaj és az avar minőségén, valamint a klimatikus hatásokon múlik.



14.TA7/1. ábra. Az evapotranspiráció szoros összefüggést mutat az első évben mért átlagos avartömeg veszteséggel. A négyzetek és a csillagok két fenyőfaj tűleveleinek tömegváltozását mutatják [Coûteaux és mtsai (1995) nyomán módosítva].

akár 14 évet is jelenthet (Coûteaux és mtsai 1995).

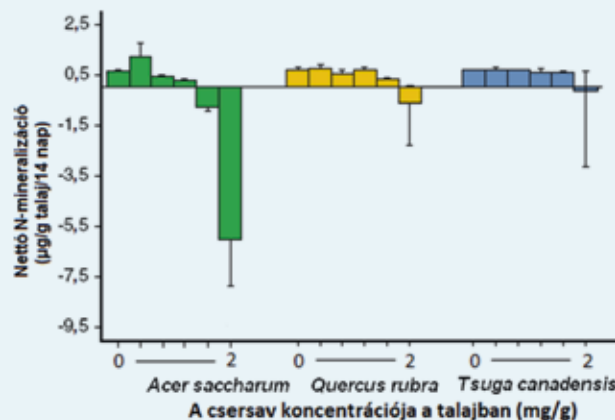
Az oxigén elérhetősége a bomlás kezdetekor alapvetően meghatározza a folyamatok útját és eredményét. Ha oxigén is jelen van, akkor a cukrok szén-dioxidá alakulnak. Ellenben anaerob feltételek mellett a fermentáció alkohol és szerves savak felé vezet, ami a későbbi folyamatokban részt vevő szervezetek milyenségét határozza meg (pl. a pH csökkenése kevésbé kedvez a bakteriális aktivitásnak és jobban a gombákénak).

A leggyakoribb természetes anaerob bomlási környezet általában az üledékes tó- és tengerfenék, de oxigénmentes környezet a víztestben is előfordul: például az 1470 m mély Tanganyika-tó már 100 m-től lefelé oxigénmentes a metánt oxidáló baktériumok tevékenysége következtében, amelyek az összes oldott oxigént felhasználják (Rudd 1980). A sekély tavakban a vízfénkre süllyedt és üledékkel még be nem temetett szerves anyagot aerob baktériumok bontják, melyek a vízben oldott O_2 -t használják. Ha jóval mélyebbre kerül a szerves anyag, ott a feltételek már teljesen oxigénmentesek és csak speciális anaerob respirációs mechanizmussal rendelkező baktériumok működnek, amelyek nem oxigéntípusú terminális szerves elektron akceptor rendszert használnak. Denitrifikáló, szulfátredukáló és metántermelő baktériumok találhatóak a legmélyebb zónákban. Míg a tengerek szulfátban gazdagok és emiatt az üledék szulfátbontó baktériumokkal ellátott rétege vastag, addig az édesvízre ez nem jellemző, inkább metántermelők találhatóak. Ugyanakkor kivételek is előfordulnak a mély tavak között, az 1600 m mély Bajkál-tó például a tófenékig oxigénben gazdag.

A legtöbb ökoszisztémába – az agrártevékenységből és a megnövekedett atmoszférikus N-lerakódásból – nagyobb mennyiségű N jut be napjainkban, ami alapján szintén a lebontás gyorsulását várhatnánk. Mi több, a fokozott N-elérhetőségnek a primer produkció növekedésével együtt kell járnia, ennek további következményével, a fokozott avarkeletkezéssel. Ismeretes

Például trópusi sík- és hegyvidéki területeken a lebomlást dominálón a klimatikus faktorok határozták meg (Ostertag és mtsai 2022). Jamaicában 15 növényfaj avarjának bomlását vizsgálták hegyi esőerdőkben. Az első évben a tömegvesztesség 27-96% között volt a humusz fajtájától és az avar N- és P-tartalmától függően. Az az időtartam, amely az avar 95%-os tömegvesztéséhez szükséges, széles sávban mozog az esőerdőkben: 3 hónapot, de

azonban az is, hogy a **megnövekedett N-elérhetőség megváltoztatja a közösség fajösszetételét**, a szukcessziót és végső soron az avar kémiai összetételét. A 14.4.2 alapján már tudjuk, hogy az N-ben és ligninben gazdag avar a mikroorganizmusok tevékenységének eredményeként a lebontásra igen ellenálló komplexeket hozhat létre. A magas N- és fenoltartalom kölcsönhatása a fehérjékkel olyan kötést eredményez, hogy azok nem lesznek elérhetőek a dekomponálók számára és a folyamat leállhat. A különböző növényfajokból származó csersavak, természetesen koncentrációfüggő módon, akár 50-300%-kal is csökkenthetik az N-mineralizációt (Talbot és Finzi 2008, 14.TA7/2. ábra).



14.TA7/2. ábra. Az N-mineralizáció (\pm szórás) mértéke csökken magasabb csersav-koncentrációk hatására, mert a lebomlásra váró szerves anyaggal a csersav stabil komplexet képez. A kísérletben a három fajfajból kivont csersavat 0; 0,03; 0,07; 0,13; 0,68 és 2 mg/g koncentrációban adták hozzá a talajhoz, majd a mikrobiális aktivitást mérték NO_3^- és NH_4^+ mennyiségének megállapításával. A nettó N-mineralizációt a kontroll és csersavval kezelt talaj teljes szervesetlen N mennyiségének meghatározásával mérték [Talbot és Finzi (2008) nyomán módosítva].

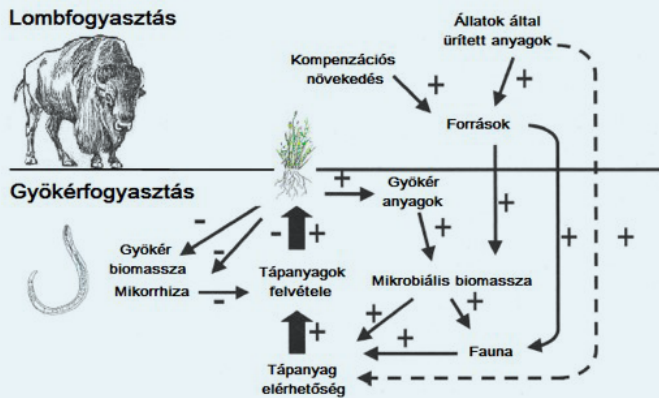
Alacsony csersav-koncentráció mellett nagyobb az N immobilizációja, magas koncentrációnál pedig a lebomlásnak ellenálló polifenol–fehérje komplex keletkezik. E gondolatmenet mentén Aerts és mtsai (2003) kimutatták, hogy füves pusztákon, a növények számára hosszú távon kísérletesen megnövelt tápanyagelérhetőség a képződő avar mennyiségét jelentősen megemelte, de egyáltalán nem fokozta a lebontás sebességét. Általánosságban az a kép alakult ki, hogy az avarlebontás mértékét jellemző jelentős variabilitást egy sor tényező magyarázza és ezek között az avart produkáló növényfaj felolvasáselei és más kémiai anyagai meghatározóak.

14.TA8 GERINCES ÉS GERINCTELEN HERBIVOROK ÉS A LEBONTÁSI FOLYAMAT

A feltételezés szerint a herbivorok háromféle módon befolyásolják a producens–lebontó visszacsatolásokat: (1) a forrás mennyiségének megváltoztatásával; (2) a forrás minőségének megváltoztatásával; és (3) a vegetáció funkcionális

összetételének megváltoztatásával (Bardgett és Wardle 2003). Szorosan a témánkhoz az első kettő tartozik, a harmadik tárgyalását lásd a 10.6.1-ben.

Az **első** lehetőség a talajba visszatérő szerves anyag mennyiségének változását jelentheti. A herbivor a tápnövény fiziológiáját befolyásolja, ami a biomassa változásában, a forrásmegosztásban, a hajszálygökrzet képzésében és – főként – a gyökerek által a talajkörnyezetbe bocsátott anyagokban mutatkozik meg. Mindezt összefoglalóan a 14.TA8/1. ábra illusztrálja.



14.TA8/1. ábra. A lomb- és gyökérfogyasztásból származó visszacsatolások, amelyek tápanyaggazdag legelőkön befolyásolják a növények tápláltságát és elérhetőségét a herbivorok számára. A domináns növényfajokat egy sor direkt (szaggatott vonal) és indirekt (folytonos vonalak) pozitív és negatív hatás éri herbivorok, növények és a talajlakó szervezetek irányából. Mindezek megakadályozzák, hogy szukcesszionális változások következzenek be. A nem produktív és tápanyagszegény ökoszisztémákban nincs kompenzációs növekedés és a legelés csökkenti a nettó primer produktiót, ami a talajszervezetek fajgazdagságának csökkenéséhez vezet. A gyökérfogyasztást egy fonálféreg, a lombfogyasztást egy bolygy jelképezi [Bardgett és Wardle (2003) nyomán módosítva].

Legalább két módon befolyásolhatja a talajszint feletti és alatti herbivoria a talajba visszatérő szerves anyag mennyiségét. Ezek egyike a **rövidtávú hatás**, amelynek a legfontosabb eleme a gyökér által kibocsátott anyagokban beálló változások. A növények nagy mennyiségben bocsátanak a talajba C-tartalmú anyagokat (sokszor a fotoszintetikumok >50%-át!), amelyek a heterotrof mikroszervezetek növekedését és aktivitását befolyásolják. Mindez pozitív visszacsatolást



14/22. kép. *Heterodera glycines* fonálféregjait által okozott gumók szója (*Glycine max*, Leguminosae) gyökerein © Elizabeth Bush, Virginia Polytechnic Institute and State University, Bugwood.org

eredményez az N-ellátásban olyan növényeknél, amelyek legeléstoleránsak (pl. a réti perje, *Poa pratensis*). Például egy fonálféreg (*Heterodera trifolii*) által a gyökérzónában károsított pillangósvirágú növényfajból (fehér here, *Trifolium repens*) alacsony fertőzöttség esetén nagy mennyiségű nitrogén került a talajba, amit egy

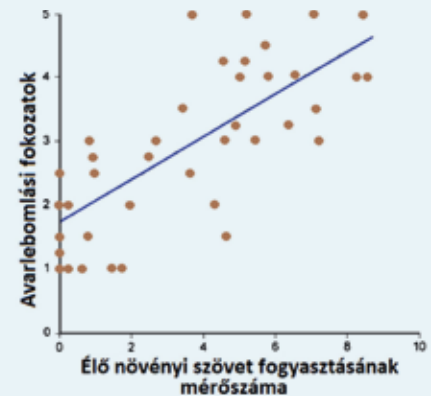
szomszédos fűfaj (angolperje, *Lolium perenne*) hasznosított (Bardgett és mtsai 1999). A **hosszútávú hatás** formájában (pl. folyamatos legelés ugyanazon a helyen) a herbivor befolyásolja a talajba visszatérő szerves anyag mennyiségét, így indirekt módon a nettó primer produktiót (24.3).

A **második** befolyásolási lehetőség az állati ürülék és vizelet talajba jutásán keresztül jelentkezik és lényegében rövidre zárja az avarlebomlási útvonalat, de viszonylag kis területen fejt ki hatását. A lombfogyasztás a tápanyagban gazdag legelőkön gyakran növeli a megmaradó lomb tápanyagtartalmát, úgy, hogy a legelt növény megváltoztatja a tápanyagok elosztását vagy több tápanyagot vesz fel a talajból, melyet a felgyorsult mineralizációs folyamatok tesznek lehetővé.

A herbivorok azonban a növényi **másodlagos anyagcsere termékek indukcióját** (a termelés fokozódását) is **okozzák**, melynek hatása a talajszervezetekre – több tanulmány szerint is – negatív lehet. Grime és mtsai (1996) 54 növényfaj fogyaszthatósági indexét állapították meg két, meglehetősen széles tápnövénykörű állatfaj, a cirádás éticsiga (*Helix aspersa* [jelenleg *Cornu aspersum*]) (10/16. kép) és a házi tücsök (*Acheta domestica*) esetében. Irodalmi adatokat felhasználva az általuk vizsgált fajok közül 43 növényfaj avarjának lebomlási sebességét tudták összegyűjteni. Ezeket összehasonlították az általuk elvégzett fogyaszthatósági kísérletekben kapott indexekkel és szoros, szignifikáns pozitív korrelációt kaptak a két változó között (14.TA8/2. ábra).

A feltételezés ui. az volt, hogy azok a vegyületek, melyek csökkentik a zöld növényi szövet fogyaszthatóságát, hasonló hatást válthatnak ki a dekomponáló szervezetekre nézve is. Az ábra azt mutatja, hogy a könnyen fogyasztható zöld növényi szövet egyben könnyen le is bomlik. Ebből a korrelációból azonban még nem következethetünk ok-okozati összefüggésre, de valószínűsíthetjük, hogy a lebontó fajokra is ugyanazok a vegyületek ugyanazok a hatottak és a válaszaik is hasonlóak voltak.

Annál is inkább, mert egy másik vizsgálatban nem mutattak ki ilyen összefüggést a herbivor rovarok általi lombfogyasztás és az avar lebomlásának sebessége között egy



14.TA8/2. ábra. Negyvenhárom növényfaj fogyaszthatóságának és lebomlási mértékének korrelációja. Az élő szövet fogyasztottságát két generalista növényevő faj (egy csiga és egy rovar) táplálkozása alapján mérték. A két faj táplálkozásából becsült fogyasztottsági mérőszámokat átlagolták. Az avarlebomlási fokozatokat az eredeti száraz tömeg százalékos veszteségei alapján képezték. A lineáris korreláció szignifikáns ($r=0,75$, $p<0,001$) [Grime és mtsai (1996) nyomán módosítva].

malajziai trópusi esőerdőben, 40 faj vizsgálatával. Az is tanulsága az utóbbi vizsgálatnak, hogy a herbivor rovarok táplálkozása nem eredményez pozitív visszacsatolást a C és más tápanyagok ciklusában (Kurokawa és Nakashizuka 2008). Érdekes megemlíteni, hogy a rovarok által rágott tűlevelű vagy lombhullató fák lombjáról lecsurgó esővíz nagyobb mennyiségben tartalmazott oldott szerves szénvegyületeket és kisebb koncentrációban ammónium- és nitrát-eredetű nitrogént, mint a nem rágott fák esetében.

Fent leírtakkal ellentétes hatások is tapasztalhatók: a detritivorok és dekomponálók befolyásolják a növényi másodlagos anyagcsere termékek és a növényi ellenálló-



14/23. kép. Őszibarack-levéltetű (*Myzus persicae*, Aphididae)
© David Cappaert, Bugwood.org

gyakoroltak a zöld őszibarack-levéltetű (*Myzus persicae*) szaporodására (Scheu és mtsai 1999).

Figyelembe kell venni a herbivor legelésintenzitása és a dekomponáló folyamatok összefüggését is. A tapasztalatok szerint a közepes intenzitású legelés (ez a talajsint feletti biotéma kb. 45%-ának elvonása) esetében a leghatékonyabb a dekomponálás (a nettó N mineralizáció 60-270 $\mu\text{g N/g talaj}$), vagyis ez szolgáltat elegendő mennyiségű N-t a növények növekedéséhez (Shariff és mtsai 1994). A legelés azonban szerkezeti változásokat is okoz. A juhlegelés növelte a talajban a mikrobiális biotémát és aktivitást, de a közösségszerkezetet is megváltoztatta. Az erőteljes legelés a talaj baktériumközösségének kedvezett (gyors bakteriális ciklusokat okozott), az kevésbé intenzív pedig a gombaközösségnek (lassú ciklusok gombákkal) (Bardgett és mtsai 1998). Az erőteljes legelés kedvez az immobilizációnak, mert növeli a baktériumaktivitást.

A herbivoria és a dekomponálás kapcsolata a **vízi** és **szárazföldi** rendszerekben jelentősen eltér. A vízi rendszerekben nemcsak a herbivoria mértéke, hanem a lebontás sebessége is nagyobb. Ez azzal függ össze, hogy a vízi detritusz tápanyagtartalma magasabb, a detritivorok és dekomponáló szervezetek növekedése gyorsabb, táplálékfogyasztása nagyobb. Viszont a lebontott detritusz abszolút mennyisége nem különbözik a két rendszerben. Ennek háttere az, hogy a vízi rendszerekben kevesebb detritusz képződik, de gyorsabban lebomlik, a szárazföldi rendszerben fordítva. Így a tápanyag ciklus a vizekben gyorsabb, a detritusz akkumulációja viszont kisebb (Cebrián és Lartigue 2004). Mindez a herbivor fajtól és a növényi anyagtól (pl. plankton *versus* edényes növényzet) is függő folyamat.

14.TA8.1 A legelés ellentétes hatásai

A herbivorok legelésének és ürüléküknek együttes hatása a lebontási folyamatokra kizárásos kísérletekkel vizsgálható. Sankaran és Augustine (2004) több területen a nagytestű növényevőket (impala, kafferbivaly, zebra stb.) elkerítéssel kizárta, illetve másutt engedte legelni ezeket a herbivorokat. A kísérletben, melyet Kenyában, száraz szavannán végeztek, azt tapasztalták, hogy az elkerített területen, 2 év alatt, a mikrobiális biotéma nagyobb volt, a mikrobiális N 20-37%-kal, a C 25-47%-kal volt magasabb, mint a legelt területeken. A legelés tehát negatív hatású a mikrobiális közösségre, annak ellenére, hogy a tápanyagban gazdagabb helyeken a legelés hatására kompenzációs növényi biotéma növekedés is jelentkezett (10.5.1.2). A csökkent mikrobiális abundancia a legelt területeken, a legelés miatt talajba jutott kisebb mennyiségű szénnek tulajdonítható. Mivel a mikrobiális biotéma arányos a detritusz C-bázisával, a legelt területeken hiányzó (elfogyasztott) növényi biotéma csökkentette a dekomponálók abundanciáját. Viszont nem minden közösség viselkedik az előbb leírt módon. Míg a tundra biotéma végzett kísérlet azonos eredménnyel zárult, addig a Yellowstone Nemzeti Parkban (USA) végzett hasonló munka azt mutatta ki, hogy a mikrobiális biotéma 35-40 év legelés után sem csökkent, sőt a legelés határozottan serkentő hatású volt (Tracy és Frank 1998).

Chapman és mtsai (2003) két növényevő rovar hatását vizsgálták fogékony és rezisztens tápnövényük által képezett avar mennyiségére, képződésének dinamikájára, az avar minőségére (kémiai összetételére) és lebomlására. A rovarfajok, egy pajzstetűfaj (*Matsucoccus acalyptus*) és egy lepkefaj (*Dioryctria albobittella*) hernyója, a répafenyő (*Pinus edulis*) hajtásain, illetve azokban élnek. A vizsgálatok szerint mindkét herbivor hatásával növelte a fogékony növény N-tartalmát és az N-tartalom növekedése csökkentette a C:N (38%-kal a pajzstetűk és 34%-kal a lepkefaj hernyói) és lignin:N arányokat a lehullott avarban. Az N-tartalom 50%-kal növekedett a pajzstetűkre fogékony növények esetében, összehasonlítva rezisztens fenyő egyedekkel. A pajzstetű hatása ezenkívül emelte az avar P-koncentrációját és az évente lehullott avar mennyiségét is. Az előbbiekből alapján az avar lebomlása gyorsabb lett. Úgy látszik, hogy a nevezett növényevő rovarok megváltoztatva a levelek kémiai tulajdonságait, serkentik a tápanyag körforgását (14.TA8), ez azonban nem tekinthető mutualizmusnak (10.TA7). A herbivor rovarok hatására megváltozott kémiai összetétel mögött az a folyamat áll, hogy a levelek korábban hullanak le, és nem történik meg a tápanyagok visszaszállítása.

14.TA9 ELHALT HETEROTROF SZERVEZETEK LEBOMLÁSI FOLYAMATA

A vízi és szárazföldi élettérben elpusztult testek további sorsával külön tudományterület, a **tafonomia** foglalkozik.

Ez eredetileg a paleontológia egy ága volt. Feladata többek között a **lebomlási hely** ökológiai folyamatainak vizsgálata. Olyan kérdéseket vizsgál, mint például, hogy miként változik meg egy lokalitás növény és állatközössége, ahol a tetem lebomlott, de azt is, hogy a környezet miként befolyásolja a lebomlást.

A szárazföldön elpusztult és a talajfelszínen maradt nagyobb élőlények körül ún. **tetemlebomlási sziget** alakul ki, amely igen nagy koncentrációban tartalmaz anyagokat (főként szerves és szervetlen N-vegyületeket, valamint lásd alább), megnövekedett mikrobiális biomasza és aktivitás jellemzi (Carter és mtsai 2007). Tulajdonképpen „zavarási” helyek, melyek a saját anyagok kibocsátásán túl nagy mennyiségű további anyagot kapnak a tetemet fogyasztó/bontó szervezetek részéről (elhullott rovarok, levedlett bőrök, ürülék, tollak stb.). Egyben speciális élőhelyek is, mert a tetemen fejlődött rovarok ott bábozódnak és a jelentős N-tartalmat toleráló vegetáció jelenik meg. A nagyobb, sertés vagy juh méretű, tetemek lebomlásának főbb állomásai:

- autolízis-szakasz a halál beállta után,
- kolonizáció legyek által,
- anaerob bomlás,

melynek kezdeti szakasza az emésztőszervekből származó baktériumok (*Clostridium* és *Bacteriodes*) aktivitása; ennek során zsírsavak és gázok (CH_4 , H_2S , NH_3) keletkeznek, és a tetem felfújódik,



14/24. kép. Elpusztult pettyes szarvas (*Axis axis*, Cervidae) teteme [c] bomlási szakaszban] az indiai Kaleodeo Nemzeti Parkban
Fotó: Török János

- majd a bőr felszakad, és nagyobb felületen folytatódik a lebontó szervezetek működése,
- az ún. „aktív bomlás” szakasza, amikor a tetem gyors tömegcsökkenést mutat, a testfolyadékok elszívárogznak a talajba és létrejön a lebomlási sziget, majd a léglárvák elhagyják a testet,
- az ún. „száraz stádium”, melyben további felszíni bomlás nem figyelhető meg, ehelyett a talaj N- és C-tartalma növekedik (lásd alább) és növényi vegetáció jelenik meg a lebomlási sziget körül, végezetül
- a „maradványok” stádium, amelyben a növényi növekedés intenzív a lebomlási szigeten is.

A tetembomlási helyen, egy év után 0,76% N, 3,25% C-tartalom mérhető a kontroll terület 0,05-0,13% N és 0,20-0,52% C-tartalmához képest. Egy nagytestű (300-700 kg) állat tetemének „hatása” 5-10 évig megmarad. A talajban történő lebomlás lényegesen eltérő jellegű, lassúbb folyamat és a talaj tulajdonságaitól és nedvesség viszonyoktól függően mumifikálódástól a teljes lebomlásig terjedő spektrumon zajlik, és az anaerob bomlás az uralkodó.

A temetőbogarak (*Nicrophorus* genus fajai) biológiája és ökológiája a maga komplexitásában (szülői gondoskodás) kiemelkedik a detritivorok között, ezért ezen a helyen röviden ismertetjük.

A bogarak valószínűleg olfaktorikus ingerek alapján találják meg az elhullott kisemlős (pl. rágcsáló) tetemét. Ha a tetem bomlása már előre haladt, például húslégy lárvák találhatók benne, a bogár esetleg csak táplálkozik belőle. Friss vagy majdnem friss tetem esetén indul meg az eltemető tevékenység. A párba állt temetőbogarak a testsúlyuknál rendszerint sokkalta nagyobb tetemet a megfelelő (puhább talajú) helyre szállítják vagy helyben elássák. Ez akár 20 cm mélyre is történhet.

Az elásott tetem sorsa attól függ, hogy milyen mélyre kerül. [A sekélyen elásott tetemre légyfajok tojásokat rakhatnak és azt a kikelő lárvák elfogyaszthatják. A megfigyelések szerint a bogarak szárnyfedői alatt és a testen másutt tartózkodó atkák (*Poecilochirus necrophori*) segítenek a tetem légytojásoktól való tisztán tartásában, mert ezekkel és a fiatalabb léglárvákkal táplálkoznak. A bogár



14/25. kép. Temetőbogár (*Nicrophorus humator*, Silphidae) imágó mutualista atkákat (*Poecilochirus necrophori*, Acari) szállít © Nick Goodrum

és az atkák viszonya tehát mutualisztikus.] A hím és a nőstény bogár eltávolítja a tetemről a szőrt és ezzel a légytojásokat is. A tetemet a bogarak gömbszerű csomóvá dolgozzák és közben a nyálukkal vagy az ürülékükkel is bevonják, amelynek antibiotikus hatása távol tartja a gombákat. A pázás után a nőstény bogár a tetemet körülvevő kamra falában képezett költőüregbe helyezi a tojásait. Ezután is a pár, de a nőstény mindenképpen a kikelő lárvákkal marad. A tetemen kisebb mélyedést készít, amelybe előre emésztett anyagot juttat. A lárvákat a hangadószerével csalogatja az etetőhelyre, és esetenként eteti is őket. Csak a bábozódásuk kezdetekor hagyja el a kamrát. Az ivadék gondozásuk tehát fejlett, a szülői ráfordítás jelentős, az utódszám alacsony (5. fejezet). Egyes temetőbogárfajok jelenleg kipusztulással veszélyeztetettek.

14.TA10 SPECIALIZÁCIÓ A KOPROFÁGIÁBAN

A *Canthon quadriguttatus* ganajtúrófaj több egyede is a Peruban élő egyik kabócámajomfaj (*Callicebus brunneus*) egyedeinek analízis tájéka körül tartózkodik folytonosan (14.TA10/1. és 2. képek). A frissen kibocsátott ürülék után ledobják magukat a talajra és hasznosítják azt az utódaik számára (kommentarizmus), majd fejlett szaglászuk segítségével ismét visszarepülnek a gazdaállatra (Jacobs és mtsai 2008).



14/26. kép. *Canthon quadriguttatus* (Scarabaeidae), a kabócámajom (*Callicebus brunneus*) testén élő ganajtúró © B. Ratcliffe, doi: 10.1590/S1519-566X2008000600003



14.TA10/1. kép. A *Callicebus brunneus* (Pitheciidae) kabócámajomfaj szőrzetén több *Canthon quadriguttatus* ganajturó bogár egyed látható (kör)
© J. Aben in [Jacobs és mtsai (2008)].



14.TA10/2. kép A *Callicebus brunneus* (Pitheciidae) kabócámajomfaj anális nyílása körül *Canthon quadriguttatus* ganajturó bogarak várakoznak az ürülékre
© J. Aben in [Jacobs és mtsai (2008)].

előtt nem volt nagytestű herbivor, ezért az endemikus ganajturó genus (*Saphobius*) tagjai a tengeri madárfajok ürülékén

és tetemein éltek (Stavert és mtsai 2014). Az ausztráliai juh- és marhatartás természetellenes állapotot hozott létre a hatalmas kontinensen, ahol csak a helyi herbivorok (kenguruk) ürülékének felhasználására specializálódott ganajturó közösség létezik. A haszonállatok elterjedése következtében hamarosan minden területen nagy mennyiségben

halmozódott fel a kiszáradt és le nem bontott ürülék. Az ürülék alatt a növényzet kipusztult, tehát a legelők fokozatosan tönkrementek. Egy további bonyodalom, hogy károsnak mondható légyfajok viszont képesek a marhaürülékben szaporodni [pl. a selymes döglégy (*Lucilia sericata*), amely haszon-



14/27. kép. Selymes döglégy (*Lucilia sericata*, Calliphoridae)
© böhringer friedrich

állatok sebeibe, ürülékbe és tetemekbe egyaránt rak tojásokat]. Olyan ganajturó bogárfajra volt tehát szükség, amely elég gyorsan tevékenykedik ahhoz, hogy a légyfajok kompetitora legyen. Ha ui. az ürülék eltemetése nem következik be 6 nap alatt, akkor egy újabb légnemzedék kelhet ki. A probléma megoldására Dél-Afrikából importáltak ganajturó bogarakat. Az 1963 óta tartó megfigyelések és kísérletek az *Onitis* genusba tartozó fajok kellő hatékonyságát mutatják.

14.TA11 NEKROFÁGIA

A detritivorokkal összehasonlítva a **nekrofág szervezetek** alapvetően mások. Lényegében **inkább specializált ragadozók**, mert ugyanazzal az enzimatikus „felszereltséggel” rendelkeznek. (Nagyon sok valódi ragadozó alkalomszerűen dögöt is eszik.) Általában a lebontást a mikroflórához sorolt szervezetek és a gerinctelen detritivorok kezdik. Sok esetben egy harmadik csoport, a már szintén említett **dögevők** („scavengers”) még ezeket is megelőzhetik, és

teljes egészében eltávolítják a tetemet, mielőtt lényeges bontási folyamat indulhatna meg. Ilyenek a sakálók, keselyűk, hollók, marabuk stb. Náluk is jelentősek a funkcionális csoportok és nem hiányoznak a specialisták sem. A tetemen élő fajok spektruma igen széles, amiben a tetem mérete, időszakos elérhetősége stb. is szerepet játszik. Például a nagyon ellenálló inak és puhább csontok is lebomlanak a *Lucilia* légyfajok lárvái által termelt kollagenáz hatására. A haj és tollak alkotórésze a keratin, amelyet egyes bogárfajok (Dermestidae család fajai) és molyfajok (Tineidae család fajai) is képesek bontani. Ezen rovarok közébe olyan erős redukáló anyagot termel, amely elbontja a keratin peptidláncait összekötő kovalens kötéseket. Az Onygenaceae családba tartozó gombák a szaru (tülök) és toll anyagát is lebontják. Az elpusztult csigák testét is specialista (a *Sarcophaga* és *Calliphora* genusokba tartozó) légyfajok hasznosítják (14.TA9).

Az élő madarak tollazatán is megtalálható (bár elsősorban talajlakó) és az elhullott tollak bontására is képes *Bacillus licheniformis* keratinázt termel, amely tollak β -keratin mátrixát hidrolizálja könnyen felvehető oligopeptidekké. A baktérium gyorsabban képes bontani a pigment nélküli fehér, mint a melanintartalmú sötét tollakat (Goldstein és mtsai 2004). A baktérium tevékenysége annyira jelentős, hogy bizonyítottan tekintik azt a hipotézist (pl. Burtt és Ichida 2004), mely szerint a északról dél felé haladva a madarak tollazata azért válik sötétebbé, mert a sötétebb, melanizált toll jobban ellenáll a magasabb páratartalom mellett gyakoribb és aktívabb keratin bontó baktériumok tevékenységének. Tudnunk kell azonban, hogy a madarak tollazatán előforduló színek több, sokszor ellentétesen ható faktorok (fény–árnyék viszonyok, szexuális szelekció, rejtőző vagy éppen aposzematikus viselkedés, a táplálékból felvett anyagok, toll nanoszerkezet stb.) szelektív hatásaként jöhetnek létre (Laczi és mtsai 2019, Hegyi és mtsai 2022).

Egy kísérlet során azt vizsgálták, hogy kistestű rágcsálók tetemeit különböző évszakokban milyen sebességgel és milyen szervezetek távolítják el. Az eredmények azt mutatták, hogy a mérsékelt övi élőhelyeken **nyáron és ősszel a baktériumok, gombák és gerinctelen detritivorok általi lebontás 7-8 nap alatt végbement** azokon a tetemen, amelyeket ez idő alatt nem találtak meg dögevők (Putman 1983). Becslések szerint húslegyek lárvái a kisméretű (rágcsáló) tetemek 80%-át fogyasztják el nyáron. A dögevők általi tetemeltávolítás ilyenkor kisebb arányú, de sokkal gyorsabb. **A téli-tavaszi időszakban a (mikrobiális és egyéb) lebontás lassú vagy megáll**, a dögevőknek elegendő idő áll rendelkezésre, hogy nagyobb arányban találjanak meg tetemeket. A tetem mérete is megszabja a dögevő típusát. A mérsékelt és tajga övben a juh méretét meghaladó tetemeket medvék, farkasok, rókák, hollók, keselyűk, illetve egyes sasfajok, a meleg égövi területeken főleg a keselyűk, marabuk és hiénák fogyasztják. Természetesen ez nem mindig következik be és a gerinces dögevők hiányában a gerinctelen detritivorok és a mikroflóra nagyon jelentős szerepet játszanak.

14.TA11.1 Nekrofágia a vízben

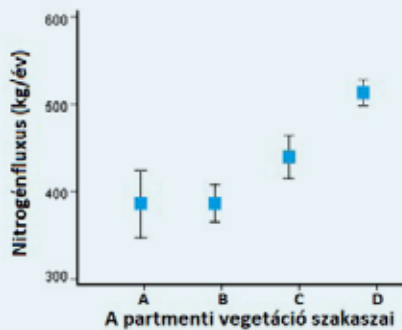
Jelentős különbségek vannak a tetemek vízi és szárazföldi eloszlásában és megjelenésében. Az édes- és tengervízben elpusztult kistestű állatok tetemei lebegő vagy sodródó POM-nak minősülnek, melyet más szervezetek elfogyasztanak, a nagyobb tömegű tetemek viszont többnyire a fenékre süllyednek, ahol bentikus ragadozók és opportunisták fogyasztják el őket (14.TA11/1. kép). A vízi ökoszisztémák szoros értelemben



14.TA11/1. kép. Pusztulása után a mély-tengeri fenékre süllyedt lábasfejű (*Brachioteuthis* sp, Brachioteuthidae) tetemén lakmározó tengeri csillagok (*Nymphaster diomedea*) és rákok (*Paralomis multispina*)
© doi: 10.1098/rspb.2017.2096

vett háromdimenziós rendszerek, amelyekben az elhalt szerves anyag keletkezése és lebomlása szétkapcsolódik, mert elsodródik vagy lesüllyed. Ez éles ellentétben áll a szárazföldi rendszerek „két-dimenziós” jellegével. Az utóbbiban, ha nem távolítják el dögevők, a lebomlás is ugyanott zajlik a tetemet használó szervezetek szukceszziójával. A vízi rendszerekben a baktériumok általi bontás rendszerint a víztestben lényeges,

a tengerfenékre érkező tetemeket főleg a makrofauna fajai kolonizálják igen nagy egyedsűrűségben. Jellemző különbség az is, hogy míg a szárazföldön egy nagyobb méretű herbivor tetemét egy nap alatt eltüntetik a dögevők, a mélytengeri körülmények (alacsony hőmérséklet és igen nagy nyomás) közepette egy bálnatetem az eltakarító szervezetek százalékszereinek nyújt forrást (csaknem 200 faj akár 45 ezer egyed/m² denzitásban is táplálkozhat a tetemen) esetenként akár egy évig is (Beasley és mtsai 2012). Egyes esetekben a mélytengeri körülmények között is gyorsabb lehet a tetemek elfogyasztása. Egy vizsgálatban delfinfajok 50-100 kg tömegű darabjait helyezték 4000-4800 m mélyen a tengerfenékre és alkalmas eszközökkel figyelték. A tetemdarabokon már néhány órán belül megjelentek egy, a Macrouridae családba tartozó halfaj, a *Coryphaenoides armatus*



14.TA11/1. ábra. DNY-Alaszkában a Lynx Creek mentén végzett vizsgálat a lazacokból származó nitrogén mennyiségének meghatározására, amely a partmenti vegetációba jut. Az első három adat kontroll mérés eredményei: A = a nitrogén természetes ülepedése + a patak által a felső szakasról szállított, illetve a csapadékkal az erdőből bejutott mennyiség; B = olyan szakaszon mért érték, ahol barnamedvék jelen voltak de lazacok nem; C = az ivást követően elpusztult lazacetemekből a patakba és a parti zónába jutó nitrogén. D = a barnamedvék ragadozása után a részben elfogyasztott lazacok lebomló teteméből származó nitrogén. A négyzetek átlagértékek, a függőleges vonalak a 95%-os konfidencia intervallumok [Helfield és Naiman (2006) nyomán módosítva].

egyedei, valamint nagy egyedszámban a Lysianassidae családba tartozó felemáslábú rákok (Jones és mtsai 1998).

Közismert a lazacok jelentősége a táplálkozási hálózatokban a tajga ökoszisztémák egyes területein és a halak ívási időszaka alatt. A témánk szempontjából elsősorban a lazacetemek szerepét emeljük ki, amelyek fontosak a folyóparti környezet nitrogénnel való ellátásában. A barnamedvék (*Ursus arctos*) a patakba felúszó lazacok (*Oncorhynchus* spp.) átlag 37%-át ölik meg. Az elfogott lazacokkal a folyók parti zónájában táplálkoznak és jelentős mennyiségű, részben elfogyasztott tetem maradványát hagyják hátra. Ezek a természetes lebomlás során a parti erdőszélek mintegy 500 méteres sávjában 24%-kal is megemelhetik a talajban a nitrogén mennyiségét (14.TA11/1. ábra). A barnamedve tehát „kulcsfaj” (22.4) az ökoszisztéma nitrogénnel való ellátása szempontjából (Helfield és Naiman 2006). Egy másik vizsgálat szerint, amelyben a patakokban fejlődő lazacivadékokat és az ívársra visszatérő kifejlett példányokat vizsgálták (medvék és más ragadozók kizárásával), az ivadék lazacok mortalitása, majd a szaporodást követően elpusztult lazacok tetemei a patakokban elérhető évi N- és P-mennyiség felét szolgáltatták.



14/28. kép. Szaporodás után elpusztult lazacok
© Emily Campbell

A szaporodó lazacok denzitása 5-30 ezer között változott egy km² vízfelületre számítva. Az ivadékok 1-3 évig táplálkoztak az édesvízi planktonnal, ennek ellenére testtömegük 99%-a óceáni eredetű volt. Összességében megállapították, hogy igen nagy méretű szerves anyag beáramlás történik a tenger felől a tajga területek tápanyagszegény erdőszélein vízparti szakaszába (Finney és mtsai 2000).

14.TA12 A FÖLDIGILISZTÁK SZEREPE A SZERVES ANYAG LEBONTÁSÁBAN

A földigiliszták igen jelentősek a növényi szerves anyag lebontásában. Már Darwin végzett becsléseket számuk és talajalakító tevékenységük fontosságára nézve. Megfigyelés alapján kiszámította, hogy a giliszták 18 cm vastag talajréteg képzésére képesek 30 év alatt a föld felszínére kijuttatott ürülekükből. Ez évente és négyzetméterenként 5 kg ürületet jelentett. Más vizsgálatok még ennél is nagyobb értékeket közölnek.

A korábbi csoportosításukhoz [avarlakók és -fogyasztók, illetve a már humifikációs folyamatokon átesett szerves anyaggal táplálkozók (Zicsi 1977)] képest, jelenleg három fő csoportot különítenek el: kis testméretű (**epigeikus**, azaz a talajfelszínen, az avarrétegben élő), nagytestű (**anöcikus**, amelyek mélyebb talajrétegekben élnek, de avart fogyasztanak) és közepes-, nagytestű (**endogeikus**, amelyek szerves talajanyagokkal táplálkoznak). A három fő csoport hat funkcionális egységre osztható pigmentáció, viselkedés, tápanyag, talajmélység stb. alapján. A legújabb vizsgálatok (Hsu és mtsai 2023) azonban feltárták, hogy ezek

nem képeznek jól körülhatárolható egységeket, inkább átmenetek találhatók közöttük, sőt a ^{13}C és ^{15}N jelölésekkel végzett vizsgálatok kilenc izotóppal azonosítható táplálkozási típust („niche-t”) különített el, melyek alapvetően a tápanyag (lombavar → talaj szerves anyag kontinuum) jellegében tértek el.

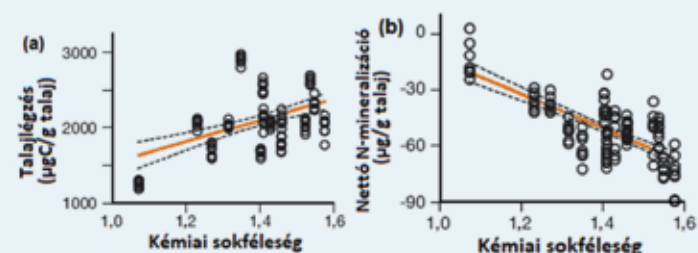
Gyertyános-tölgyeseinkben az avarbontásban fontos szerepet játszó földigilisztafajok (*Lumbricus polyphaemus*, *Dendrobaena platyura platyura*, *D. p. depressa* és *D. p. montana*) egy m^2 -re számított denzitása 3,2 és 8,1 egyed, biomasszája pedig 1,6 és 7,6 g között volt. Négy *L. polyphaemus*/ m^2 denzitást véve alapul, hektáronként kb. 3 tonna avarat fogyasztanak el és kb. 8 tonna ürülékét képeznek évente (Zicsi 1977). A szendehelyi mintaterületen (Nógrád vármegye) élő **anőcikus** gilisztafajok éves avarfogyasztása 2,9 t/ha volt (azaz 75,9%-a az éves avarprodukciónak), ürülékprodukciónak pedig kb. 22 t/ha volt. A vértesi mintaterületen vizsgált **nem anőcikus** gilisztafajok éves avarfogyasztása 935 kg/ha volt, ami a lehullott éves avarmennyiség 30,9%-ának felelt meg és az ürülékprodukciónak 7,6 t/ha-nak adódott (Zicsi 1974).

A hazai vegyes állományú erdőkben a hárs, kőris és juhar lombja a következő év áprilisára eltűnik, míg a gyertyáné csak júniusra, a nagytestű avarlakó *Lumbricus* és *Dendrobaena* genusba tartozó fajok táplálkozásának eredményeként. Az egyik faj, az erdei giliszta (*L. polyphemus*), amelynek denzitása a 2500 egyed/ha-t is elérheti, kb. 3 kg/egyed/év szárazanyagban mért talajmennyiséget szállít a felszínre (Zicsi 1983).

14.TA13 NÖVÉNYI MÁSODLAGOS ANYAGCSERETERMÉKEK ÉS A LEBONTÁS

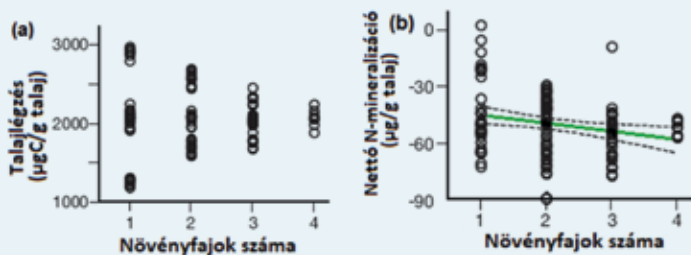
Általában több növényfajtól származó kevert avarminták lebomlási sebessége a növényekre jellemző kémiai tulajdonságokkal is összefügg (lásd még alább is), mivel az avar lebomlásának sebessége természetesen függ a növényfaj genotípusa által meghatározott másodlagos anyagcsere-termékek (MNA-k) sajátosságaitól. A rezgőnyár (*Populus tremuloides*) például jelentős mennyiségű, a fenolvegyületekhez tartozó kondenzált

csersavat tartalmaz. A vegyület lassítja az avar lebontását, és markáns különbségek mutatkoznak a fenolmennyiségben a fagenotípusok között (Madritch és mtsai 2006). Négy alpesi növényfaj vizsgálatánál a talajlégzés intenzitása, valamint a nettó N-mineralizáció sebessége **nem korrelált a növényi fajgazdagsággal** (14.TA13/1. ábra), ellenben a **kémiai diverzitással szignifikánsan összefüggést mutatott** (14.TA13/2. ábra) (Meier és Bowman 2008a). A növényi



14.TA13/2. ábra. A talajlégzés és a nettó N-mineralizáció kapcsolata az MNA-k változatosságával négy alpesi növényfaj vizsgálata alapján. Az MNA-k avarból kimutatható sokféleségét a Shannon-féle diverzitási indexszel fejezték ki. A sokféleség (a) növelte a talajlégzést, (b) viszont csökkentette az N mineralizációját, mert a vegyületek gátolták a mikrobiális lebontást. Mindkét esetben szignifikáns volt a korreláció. A szaggatott vonalak a 95%-os konfidencia sávokat jelölik [Meier és Bowman (2008a) nyomán módosítva].

eredetű kémiai anyagok negatívan befolyásolták az N mineralizációját. A kémiai diverzitást adó vegyületek a kondenzált és hidrolizálható csersavak, az N-tartalom, az alacsony molsúlyú fenolok, más fenol vegyületek, a szerves és savas oldható frakciók, a cukrok és savas jellegű, vízben nem oldható maradék voltak. Az elhalt növényi szerves anyagban még jelen lévő jelentős élettani hatású vegyületeket a mikroflóra lebontja, az azonban nem zárható ki, hogy ilyenkor fitotoxikus anyagok is keletkezzenek, amelyek a növényegedek növekedését befolyásolhatják, vagy éppen a lebontó közösségre gyakorolnak negatív hatást. Közismert, hogy sok növényfaj olyan kémiai anyagokat juttat a gyökérszónába, amelyek más fajok egyedét gátolják a növekedésben (allelópátia). A vegyületek (legtöbb esetben polifenolok vagy terpenoidok) fitotoxikus hatást fejtenek ki. Ezek egy másik növényfajt nemcsak közvetlenül, a gyökérnövekedés gátlásával, hanem közvetve, a talajban folyamatosan zajló szervesanyag-lebontáson keresztül is befolyásolhatják. Az utóbbi a korábban már említett N immobilizációjának keretein belül valósulhat meg, amely az N-t más növények számára elérhetetlenné teszi, alacsony fenol koncentrációk mellett (Meier és Bowman 2008b). Ezekben a folyamatokban a gyakran emlegetett polifenolok különböző változatai specifikus hatásokat fejthetnek ki. Például az N-szegény talajon növekedő enyves éger (*Alnus glutinosa*) szimbioták (*Frankia* gombafajok) közreműködésével jut nitrogénhez. A balzsamos nyár (*Populus balsamifera*) kondenzált csersavai gátolják a szimbiota *Frankia* gombákat, ellenben az enyves éger saját polifenoljai ilyen hatást nem fejtenek ki (Hättenschwiler és mtsai 2005).

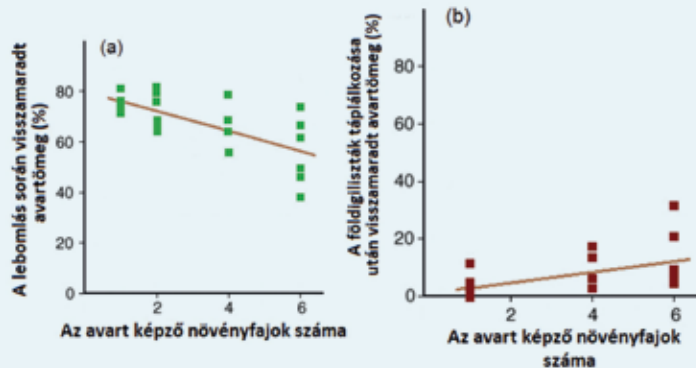


14.TA13/1. ábra. A talajlégzés és a nettó N-mineralizáció összefüggése a növényi fajgazdagsággal. (a) A talajlégzés mértéke nem függött a növényfajok számától. (b) Gyenge negatív kapcsolat mutatkozik a növényfajok száma és az N-mineralizációja között, ami a fajgazdagsággal növekvő mikrobiális aktivitásra utal. A szaggatott vonalak a (b) ábrán a 95%-os érvényességi sávot jelölik [Meier és Bowman (2008a) nyomán módosítva].

A lebontási sebesség befolyásolásának egy különleges esete a saját avar lebontásának elősegítése és gyorsítása. Egy csenkeszfajnál (*Festuca ovina*) figyelték meg, hogy a növény magas N-tartalmú környezetben olyan anyagokat bocsát a gyökérzetten keresztül a talajba, amelyek serkentik a mikrobiális növekedést a gyökérzet körül (van der Krift és mtsai 2002). A jelenség más növényfajoknál is előfordul, de nem általános.

14.TA14 A FAJGAZDAGSÁG ÉS A LEBONTÁS KAPCSOLATA

Az egyes vegetációtípusokban a keletkezett avar általában több faj lombjának keveréke, amely változatos és specialista detritivor és lebontó fajokat tartalmazó közösségeket tart fenn. Ha ebben az esetben a kémiai anyagok jelenlététől eltekintünk és csak a több növényfajtól származó **kevert avar** lebomlási sebességét vizsgáljuk, felvethető a kérdés, hogy az egyfajú és a többfajú avar lebontási sebessége eltér-e? A kialakuló kép változatos. Például egy kísérletben 6 növényfaj avarkeverékét vizsgálták egy lassan lebomló (*Quercus petraea*) és egy gyorsan (*Prunus avium*) lebomló avarral rendelkező faj jelenlétében (14.TA14/1. ábra). Az előbbi bomlása gyorsult, az utóbbié lassult (Hättenschwiler és mtsai 2005).



14.TA14/1. ábra. Növényfajok avarjának lebomlása egyfajú és különböző kombinációkban kevert többfajú avar esetén. (a) A nehezen lebomló kocsánytalan tölgy (*Quercus petraea*) avarját a *Glomeris marginata* és *G. conspersa* ikerszelvényesek egyre nagyobb mértékben bontották más fajok (*Fagus sylvatica*, *Tilia platyphyllos*, *Prunus avium*, *Acer campestre* és *Carpinus betulus*) jelenlétében. (b) A vadcserezny (*Prunus avium*) esetében az avarlebontó szervezet az *Aporrectodea longa* földigilisztá faj volt. A földigiliszták kisebb mennyiséget fogyasztottak a többfajú avarból, mint a csak vadcserezny leveleket tartalmazóból [Hättenschwiler és mtsai (2005) nyomán módosítva].

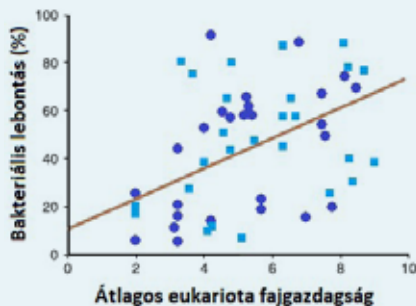
A kevert avar lebontásának esetleges nagyobb hatékonysága visszavezethető a lebontó szervezetek közötti kölcsönhatásokra. Egyrészt, a mikrogombák bakteriális eredetű degradátumokat szállítanak a tápanyagszegény helyek felé, zsírsavak, aminosavak, vitaminok újraelosztását végzik. Másrészt, a baktérium közösség diverz enzimátikus fegyvertárral rendelkezik, így a polimerek egész sorát képesek bontani egyidejűleg. Megfigyelték

facilitációt is, például gombák elősegítik baktériumok bejutását a levélszövetbe. Azonban antagonista hatások is gyakoriak, sok gombafaj bocsát ki más gombafaj növekedését gátló anyagokat. Fontos, hogy a lebontók különböző funkcionális csoportjai legyenek jelen, melyek egy-egy lebontási lépésben a leghatékonyabbak.

Másfelől azonban a lebontási folyamatban fontos a növényi fajgazdagság és növényi funkcionális sokféleség (pl. N-t akkumuláló pillangósvirágú-fajok) is. Ha nem pusztán a lebontási sebességet nézzük, hanem a különböző fajgazdagságú területek produktóját és azt a visszacsatolást, amelyet ez az N-felhasználásra gyakorol, ahogy azt Knops és mtsai (2001) tettek, egy árnyaltabb és bonyolultabb kép bontakozik ki. Több vizsgálatban bizonyították korábban a növényi fajgazdagság és produktó pozitív összefüggését és ennek hatását a talaj tápanyagelérhetőségére (20.3.2). A nettó primer produktóra visszahat a talajban zajló mineralizáció és immobilizáció. Knops és mtsai (2001) többek között azt a hipotézist vizsgálták, hogy növényi fajgazdagság növekedése befolyásolja-e a képződő biomassa minőségét (amely az eltérő fajgazdagságú parcellákon keletkezett avar összetételével kapcsolatos) és mennyiségét, amely lebontásra kerül. A szerzők 3x3 méteres *in situ* parcellákon 1, 2, 4, 6, 8, 12 és 24 fajból álló együtteseket hoztak létre őshonos vagy újonnan megtelepedett, a füves pusztákra jellemző lágyszárú növényfajokból. A parcellában keletkezett biomassa lebomlásának sebességét avar-tasakos módszerrel mérték és egy szomszédos „közös” parcellában (↔ common garden) azért, hogy az adott fajszámú parcella hatását elkülöníthessék a lebomlási folyamatban. Valamennyi parcellára a saját avarral töltött tasakot helyeztek el, a közös parcellára pedig mindegyik parcelláról származó avar-tasakot tettek. Mérték a lebomló avar C- és N-tartalmát is. Több részeredményt figyelembe kell venni a következtetések levonásához: a talajban elérhető N mennyisége exponenciálisan csökkent a növekvő növényi fajgazdagsággal; a lebomlás kezdetén elérhető N-mennyiség nem gyakorolt hatást a C-vesztés sebességére; nem volt összefüggés az avar minősége és eredete (azaz melyik parcelláról származott), valamint a lebomlás helye és a C- és N-vesztés között. Eredményeik szerint a nagyobb növényi fajgazdagság és az ezzel járó megnövekedett produktó, majd az ennek következményeként jelentkező alacsonyabb N-mennyiség a talajban, nem okozott gyorsabb avarlebomlást és N-ciklust. A nagyobb produktivitás nagyobb avarmennyiséget ad, amely azonban lebontatlanul hosszabb ideig megtalálható, ami azután a produktivitásra negatívan hat vissza, mert elérhetetlen N-tartalmat jelent. Vagyis, bár a fajgazdagság befolyásolta a kevert avar mennyiségét és minőségét, de ez nem volt lényeges hatással a lebomlásra. Hasonló eredményeket kaptak Milcu és mtsai (2008) is: sem a növényi fajgazdagság, sem a növényi funkcionális csoportok nem befolyásolták a dekomponálást. Egyes vizsgálatok viszont rámutatnak, hogy a növényi fajgazdagság az avarban a lebontó rendszer fokozott stabilitásával jár együtt (Keith és mtsai 2008), ami rendkívül fontos lehet sokfajú rendszerek megfelelő működéséhez (20. fejezet).

Lényeges azonban a táplálkozási hálózat különböző szintjeiről a detritivorokra irányuló fogyasztás is. Ennek intenzitása csökkentheti a lebontás sebességét.

A vízi rendszerekben a bakteriális lebontó rendszer fölül eukariota fogyasztó és ragadozó szintek épülnek. Felvetődik a kérdés, hogy a szerves anyagok lebontásának mértéke vagy sebessége változik-e, ha a táplálkozási hálózat fajgazdagságát (komplexitását) a lebontó szint felett növeljük? Krumins és mtsai (2006) vízi mezokozmosz kísérletekben, alacsony és magas produktív szinteken négy fajgazdagsági fokozatot hozott létre: nulla (csak baktériumok), egy, kettő és négy protozoa és kerekeselegfaj. Mindegyik fajgazdagsági fokozatot négy trofikus szinten tartották fenn: producensek (egysejtű algák, 7 genus), herbivorok (protozoák és kerekeselegfaj, 10 genus), bakteriovorok (protozoák, 11 genus) és ragadozók (protozoák, 9 genus). Minden szinten négy diverzitás kombinációt állítottak össze véletlenszerűen válogatva a genusok és fajok közül. Ezek alkották az ismétléseket. Az egyes fajgazdagsági fokozatban tehát egy producens, egy herbivor, egy bakteriovor és egy ragadozó került, a kettős fokozatba a felsoroltakból kettő és a négyes fokozatba négy-négy. A növényi anyag lebontását baktériumok végezték, amelyek minden „kezelésben” jelen voltak és „kontrollként” csak baktériumokat tartottak (*Serratia marcescens*, *Bacillus cereus* és *B. subtilis* fajokat). Az eredmények a várakozásnak megfelelően a bakteriális lebontás növekedését mutatták a növekvő eukariota fajgazdagság mellett (14.TA14/2. ábra), bár a bakteriális



14.TA14/2. ábra. A nagyobb fajgazdagságú táplálkozási hálózatban intenzívebb lebontás zajlik. A 40 napig tartó vízi mezokozmosz kísérletben fokozatosan növelt eukariota fajszám emelte a bakteriális lebontás mértékét. A kísérleteket magas (sötétkék pontok) és alacsony (világoskék négyzetek) produktív szinten végezték [Krumins és mtsai (2006) nyomán módosítva].

A detritusz alapú táplálkozási hálózatokban gyakoriak az **opportunist** táplálkozási módok és nem ritkák a hosszú táplálkozási láncok. Például a szerves C és N lebontási útvonalában a következő résztvevők találhatók egy szárazföldi rendszerben, amelyek nem feltétlenül felelnek meg trofikus szinteknek: elhalt szerves anyagot daraboló detritivorok (ászkarákok), dekomponálók (baktériumok és gombák), baktériumokat fogyasztó mikrobivor mikrofauna (protozoák, amőbák) és gombákon élő mezofauna (ugróvillások), omnivor

és ragadozó fonálféreg, fonálféregken élő és más ragadozó atkák, valamint egyéb, a mezofaunát fogyasztó ragadozó, atkákat fogyasztó hangyák, száz- és ezerlábúak (Coleman 1996). A felsorolt csoportok természetesen sokféle módon kapcsolódhatnak (19.TA5).

14.TA15 AZ AVARLEBOMLÁS ÉS AZ ÖKOSZISZTÉMA SZINTŰ FOLYAMATOK KAPCSOLATA

A lombavar lebontását befolyásoló tényezők között ki kell emelnünk a **növényi szövet szilárdsága** és a **specifikus levélterület** (az élő levéllemez egyik oldalának területe/ugyanazon levél szárazanyag tömege, pl. m²/kg-ra számítva, specific leaf area, SLA) **közötti viszonyt, amely kihathat az ökoszisztémák szerveződésére** is. Ezen elképzelés szerint a mediterrán területeken honos fászerű növényfajok sajátosságai (bőrszerű, kemény levelek; lassú növekedés, amit éppen a specifikus levélterületnek a hőmérsékleti és csapadékviszonyokkal való kapcsolata magyaráz; a levelek hosszú élettartama; a generalista herbivorok általi csökkent fogyaszthatóság stb.) olyan avar megjelenéséhez vezetnek, amely a lebontást jelentősen lelassítja. Ezek a növények természetlen talajokon növekednek, ezzel képesek megtartani ezeken a helyeken az előnyüket a lombhullató fajokkal szemben, amelyek a felsorolt sajátosságok éppen ellenkezőjével rendelkeznek. Azzal, hogy az **örökzöld** fajok avarjának lebontása lassú és a mineralizáció mértéke is alacsony, megakadályozzák a **lombhullató** fajok helyfoglalását és elterjedését.

Cornelissen és mtsai (1999) szubtrópusi, száraz területen élő örökzöld és termékeny talajon növekvő lombhullató fajok avarjának lebontását hasonlította össze. Argentínában 42, az Egyesült Királyságban pedig 72 fajt választottak ki. Vizsgálták a friss levelek szövetkeménységét és azok generalista csigafajok általi fogyaszthatóságát, valamint az SLA kapcsolatát. Az irodalmi adatok alapján a lombhullató fajok SLA-ja nagyobb, a lombjuk kevésbé kemény és az avarjuk általában gyorsabban bomlik le, mint az örökzöldeké. A csigafajok (Argentínában az *Otala lactea*, az Egyesült Királyságban a cirádás éticsiga) táplálkozási preferenciáját sokválasztásos tesztben vizsgálták és egy ún. fogyaszthatósági (palatabilitási) indexszel fejezték ki. Értelemeszerűen a fogyaszthatóság nemcsak a levelek keménységétől, hanem a bennük lévő MNA-któl is függött, de ezek részleteire a tanulmány nem tér ki. A növényeket 3-3 életformába



14/29. kép. *Otala lactea* (Helicidae) a Mediterráneumban honos, nagytestű szárazföldi csiga © B. Frank

sorolták: fás fajok, lágyszárú kétszikűek és lágyszárú egyszikűek.

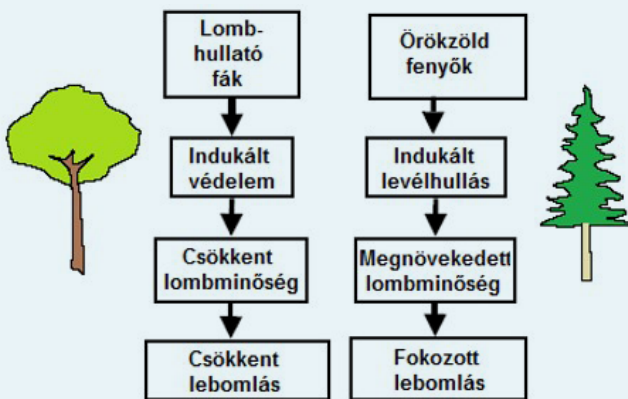
A vizsgálat szerint a friss levelek fogyaszthatósága a generalista csigafajok által szoros pozitív kapcsolatban volt az avarlebomlás során mért tömegvesztéssel és az SLA-val, de negatív viszony

mutatkozott a levélszövet keménységével. Azonban a fogyasztathatósági index az egyes életformák és filogenetikai rokonsági viszonyok szerint 4-4 csoportot alkotott. Argentínában: egyszikű fűfélék, broméliák, fás kétszikűek, lágyszárú kétszikűek; Egyesült Királyságban: fás nyitvatermők, egyszikű fűfélék, fás kétszikűek, lágyszárú kétszikűek. Az ugyanazon életformán belül a levélkeménység és a lebomlási tömegcsökkenés negatív kapcsolatban volt. Összességében azonban az argentinai fajok egy életformán belül nagyobb lebomlási tömegcsökkenést mutattak, mint az angliaiak, viszont a herbivor rágásnak jobban ellenálltak.

A kísérletek megerősítették, hogy az örökzöld fajok a fenti leírás alapján olyan avart termelnek, mely a talajban zajló bontási folyamatokat (egyben a tápanyag ciklizációt is) lassítja, ezzel nem hoz létre kedvező körülményeket a gyors növekedésű lombhullató fajok megtelepedése számára.

Mueller és mtsai (2012) metaanalízis formájában vizsgálták meg azt a kérdést, hogy vajon a lombhullató fajok növelik-e és az örökzöld fajok csökkentik-e a talaj termékenységét. A kérdés kapcsolódik a 14.TA5-ben ismertetett nettó N-mineralizációhoz (N_{netto}). A hipotézis szerint ui. a lombhullató erdő talajában nagyobb az avar lebomlás sebessége, így az N-elérhetőség is. Azonban az N immobilizációja lekapcsolhatja az N-felszabadítást a lebontási rátáról, emiatt nem szükségszerű, hogy az avar lebomlási sebessége releváns az N_{netto} tekintetében. Továbbá, az N_{netto} független az avar minőségétől és a hipotézis nem számol egyéb növényi sajátosságokkal sem (gyökér N-tartalommal, az N-ülepedéssel stb.). A 21 tanulmány összegzése alapján, amelyekben 43 lombhullató és örökzöld fajaj szerepelt, nem kaptak meggyőző eredményeket arra nézve, hogy az örökzöld fajok csökkentenék a talaj termékenységét.

Mindkét eredményt árnyalják a herbivor rovarok táplálkozása következtében a növényekben indukálódó hatások. Például az örökzöld (fenyők) és a lombhullató (nyárfák) fajok avarjának lebonthatóságát befolyásolhatja a herbivor rovarok jelenléte (14.TA15/1. ábra) A rovarok rágására reagálva a lombhullató fajok olyan anyagokat termelnek, amelyek lassítják a lebomlást,



14.TA15/1. ábra. Lombhullató (pl. nyárfák) és örökzöld (pl. fenyőfajok) fák válasza herbivor rovar táplálkozására és ennek következményeként az avar minőségére és lebomlására [Chapman és mtsai (2006) nyomán módosítva].

az örökzöldek pedig korai levélhullással válaszolnak, amely nem jár együtt a tápanyagok visszaszállításával a levelekből, ezért azok lebomlása kedvezőbb tápanyagviszonyokat teremt a talajban (Chapman és mtsai 2006). (Lásd még 14.4-et.)

14.TA16 KASZKÁDOK A LEBONTÓ RENDSZEREKBE

A **kaszád** (19.5) olyan **indirekt hatás a táplálkozási hálózat szintjei között**, amely nem a hatást elindító szint alatt közvetlenül, hanem egy szinttel alább fejt ki közvetett hatást, a közbülső szintet azonban erőteljesen érinti (19/11. ábra). Például ha három trofikus szinttel rendelkező hálózatban (növény–herbivor–ragadozó) a ragadozó hatása erős a herbivorokon, akkor szükségszerűen a herbivorhatás csekély a növényen. (A felfelé haladó kaszkád esetében értelemszerűen a kettővel magasabb szintre gyakorol hatást.) Például ha a ragadozók jelentős populációcsökkentő hatást gyakorolnak a herbivorokra, akkor az utóbbiak csak csökkent mértékben fogyasztják a növényeket, ezért a primer produkció növekedhet. Ilyen az egyik szintről „lefoló” (top-down) hatás, amely közvetve egy másik szintre hat; mind a földfelszín feletti (A), mind pedig a talajban működő (B) rendszerben előfordul külön-külön, illetve van olyan top-down hatás, amely A -t és B -t össze is kapcsolhatja. A B rendszerben zajló kaszkádolás például a földfelszíni izeltlábú **ragadozók** (szárlábúak, futóbogarak, I. szint) táplálkozása a **detritivor „lejelőkön”** (ászkarák, ugróvilások, II. szint) közvetett hatással van a **mikrobiális lebontókra** (III. szint), mert az utóbbiak mennyisége csökkenhet a nem kellően darabolt detritusz következtében. Egy másik ilyen hatás lehet a detritusz felhalmozódása mikrobiális bontás hiányában, ha az utóbbiakat a mikrobivorok nagymértékben fogyasztják (közvetlen hatás). A vízi lebontási rendszerekben például a szitakötő lárvák (A) rendszeresen táplálkoznak a kaparó és daraboló funkcionális csoportok (B) tagjaival (kérészek, álkérészek lárváival). Mivel az A és B rendszer összekapcsolt, esetenként nem egyértelmű, hogy a hatás melyik rendszerből indult el. Bizonyított, hogy az A rendszer nagyobb testű ragadozói is szívesen táplálkoznak a B rendszer detritivorjaival.

Bár több példa is ismert, amelyben teresztrisz vagy akvatikus ragadozók kaszkádot okoztak szerves anyagot lebontó rendszerekben, érdemes megjegyezni, hogy a bakteriális lebontásban a kaszkádatás azért ritka, mert a mikrobiális szervezetek gyors szaporodása kompenzálja a leelő szervezetek szintjén történő egyedszámcsökkenést (Mikola és Setälä 1998).

A táplálkozási hálózaton **felfelé** haladó hatáshullámok **egyrészt** az A hálózatba jutó fogyasztásból származhatnak a B rendszer megnövekedett populáció méretei következtében (azaz ezek források számukra), **másrészt** a mikrobiális aktivitás következtében mineralizálódással keletkezett tápanyagok növelik a primer producensek növekedési sebességét, illetve egyedszámát, ami további hatást gyakorol az A rendszer herbivorjainak és azok ragadozóinak egyedszámára.

Élőlények védekezése ragadozók és paraziták ellen

15.1 Bevezetés	348
15.2 A védekezéssel kapcsolatos fogalmak	348
15.3 Az élőlények védekezési válaszai az elfogyasztás és a parazitáltság ellen	350
15.3.1 A veszély felfedezése	350
15.3.2 A ragadozó általi felfedezés és felismerés (azonosítás) elkerülése a potenciális zsákmány által	350
15.3.2.1 Az utánzó modellje indifferens a ragadozó számára	351
15.3.2.2 Az utánzó modellje nem indifferens a ragadozó számára	352
15.3.3 A támadás, illetve az elfogyasztás akadályozása	354
15.3.3.1 Fizikai védelem	354
15.3.3.2 Kémiai védelem	355
15.3.3.3 Viselkedés és egyéb jelzések általi védelem	357
15.4 Kiváltható védelem az állatokban	360
15.5 Költség és nyereség a védekezésben	361
Támogatói anyagok	
15.TA1 Kiváltható kémiai ellenálló képesség	362
15.TA1.1 Általános vonások	362
15.TA1.2 Ökológiai következmények	364
15.TA2 A rezisztencia és tolerancia viszonya	364
15.TA3 A fenotípusos polimorfizmust fenntartó hatások	365
15.TA3.1 A szürkepettyes araszoló (<i>Biston betularia</i>) polimorfizmusát fenntartó hatások	365
15.TA3.2 A ligeti csiga (<i>Cepaea nemoralis</i>) polimorfizmusát fenntartó hatások	366
15.TA4 A fenotípusos sokféleség és a védelem	367
15.TA4.1 Az utánzó nyílméregbékák fenotípusos diverzitása	367
15.TA4.2 A védelem földrajzi eloszlása	368
15.TA5 Hipotézisek a növények védekezésére	369
15.TA5.1 Szén–nitrogén egyensúly hipotézis	369
15.TA5.2 Forráselérhetőség hipotézis	369
15.TA5.3 Növekedés–differenciálódás egyensúly hipotézis	370
15.TA5.4 Az apparencia, az élőhely minősége és a növényi ellenálló képesség összefüggése	370
15.TA6 Növények védekezése más növényfajok ellen	371
15.TA7 Gerinces herbivorok táplálkozása fizikai vagy kémiai védelemmel rendelkező növényekkel	372
15.TA7.1 A növény fizikai védelmének hatása a herbivor optimális táplálékösszetételére	372
15.TA7.2 Változó rezisztencia vagy toxinszint hatása a fogyasztóra	372
15.TA8 Védelmi allokáció többféle veszély esetén	373
15.TA9 Példák a szekvesztrálásra	374
15.TA10 A növények védekezése a patogének és herbivorok ellen	374
15.TA10.1 Patogének elleni védekezés	374
15.TA10.2 Herbivorok elleni védekezés	374
15.TA10.3 Kompenzáció és károsodás	375
15.TA10.4 Állandó és kiváltható védelem	376
15.TA10.5 Rezisztencia és érzékenység	377
15.TA11 Költség és nyereség a növényi védekezésben	377
15.TA12 Az élőlények védekezésének evolúciós vonatkozásai	378
15.TA12.1 Általános összefüggések	378
15.TA12.2 A védelmi rendszerek speciális vonásai	379

15.1 BEVEZETÉS

Az élőlények védekezési mechanizmusainak lenyűgöző változosságát figyelhetjük meg a legegyszerűbb körülmények között is. A természetes szelekció valamennyi élő szervezetben kialakította azokat az alapvető stratégiákat, melyek lehetővé teszik egy másik szervezettel általi elfogyasztás vagy parazitáltság elkerülését, a szövetvesztés csökkentését, esetleg a káros hatások előnyükre változtatását és ezek árán a szaporodási kor elérését. A védekezés **univerzális** jellegű, vagyis minden szervezetet, szárazföldi és vízi környezetben egyformán érint, a baktériumoktól, a növény- és állatfajokon át, az embert is beleértve, ezért indokolt egységes szempontok szerinti tárgyalása.

A védekezési módokat többféleképpen csoportosíthatjuk, azonban először általános fogalmi rendszerre van szükségünk. Nagy általánosságban megállapíthatjuk, hogy minden élőlény mutat **viselkedési** és **fiziológiai** válaszokat a védekezés során. Az elsőbe, csak néhányat kiemelve, a figyelmeztető jelzések (kommunikáció kémiai anyagokkal, hanggal, színekkel, viselkedéssel) és színezet vagy mintázat (apozematizmus, mimikri, mimézis, azaz rejtőzés), a nem várt ijesztő mozdulat, a kellemetlen szag, az aktív ellenállás, a gyors menekülési reakció, vagy testrészek akaratlanos leválasztása (autotomia) és számtalan más jelenség tartozik. A második csoportba a növényi és állati szervezet hormonális válasza, kémiai anyagok termelése, stressz tolerancia, detoxifikáció stb. tartoznak. Az **immunológiai** válaszok alapvetően biokémiai jellegűek, például az ízeltlábúaknál az enkapszuláció, azaz a parazita, patogén elkülönítése a szervezeten belül, a növényi táplálékra és további anyagokra adott reakciók (Shlichta és Smilanich 2012) vagy az immunkompetencia (immunválaszt adó képesség) növekedése az egyedfejlődés során. A két fő csoportot további felbontásban alább részletesebben tárgyaljuk. Teljességre nem törekedhetünk a rendkívül változatos válaszok nagy száma miatt. Ehelyett csak a fontosabb típusokból említünk példákat, azonban e könyv majdnem minden fejezetében található élőlények védekezésére vonatkozó leírásokat.

A védekezés sokfélesége **közösségökológiai** összefüggésekben is megjelenik, mert minden szervezet valamilyen módon fogyasztó és fogyasztott, ezért a hatások tovább terjednek a táplálkozási hálózatokban. A hálózatok alapját képező növényi életforma meglepő bonyolultságú világot mutat a növényevő szervezetekkel szembeni védekezésben. Mivel ennek a két szintnek a fajgazdagsága és tömegességi viszonyai minden ökoszisztéma energetikai alapját képezi, ez indokolja, hogy kiemelten foglalkozunk velük. Például a cianobaktériumok által folyamatosan termelt toxinok lényegesen befolyásolják a zooplankton közösség, első sorban a nagyobb ágascspú rákok (Cladocera) és kerekesszékűek (Rotatoria) faji összetételét. Az egyszeltes tengeri alga, az *Emiliania huxleyi* (24/14. kép) és protozoa herbivorjának (*Oxyrrhis marina*) kapcsolatát pedig azért emeljük ki, mert rendkívül fontos folyamatok részesei az anyagok körforgásában. A protozoa herbivor legelése következtében ugyanis végtermékként **dimetil-szulfid** jön létre, amely kiemelkedő szerepet játszik a Föld albedójának alakításában (25.4.3). Az *Oxyrrhis* táplálkozása közben a tengeri

algában akrilátok képződnek, melyek indukált válaszként csökkentik a protozoa herbivor táplálkozási aktivitását (Wolfe és mtsai 1997). A folyamat hasonló a magasabbrendű növények kiváltható válaszhhoz (15.TA1). A kiváltható növényi védelem például befolyásolja a növényen élő herbivorok közötti versenyt is. A növények védekezését nemcsak saját védelmi rendszerük, a mikorrhiza kapcsolat és endoszimbionták, hanem a növény-növény kommunikáció, parazitoidok vonzása, vagy a hangya-növény szimbiózis is segítheti. Különleges részét képezik ennek a változatos témakörnek a szociális életmóddal összefüggő viselkedések (pl. a kasztrandszerben élő rovarok vagy emlősök esetében).

A védekezés az egyed **rátermettségét** növeli, ezért tanulmányozása során elkerülhetetlenül felvetődnek a **ráfordítás-nyereség** (negatív korrelációk) energetikai egyenlege, a **genetikai háttér** és a **fenotípusos plaszticitás** kérdései. Ezek tárgyalása nélkül a fejezet pusztán érdekes esetleírások sorozatává válna, holott az ökológia számára a háttérokok és „mozgatórugók” megismerése az elsődleges fontosságú cél.

15.2 A VÉDEKEZÉssel KAPCSOLATOS FOGALMAK

Alább egy sor fogalom értelmezése következik, amelyek segítenek a sokféle védekezési mechanizmus elkülönítésében. A biokémiai és genetikai ismereteknek köszönhetően minden élőlényről állítható, hogy vagy állandó („beépített”, konstitutív, nem mobilizálható) vagy kiváltható (indukálható, mobilizálható), de gyakran mindkét fajta védekezéssel rendelkezik. Az **állandó védekezés** olyan viselkedést, biokémiai hátteret (vegyületeket), mozgási és testfelépítési (anatómiai) sajátosságokat takar, melyek genetikailag rögzültek és bármikor rendelkezésre állnak, hogy védelmi szerepet töltsenek be. Ilyen például a másodlagos növényi anyagcsere során keletkezett anyagok (a továbbiakban MNA-k) túlnyomó része, melyek vakuolumokban, speciális szövetekben tárolva a növényi testben – eltérő koncentrációkban – megtalálhatók, vagy egyes állatfajok által táplálékukból felvett (szekvesztrált) vagy saját bioszintetikus úton előállított és tárolt vegyületek. A **kiváltható védekezés** valamilyen külső faktor, például herbivor, ragadozó hatására jön létre bizonyos idő alatt, majd egy maximális szint elérése után intenzitása lecsökken és megszűnik. Ez a védekezési típus növény- és állatfajokban egyaránt előfordul. Például a növényi MNA-k egy része külső hatásra kezd termelődni, amelyet ún. **elicitorok** váltanak ki. Az indukció során jelentkező kémiai anyag koncentrációjának növekedését általában adaptívnek tartják. A kiváltható védekezés viselkedésben is megnyilvánulhat: a ragadozóikkal azonos víztérben élő ebihalak mozgásaktivitása csökken, ha szitakötő lárváktól származó kémiai anyagokat érzékelnek. A két fő védekezési csoportot valójában kontinuum kapcsolja össze. Csak szélsőséges esetben jelennek meg elkülönülten, és

bár mindkét végletre van példa, az élőlények jelentős részénél együtt található az állandó és kiváltható védekezés.

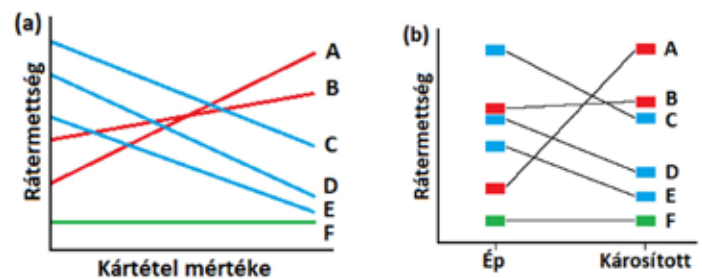
Mindkét védekezési forma lehet közvetlen és közvetett. **Közvetlen védekezés** jelenik meg, ha maga az érintett szervezet termel védekezési anyagot, mutatja a védekezési viselkedést, vagy rendelkezik azokkal a fizikai sajátosságokkal (szőrözöttség, kemény héj stb.) melyek akadályozzák az elfogyasztását. **Közvetett a védekezés**, ha más élőlények közreműködésével valósul meg, például több levéltetű- és sok növényfaj rendelkezik endoszimbionta gombákkal, melyek parazitoidok fejlődését vagy herbivor rovarok táplálkozását gátló anyagokat termelnek. Más növényfajok hangyák agresszív viselkedését használják ki. Egyes halfajok nagy csoportokban élő más halfajokat utánoznak (mimetizálnak) színezetben, mintázatban, mert ekkor kisebb az egy egyedre eső predáció veszélye. A közvetett védekezés két típusú lehet: forrásalapú és információalapú (Kessler és Heil 2011). Az ezekre ható szelekció különbözik, és eltérő állapotokat eredményez. A **forrásalapú** táplálékot és/vagy védelmet (domáciát) kínál, azaz az indirekt hatás olyan szervezetek, például hangyák, által valósul meg, melyek ezeket igénylik A táplálékot extrafloralis nektáriumok, Bell-testek képezhetik, a domácia üres töviseket, levélzugokat jelent. Ezeket elsősorban hangyafajok veszik használatba. Az **információalapú** azokat az illékony anyagokat jelenti, amelyeket a sérült növény kibocsát és a parazitoidok, ragadozók felfognak. Ezek koránt sem pontosak és állandó jellegűek, inkább esetlegesek és többféle szervezet mutat választ. Valószínű, hogy az utóbbi jár nagyobb költséggel, a már említett pontatlanság (az illékony anyagok nem „irányíthatók”) következtében.

A fenti, nagyléptékű osztályozás mellett a védelemmel/védekezéssel összefüggő finomabb válaszokat is értelmezhetővé tevő fogalmi rendszer a mezőgazdasági (növényvédelmi) és parazitológiai vizsgálatokkal összefüggésben alakult ki. Az ember évezredek óta javítja, számára kedvező tulajdonságokra szelektálja (domesztikálja) haszonnövényeit és háziállatait. Egy növényt abiotikus stresszekre, betegségekre és kártevőkre nézve akkor tekintenek ellenállónak, amennyiben ilyen külső hatások mellett is számítani lehetett termelésére. Az **ellenálló képesség** (rezisztencia) az abiotikus és biotikus hatások okozta „károsodás” (15.TA10.3) mértéke, melyet egy adott élőlény elvisel jelentős rátermettségcsökkenés nélkül (Painter 1951). Másrészt, olyan örökíthető tulajdonságok együttese, melyek csökkentik vagy megakadályozzák a „károsodását”, vagy (el)fogyasztását. Az állatok parazitákkal szembeni ellenálló képessége hasonló tartalmú. Például a csupaszkopolytús tengeri csigák (Nudibranchiata) rezisztenciája ragadozóikkal szemben méregtermelésükkel függ össze. (Az ellenálló képesség tágabb értelmű használata megkülönböztet „evolált” és „nem evolált” típust. Az első a gazda és parazita evolúciós kapcsolata során alakul ki, a második egy parazita olyan fokú specializáltságára utal, ami nem teszi lehetővé másfajú gazda elfogadását. Ebben az értelemben ez a második gazda rezisztens.)

Az ellenálló képesség és a **védelem** (defense) fogalmak azonban nem azonosak. A védelem mindig valami következtében jön létre, nem csak a célja adott. Ennek ellenére az irodalomban

túlnyomóan és mindent magában foglalóan a védelem kifejezés szerepel. Megkülönböztetésük azért hasznos (különösen evolúciós értelemben), mert míg az előbbi esetben az merül fel, hogy milyen szervezet váltotta ki, mi ellen rezisztens, az utóbbi független a kiváltó tényezőtől. A legtöbb tulajdonságról, melyet a rezisztencia hátterében gondolunk, kimutatható, hogy nem csak ezt a funkciót tölti be, mi több, nem biztos, hogy az adott ellenálló képesség miatt evolválódott. Például a fizikai rezisztencia egyik változatának tartott növényi szőrözöttség (pubescencia, trichomák) fontos funkciókat is ellát a víz- és hővesztés szabályozásában. A keménylevelűség (szklerofillia) elsődleges funkciója a kiszáradás megakadályozása, az UV elleni védelem, de fontos a szerepe a herbivoria mértékének csökkentésében is. Hasonlóak vonatkoznak az MNA-kra is (10.2.3).

Az ellenálló képességgel kapcsolatban meg kell említeni egy szervezet **fogékonyságát** (szenzitivitását), amely nagyfokú „károsodásban” és/vagy megbetegedésben mutatkozik. [A fogékonysággal nem összetévesztendő a növényekben tapasztalható ún. **hiperszenzitív reakció**, amely kórokozók (patogének) testen belüli továbbterjedésének megakadályozását célozza, mert a behatolás helye körül sejtelhalási zóna alakul ki.] Egyes növény- vagy állatgenotípusok (pl. a mezőgazdaságban alkalmazott fajták) fenotípusos sajátosságaik következtében rátermettségcsökkenés nélkül viselnek el adott mértékű „kártételt”. Ezeket **toleráns** fajtáknak vagy egyedeknek nevezik. Például ismeretesek olyan nagy biomasszával rendelkező haszonnövények („indázó” paradicsom és burgonya fajták), melyek kártevők által okozott jelentős lombzatvesztést is képesek elviselni lényeges termésnövekedés nélkül. A toleranciára jellemző a fenotípusos plaszticitás, amikor egy károsítási gradiens mentén a rátermettség **reakciónorma** (5.1) szerint változik. Evolúciós perspektívából tekintve a tolerancia egyik becslési módozata lehet, ha genetikailag rokon növények vagy állatcsoportok esetében meghatározzuk károsítás mértéke és a rátermettség közötti kapcsolatot (15/1. ábra, Strauss és Agrawal 1999). Ezt az eljárást



15/1. ábra. A tolerancia kifejezhető a károsítás és rátermettség regressziójának meredekségeként. Az (a) ábrán reakciónormákat látunk: az F-vonal a teljes mértékű kompenzációt mutatja, A és B fokozott kompenzálást (rátermettség növekedik), a C, D és E pedig a kártételnél kisebb mértékű kompenzálást (a kártétel csökkenti a rátermettséget) jelez. A (b) ábra hasonló megközelítést mutat, azonban ekkor csak két állapot van: ép (nem károsított) és egy fix mértékben károsított. Láthatjuk, hogy a genetikailag rokon (A-F) vonalak eltérő módon viselkednek kompenzációs mértékét tekintve [Strauss és Agrawal (1999) nyomán módosítva].



15/1. kép. Közönséges aranka (*Cuscuta europaea*, Convulvaceae) nagy csalánon (*Urtica dioica*, Urticaceae) © Stefan Lefmaer

alkalmazták például Koskela és mtsai (2002) a nagy csalán (*Urtica dioica*) növényi parazitája, a közönséges aranka (*Cuscuta europaea*) elleni toleranciája „költségének” megállapításakor. A tolerancia „ára” a gazda biomassza-csökkenésében jelentkezett a parazita biomasszájának növekedése hatására. A tolerancia alapvető

háttérmechanizmusainak a források **újraelosztását** (azaz azok mobilizálását és a szövetek újránövesztését), valamint a **növényi architektúrát** (lásd a fenti példát) tartják (Stowe és mtsai 2000). A tolerancia és a rezisztencia viszonya azonban még nem kellően tisztázott (15.TA2).

Az ellenálló képesség **fizikai** faktoroknak tulajdonítható, amennyiben strukturális képletek (szőrök, viasz bevonat, tövis, vastag kültakaró, szarukinövések/-lemezek stb.) akadályozzák a fogyasztást, szövetekhez való hozzáférést. **Kémiai** jellegű a rezisztencia, ha a viselkedést vagy életfolyamatokat vegyületek befolyásolják vagy gátolják. Az ellenálló képességet **horizontálisnak** nevezzük, ha a kórokozók, kártevők és ellenségek széles körével szemben hatásos, és **vertikálisnak**, amennyiben csak egyetlen fajt vagy a károsítók szűk csoportját érinti. Figyelembe véve az állandó és kiváltható védelmeket is, a rezisztencia összesen nyolcféle értelmezhető (nem ismétléses) kombinációban fordulhat elő. Ezek egyértelmű elkülönítése sok esetben nehéz, mert „kombináltan” jelenhetnek meg a hatások.

Az általánosságban vonzó anyagokat **attraktánsnak** (pl. virágszagot a beporzó szervezetek számára), a fogyasztó szervezet számára kedvező anyagokat **kairomonnak**, és ha ugyanezek az anyagok a természetes ellenségeket vonzzák a sérült növényhez, akkor **szinomonnak** nevezzük. Kontaktus nélkül, szaglás útján támadást akadályozókat **repellensnek** (pl. szúnyogokat, kullancsokat, vadakat távol tartó természetes vagy mesterséges anyagok és készítmények), az ízlelést és az azt követő fogyasztást gátlókat **deterrensnek** nevezzük (pl. kinin vagy más keserű vegyület hatása a táplálkozásra). Az **allomonok** kellemetlen szaguk vagy ízük miatt előnyösek a kibocsátó szervezet számára, mert csökkentik a károsodás mértékét, ugyanakkor a felfogó (pl. ragadozó) szervezetet nem károsítják. Összefoglalóan a fenti fogalmakban megjelenő vegyületeket **allelokemikáliáknak** nevezzük (Whittaker és Feeny 1971). És végül egy általános fogalom: **szisztémikus** egy hatás, ha az élőlény testében mindenütt jelen van.

15.3 AZ ÉLŐLÉNYEK VÉDEKEZÉSI VÁLASZAI AZ ELFOGYASZTÁS ÉS A PARAZITÁLTSAG ELLEN

15.3.1 A veszély felfedezése

A potenciális állati zsákmányt veszélyeztető hatások (ragadozás, parazitálás) detektálásában az élőlény (evolúciós fejlettségétől függő mértékben) valamennyi érzékszerve részt vesz. A veszély detektálása nehezen, vagy egyáltalán nem különíthető el annak „megérzésétől” (anticipálásától), mert közvetlen észlelése esetleg már túl késő a túléléshez. Éppen ezért minden jel egyszersmind veszélyjelzésként is felfogható. Ez a „jobb félni, mint megijedni” stratégia általános. Az emlősök esetében az amigdala agyi terület újabban megismert „félelembecslő moduljának” vizsgálata is megerősíti, amely a veszély detektálása és a megfelelő válasz közötti kapcsolatot hozza létre kevesebb, mint 100 msec alatt.

A legősibb rovaraxonokban (Dyctioptera, Orthoptera) a test anélkül végénél található cercuszokon nagy számban található szőrök, melyek **mechanoreceptorok** és a légmozgásváltozásokra érzékenyek. Az ingerületet egy közeledő test által keltett légnyomásváltozás hozza létre, amely azonnali menekülési reakciót vált ki. Míg egy ép cercusszal rendelkező erdei tücsök (*Nemobius sylvestris*) 79%-ban képes egy hátulról közeledő objektumot észlelni, addig a cercuszaitól megfosztott csak 48%-ban, ami arra utal, hogy egyéb érzékszervek is részt vesznek a veszély detektálásában (Dupuy és mtsai 2011).

Ezen a helyen csak hivatkozni szeretnénk azokra a közismert anatómiai és az ezekből következő viselkedési tulajdonságokra, mint a **látó-** és **hallómező** sajátosságai potenciális zsákmány állatoknál (pl. a herbivorok 360°-os, a ragadozók előre irányuló látómezejé). A lehetséges veszély megismerésének és későbbi elkerülésének a ragadozó alapos tanulmányozása is része (pl. a paradicsomhal vizsgálódó viselkedése ragadozóhal jelenlétében, Csányi 2002).

15.3.2 A ragadozó általi felfedezés és felismerés (azonosítás) elkerülése a potenciális zsákmány által

A ragadozók reakcióival ebben a fejezetben nem foglalkozunk. A zsákmány által adott válaszokat Ruxton és mtsai (2004) két csoportra osztják.

- Egy élőlény a ragadozó vagy parazita általi **felfedezést** és **azonosítást** elkerülheti. Ilyen viselkedési válasz: 1. a környezeti háttérbe való beolvadás (rejtőzés, mimézia), amely nemcsak vizuális, hanem kémiai ingerekhez is kapcsolódhat; 2. olyan színezet és mintázat, amely „megszünteti” a test körvonalát; 3. a testszillett csökkenése háttér megvilágításban színezéssel vagy biolumineszcenciával, 4. a test „átlátszósága”.

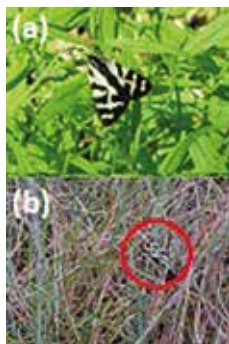
- A második csoportot azok alkotják, melyek a zsákmány felfedezését követően a ragadozó **támadását**, illetve **táplálkozását** akadályozzák: 1. másodlagos védelem, amelybe morfológiai (mechanikai, fizikai) és a kémiai módszerek tartoznak; 2. a ragadozónak szóló jelzések a ragadozó felfedezéséről, illetve arról, hogy a zsákmány elfogása nehéz; 3. ha a felfedezés meg történik is, ijesztő mintázatok (pl. szemfolt) felfedése, figyelmeztető jelzések hangsúlyozása a fogyasztásra alkalmatlanságról (apozematizmus, Müller-féle mimikri), illetve testrészek nem letális hatású feláldozása (farok, láb autotomiája).

A felsoroltakban észrevehető, hogy viselkedési elemek valamennyiben jelen vannak. Ez megerősíti azt a felfogást, hogy valamennyi védekezés valójában komplex folyamat. A védekezési válaszok igen széles köre ismeretes, ezért csak a fontosabbakat említjük.

15.3.2.1 Az utánzó modellje indifferens a ragadozó számára

Az alcímben jelzett **indifferens modell** azt jelenti, hogy a ragadozó számára érdektelen, hogy a préda (= utánzó) milyen objektumhoz, környezethez stb. hasonlít. A jóval nagyobb fogalmi kört magában foglaló **mimikri** egyik nagy csoportját képezik az ide tartozó védekezési „módszerek” (Wiens 1978, Pasteur 1982). Azokat a stratégiákat, amelyek a felfedezést és felismerést egyaránt megakadályozzák, **álcázásnak** nevezzük (Stevens és Merilaita 2009). Ennek két fontosabb csoportja a **rejtőzés** (kripszis) és a **színlelés** (mimézia). A rejtőzés több alcsoportja ismert, a legegyszerűbb formája valamilyen objektum alatti vagy mögötti tartózkodás. A **valódi kriptikus** állapot eléréséhez az élőlénynek olyan hasonlóságot kell mutatnia környezetére véletlenszerűen választott részéhez, amely megnehezíti vagy megakadályozza a ragadozók általi **felfedezését** nyílt terepen. Ide tartozik a háttérrel való **összeolvadás**, illetve a **testkörvonalak elrejtése** (diszruptív mintázat).

A rejtőzés speciális esete egy objektum színezetét és mintázatát határoló szélek megszűnése, a test határvonalainak feloldódása a háttérben, illetve **álkörvonalak** keletkezése, ami a felfedezést nehezíti. Akkor hatásos, ha a színezet élénkebb, mint a háttér és (a) a hamis test határvonalat képez ott, ahol valójában nincs és (b) a valódi



15/2. kép. Útifű medvelepke (*Parasemia plantaginis*, Arctidae) rejtőzést végez, mint a környezetben, amely mintázatát megszünteti
© doi: 10.1002/eece3.1736

test körvonalát megszakítja több ponton. Nem zárja ki a figyelmeztető színezetet (15.3.3.3). Ilyennek tekinthető az útifű-medvelepke (*Parasemia plantaginis*), amely egyik környezetben feltűnő, egy másikban nem és kiegészül halottnak-tette-téssel is [az elpusztult(nak látszó) állatokat a ragadozók

általában elkerülik] (Honma és mtsai 2015). A talajon fészkelő madaraknál (fürj, fogoly, fácán, lilék stb.) az aljzat választása a tojások mintázatától és színétől függ. Például a japán fürj (*Coturnix japonica*) tojásainak mintázata és színe jelentősen variál a sötét- és világosbarna alapszín és foltosság között.



15/3. kép. A vöröslábú futómadár (*Rhinoptilus chalcopiterus*, Glareolidae) tojásai színükkel és mintázatukkal a környezetbe olvadnak
© doi: 10.1016/j.cub.2012.12.009

Ha a tojások sötét színűek és mintázatúak, akkor a madár diszruptív színezetet, ha világos színűek, akkor „háttér illesztést” alkalmaz. Az első a tojás alakját „megtöri” (a sötét foltok beleolvadnak), amivel a tojás széle „megszűnik”, a másik színben és mintázatban is egyezik a háttérrel (Lovell és mtsai 2013).

A rejtőzés nevezetes példája a szürkepettyes araszoló (*Biston betularia*) lepke „ipari” melanizmusa, mely a környezeti szennyezés (pl. égéstermék lerakódása) mértéke szerint mutatott fekete vagy fehér színváltozatot az Egyesült Királyságban. Ebben és egy másik klasszikusnak számító példában [a kerti és a ligeti csigák (*Cepaea* spp.) színe és héjmintázata] a polimorfizmust a madárragadozók gyakorisághoz tartozó szelekciója tartotta fenn (15. TA3). A *Neopsittacus albus*, amely a fehér színű sárgabóbitás kakadu (*Cacatua galerita*) ektoparazitája (tolltette), a rendszeresen tisztogatott testrészek fehér rejtő színezettel adaptálódott a gazda tollszínezetéhez, ellenben a fejtetőn található tolltettű faj megmaradt sötét színűnek, mert ott a gazda nem éri el. Jelenleg a **növényi rejtőzés** esetének tartják a trópusi növények fiatal leveleinek antocianinoktól származó piros színét is.



15/4. kép. Óriás álmosmadár (*Nyctibius grandis*, Nyctibidae) nappal fatörzsnek álcázza magát. Brazília, Amazonas-medence.
Fotó: Török János

A **színlelés** alakbéli és színbeli hasonlóság különböző mértékét jelenti a ragadozó számára érdektelen élő (pl. egy faág) vagy élettelen (pl. egy kő) objektumokhoz, ami a **felismerést** akadályozza. Az álcázás értékét – amely elkerülhetetlenül emberi érzékelés alapján minősítünk – valójában a ragadozók tulajdonságai

határozzák meg, például a színlátás, a látás élessége, a mozgás sebessége, amitől a rejtő színezet hatása megszűnik (vagyis az a vizuális állapot, amikor az egyedi állóképek folyamatos mozgássá alakulnak). Ismeretes ui., hogy a ragadozók általában a zsákmány mozgására reagálnak, a mozdulatlanság (megdermedés) önmagában is egy védelmi helyzet, például őzgidák, újszülött nyulak ilyen viselkedése.

Az élőlények túlnyomó része, de a levegőből vadászó és vízi élőlények alulról és felülről szemlélve különösen könnyen felfedezhetők lennének, ha a testük alsó és felső része nem

lenne **ellentétes árnyalású**, azaz felül sötétebb, alul világosabb, amely a rejtőzés gyakori módja. Jelentőségét elsősorban a felülről beeső fény ellenében kapja, amikor a világos alsó oldal (alulról nézve) beleolvad a környezetbe (és ugyanez felülről a sötétebb hátszín esetében). Hasonló célt szolgál a tengeri élőlények körében gyakori hasoldali megvilágítás (biolumineszcencia), amely nehezíti a vízfelszín közelében tartózkodó ragadozó (pl. kalmárfélék) felfedezését. Speciális védekezési mechanizmus, mely szintén a fényviszonyokkal kapcsolatos, a **test átlátszósága** (translucency), amely a felfedezést nehezíti, ellenben jelentős költsége is lehet, mert az „átlátszóak” kitettsége nagyobb az ultraibolya sugárzás potenciális romboló hatásának (Ruxton és mtsai 2004). A mélyvízi környezetben gyakrabban fordul elő, mert ott az élő szövetekről csak 0,001-0,6% fény verődik vissza. Bizonyos faktorok ugyanakkor lehetővé teszik, hogy az „átlátszó” élőlények is felfedezhetők legyenek: a biológiai szövetek fénypolarizációs tulajdonsága, valamint jelentős mennyiségű UV sugárzás elnyelése, illetve reflektanciája. Mindkettő érzékelése általános a vízi szervezetek körében.



15/5. kép. A madagaszkári gekkó (*Uroplatus phantasticus*, Gekkonidae) alakja száraz lombra emlékeztet © C. J. Sharp

sáska és gekkó, az aljzat vagy háttér mintázatát és színét felvevő közönséges polip.

15.3.2.2 Az utánzó modellje nem indifferens a ragadozó számára

A **modell** azért **nem indifferens**, mert nem ehető, de folyamatos próbálkozást és/vagy tanulást igényel az ehető utánzótól való megkülönböztetése. (Lásd a mimikri alapvető típusait a 17.TA1.2-ben.). Itt a mimikrik védekezéssel kapcsolatos jelentőségével foglalkoznunk röviden. Az ismert mimikri kapcsolatok túlnyomó többsége **vizuális** ingereken alapul, azonban valószínűleg hasonló nagyságrendben található **kémiai** jelzéseket használók is; ezekre eddig kevesebb figyelem irányult. Az utóbbi elsősorban a szociális életmódú élőlények kapcsolatait jellemzi.

Az **utánzók** az ellenségeiket megtévesztik és egy speciális eset kivételével, mindig ehetőek, a **modellek** azonban nem. A kapcsolatban egy vagy több modell faj és egy vagy több utánzó faj is szerepelhet és a viszony fenntartásában lényeges elem a ragadozó/herbivor tanulási képessége, az, hogy az utánzóról nyert vizuális vagy kémiai képet asszociálni legyen képes a nem fogyasztható modellel. Ide tartoznak a klasszikus

Bates- és a **Müller-féle mimikri**. Napjainkban a korábban élesen elkülönített Müller-féle mimikrit egyre gyakrabban a **kvázi-Bates-féle mimikri** névvel helyettesítik. Ennek oka, hogy a Müller-féle mimikriben résztvevők morfológiai és toxikusságbeli hasonlósága – akár csak kis mértékben is – eltér, ezért egymás modelljei és utánzói lehetnek. A két korábbi típus így csak a Bates-féle mimikri kontinuumát jelenti.

A mimikri irodalma hatalmas, filo- és formális genetikai kutatottsága széleskörű, valamint biogeográfiai vonatkozásai is ismertek. Ezen a csoporton belül a mimikri két nagyobb funkcionális osztálya különíthető el:

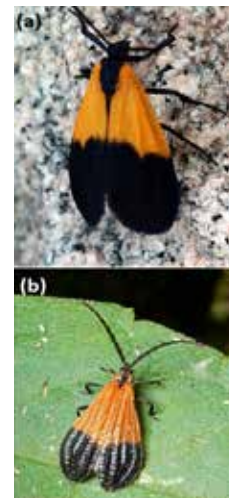
- (a) Az **agresszív mimikri**, amelyet csak a teljesség kedvéért említünk, de nem tartozik szorosan a csoportba, mert a megtévesztés az áldozatra vonatkozik. Ekkor az utánzó, önmagát álcázó ragadozó (pl. a lasszópókok), parazitoid vagy parazita attraktívává vagy semlegessé válik.



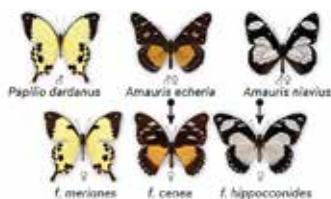
15/7. kép. Agresszív mimikri: Bola-pók (*Mastophora* sp., Araneidae). A kép jobb alsó részén látható a pókfonálon csüngő ragadócs csepp © Judy Gallagher

Az agresszív mimikri egyik fajtája a hangyák gondozási tevékenységét használja ki, például egyes boglárkalepke (*Lycanidae*) és levéltetű fajok esetében. Ez azt jelenti, hogy az ilyen fajok (pl. a nagyfoltú hangyaboglárka, *Maculinea arion*) (13/32. kép) hernyói a gondozó hangyafaj lárváira jellemző illatanyagokat termelnek, melyek hatására a hangyák a fészekbe szállítják őket, ahol a hernyók a hangyalárvákat fogyasztják (Thomas és mtsai 2005). De agresszív mimikrinek minősül a szexuális kommunikációban fényjelzéseket használó bogárfajok jelzéseit utánzó ragadozó rovarfajok (pl. *Photuris* spp.) viselkedése, vagy a virágot utánzó imádkozó sáska is. Szélesen elterjedt a növény- és állatvilágban egyaránt, de nincs relevanciája témánkat illetően.]

- (b) A **védelmi mimikri** legismertebb példái **vizuális** ingereken alapulnak és elsősorban trópusi, nappal repülő lepkefajokhoz kapcsolódnak, de európai példák is akadnak, mint a kvázi-Bates-féle mimikrikörök/gyűrűket képező csüngőlepkefajok (*Zygaenidae*). Valódi Bates-féle mimikrit a zengőlegyek (elsősorban a Milesiinae alcsaládba tartozó fajok) és más légyfajok



15/6. kép. Müller-mimikri két rovarcsoport között. (a) A *Lycomorpha pholus* (Erebidae) medvelepkefaj (b) aragadozó által elkerült hajnalbogarat (*Carloperon terminale*, Lycidae) utánzója © Cyndy Sims Parr (a) és © Ryan Kaldari (b)



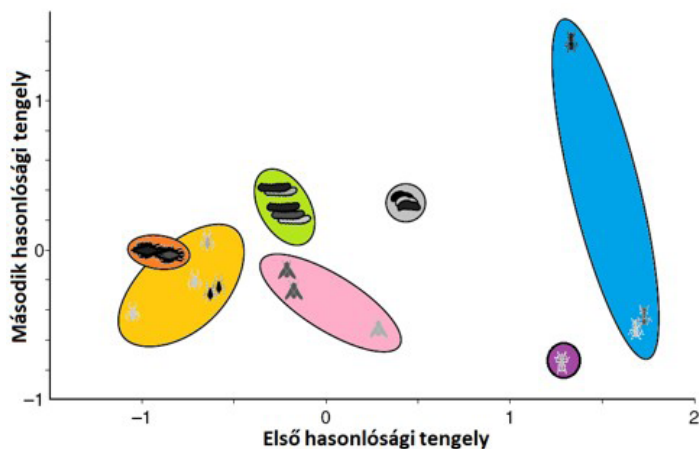
15/8. kép. Bates-mimikri az afrikai *Papilio dardanus* (Nymphalidae) fajnál. A felső sorban (balról jobbra) a nem mimetikus *P. dardanus* hím és az ehetlen *Amauris* modellfajok. Az alsó sorban különböző mimetikus *P. dardanus* nőstények láthatók. © doi: 10.1002/wdev.291

afrikai *Papilio dardanus* lepkefaj nőstény egyedeire korlátozó polimorfikus Bates-féle mimikri, melyek modellfajai az ehetlen *Amauris*-fajok. A korall-padok halfajai sok esetben mutatnak mimikri-váltást egyedfejlődésük során, illetve annak elhagyását kifejezett korban. A tengeri *Sacoglossa* rendbe tartozó nedvszívogató csigák egyik legkisebb (30 mm) faja, a *Sacoproteus smaragdinus*, a tápnövényét, a *Caulerpa* genus moszatfajait mimetizálja.



15/9. kép. A *Sacoproteus* genusba tartozó tengeri csigák toxikus tápnövényeiket (*Caulerpa* sp. algák) mimetizálják. © doi: 10.1111/zsc.12310

A védelmi mimikri kémiai változata is ismert. Különösen komplex, konvergencián alapuló, hasonló védelmi rendszert használ három ragadozó rovar, melyek ugyanazt a levéltető fajt



15/2. ábra. A levéltetvek, a gondozóik és ragadozóik kutikuláris szénhidrogénjeinek hasonlósága (nem metrikus ordinációval készült hasonlóság). A levéltetvek és a ragadozóik kutikuláris szénhidrogénjeinek hasonlósága nagyobb, mint a ragadozóik és a gondozó hangyák közötti hasonlóság. A levéltető (*Prociphilus tessellanus*, okkersárga), a levéltetveket fogyasztó ragadozó rovarfajok [*Feniseca tarquinius* lárv (zöld) és báb (szürke), *Chrysopa slossonae* (narancssárga), *Syrphus ribesii* (rózsaszín)] fejlődési alakjai és a levéltetveket gondozó hangyafajok, *Formica glacialis* (kék) és *Myrmica incompleta* (lila) [Lohman és mtsai (2006) nyomán módosítva].

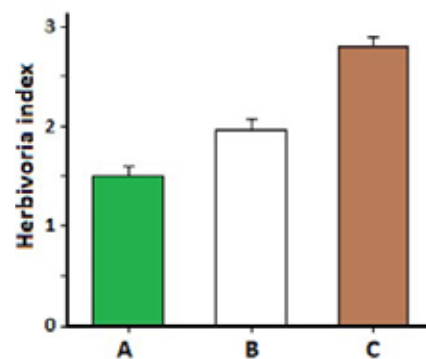
fogyasztják, azonban meg kell védeni magukat a levéltetveket gondozó agresszív hangyafajoktól (Lohman és mtsai 2006). Ehhez egymástól kissé eltérő kutikuláris szénhidrogéneket (alkánokat és alkéneket) termelnek, amelyek eltéréseik ellenére is jobban hasonlítanak a levéltetvekéhez, mint a hangyákéhoz. Ezeket az anyagokat a hangyák érzékelik rajtuk és így nem tekintik őket ellenségeiknek (15/2. ábra).

Komplex és speciális **indirekt** védelmi mimikrit tételeznek fel több békafajnál, melyek némelyike nemcsak toxikus és így egy Müller-féle mimikrikör tagja, hanem *Atta*- (Myrmicinae) vagy más (Ponerinae) hangyafajok fészkeiben él és a harcias gazdhangyafajok megvédik a ragadozóktól. A vizsgálatok szerint a kutikuláris szénhidrogének megtevesztő hasonlósága következtében lehetséges és ritka hangya–gerinces asszociációt jelez (Barros és mtsai 2016).

A **növényi mimikri** természetben dokumentált eseteinek száma alacsony és a feltételezések szerint ennek hátterében a szesszilis életmód húzódhat meg (Williamson 1982). Elsősorban olyan kapcsolatra gondolhatunk, amelyben egy nem mérgező növényfaj **kémiai** mimikrit alkalmaz, azaz toxikus növényfajt utánoz szaganyagok vagy Müller-féle mimikri révén, hogy a herbivorok elkerüljék. Ez lehetséges, de ehhez az utánzóknak és a modellnek együtt kell előfordulnia, hogy a herbivor megtanulhassa a hasonlóságot. Erre nem ismerünk példát. Ellenben több példa is található a **morfológiai**

hasonlóság alapuló mimikrire. Nevezetesen a *Passiflora cyanea* golgotavirágon megjelenő *Heliconius* lepkefajok „áltojásai”, melyek a tápnövényük foglaltságát jelzik a nőstény lepkék számára (Gilbert 1975). Egy jól dokumentált eset a Chile és Argentína területén élő *Boquila trifoliolata* (Lardizabalaceae), amely polimorfikus levél mimikrit mutat az éppen aktuális gazdán, ami által kisebb rajta a herbivorok hatása (Gianoli és Carrasco-Urra 2014, 15/3. ábra). Egy újabb kutatás szerint a növény ismeretlen módon „lát”, mert műtermék leveleket is képes utánozni.

Az előbbiekkal szemben számtalan növényi mimikri példa ismert a mezőgazdasági gyakorlatból. A gyomok a mimikri „mesterei” (Gould 1991). Ebben az esetben a ragadozó az ember, aki egy fordított helyzetben volt érdekelt: a káros anyagokat tartalmazó vagy versenytárs növényfajok magjainak az eltávolításában.



15/3. ábra. A herbivoria mértéke a Dél-Amerikában honos és polimorfikus levél mimikrirel rendelkező *Boquila trifoliolata* kuszónövényen, ha különböző támasztó növényeket használ. A. A gazdanövényen felkúszva (ekkor leveleit összetévesztik a herbivorok a gazdanövényével). B. Támaszték nélkül, ezért fokozódik rajta a fogyasztás. C. A legfeltűnőbb helyzetben, amikor támasztéka van, de nem mimetizálhat más növényt. A függőleges vonalak \pm SE értékek [Gianoli és Carrasco-Urra (2014) nyomán módosítva].

Az ember magméret és morfológia tekintetében kisebb hasonlóságot mutató és ezért feltűnőbb gyommagvakat távolította el és így a nagyobb hasonlóságot mutató magváltozatok gyorsabban terjedhettek el, vagyis a mesterséges szelekcióval éppen a magvak hasonlóságának kialakításához járult hozzá (ezt Vavilov-féle mimikriának is nevezik). A neolitikus időszakban még gyomnövényként szerepeltek a ma már elkülönítetten termesztett fontos fajok például a rozs vagy a zab is. A len (*Linum usitatissimum*) és a parazita aranka (*Cuscuta* sp.), valamint az ehető lencse (*Lens culinaris*) és a takarmánynövényként ismert közönséges bükköny (*Vicia sativa*) magjainak szétválasztása is nagy nehézségekbe ütközik. Az utóbbi egyetlen recesszív mutációval képes a lencse magjához megtevesztésig hasonlóvá válni. Komoly problémákat jelent a rizstermesztésben a fiatal rizsnövény és a közönséges kakaslábű egyik változatának megkülönböztetése és távoltartása.

15.3.3 A támadás, illetve az elfogyasztás akadályozása

15.3.3.1 Fizikai védelem

A fizikai védelemre a növények és állatok anatómiai sajátosságaiból, strukturális és szilárdító szöveteinek keménységéből, továbbá járulékos képletek [tüskék, tövisek, szőrök (trichomák), viaszréteg, csúszós felület stb.] jelentéssel bírhat. Ezek az állati táplálkozást is befolyásolják, például a viaszrétegek levélen hatásosan akadályozzák ízeltlábúak megtapadását. A szilárdító szövetek, növények esetében a fás jelleg, szklerofillia, az állatoknál a kemény, szklerotizált kutikula, vagy módosult hámszövet, például tengeri és szárazföldi teknősökön, a test anatómiájából következően nyújtanak védelmet. De anatómiai jellegű védelemnek



15/10. kép. A *Stenocara dentata* (Tenebrionidae) bogárfaj kitiinpáncélja védelmet nyújt a fizikai behatások ellen és egyben csökkenti a vízvesztést
© Hans Hillewaert

tekintik a fenyők gyantájait, vagy a latex-tartalmú sejteket is, amelyek ragadós anyagokat (rezineket, levegőn megszilárduló tejszerű folyadékot) tartalmaznak.

Tüskék, tövisek és szörképletek a növényeken és állatokon általánosan elterjedtek és a hozzáférhetőséget, valamint a nem specializálódott fogyasztó táplálkozásának megakadályozását szolgálják. Például az Eurázsiai honos sáfrányos imola (*Centaurea solstitialis*, Asteraceae) virágzata körüli 3 cm hosszú fészkepikkely-tövisek képesek megakadályozni nagytestű emlősök táplálkozását. Éles határ-



15/11. kép. Fészkepikkelytövises a sáfrányos imola (*Centaurea solstitialis*, Asteraceae) virágzatán
© P. Greb

vonalat ebben az esetben sem húzhatunk fizikai és kémiai védelem között, ugyanis például a nagy csalán (*Urtica dioica*) szilíciumtartalmú szőrei érintésre a gerincesek kültakarójába törnek, majd hisztamin (6,1 ng/tű), acetilkolin és 5-hidroxitriptamin kerül a sebbe, melyek erős irritációt és gyulladást okoznak (Oliver és mtsai 1991). A kutyatejfélekhez tartozó *Cnidocolus texanus* tüiből pedig 33,3 pg/tű



15/13. kép. Glanduláris trichomák paradicsom (*Lycopersicon* spp., Solanaceae) levelén
© doi:10.3390/ijms131217077

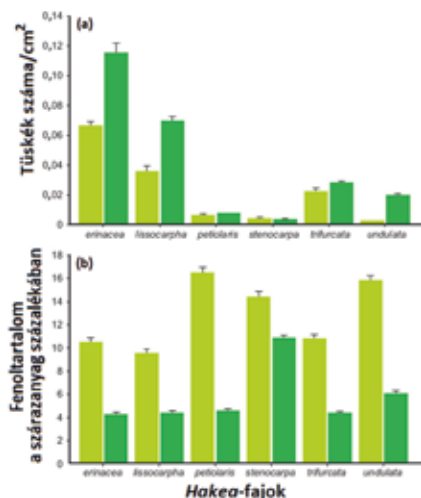
tartalmaznak, vagy egyszerűen csak ragasztó képességük van. A ragasztóanyag a velük érintkező szerkezetet, például levéltetveket, mozgásképtelenné tesz.

A mediterrán területek cserjéseiben található sok növényfaj tövisékké és tüskékké módosult szára vagy levele közismerten hatékony rezisztenciát biztosít nagytestű legelő vagy csipegető herbivorok ellen és e tulajdonságok kifejezettségének mértéke a legeltetés intenzitásával is összefügg. Ismeretes, hogy a sövénynek ültetett és rendszeresen nyírt (ami „mesterséges legelésnek” tekinthető) lepényfán (*Gleditsia triacanthos*) megnő a tövises denzitása és mérete. A fizikai védelemnek azonban speciális vonásai is vannak. Az afrikai szavannákon elterjedt *Acacia drepanolobium* (Leguminosae) 2 cm hosszú tövisei nemcsak direkt védelmet jelentenek, hanem üreges belső részükben (domáciák) 1-4 *Crematogaster* genusba tartozó hangyafaj élhet, melyek indirekt védelmet jelentenek nagytestű herbivorok (elefánt, zsiráf, haszonállatok) ellen (13.3). A herbivorok hét évig tartó mesterséges kizárása következtében a növények 20-25%-kal csökkentették a tövises számát (Huntzinger és mtsai 2004), a tövises hossza pedig 19%-al lett kisebb 22 hónap alatt (Young és Okello 1998). Mindez felveti a tövises fenntartására irányuló költségek kérdését (további részletek alább). A strukturális védelmi tulajdonságok ontogenetikusan változnak egyes növényfajoknál. A rokon *A. tortilis* faj fiatal egyedei biomasszájuk 10%-át fordítják tövises képzésére. A tövises denzitása növekedik legelés hatására, azonban a felnőtt növény már nem rendelkezik tövisekkel (Gowda 1996). Hat *Hakea* genusba tartozó fajnál (Proteaceae) a fiatal (három hónapos) növények védelme elsősorban a fenoltartalom alapul, a felnőtt egyedeknél viszont a tüskék hatékonysága nő meg



15/12. kép. A nagy csalán (*Urtica dioica*, Urticaceae) csalánszőrei
© Frank Vincentz

A kutyatejfélekhez tartozó *Cnidocolus texanus* tüiből pedig 33,3 pg/tű mennyiségben szerotonint mutattak ki (Lookadoo és Pollard 1991). A gerinctelenek ellen a szerotonin nem hatásos, viszont az intenzíven legelt területeken a növény **szőrdenzitása** növekedik (Pullin és Gilbert 1989). Speciális védelmet nyújtanak a **mirigyszőrök** (pl. paradicsomon, kenderen). Ezek egy vagy több fejecskével rendelkeznek, általában illékony anyagokat vagy toxinokat

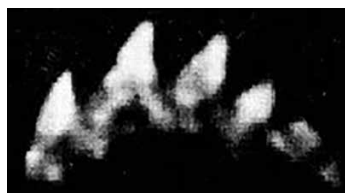


15/4. ábra. Hat Ausztráliában honos *Hakea*-faj (Proteaceae) védelmének ontogenetikus változása. A védekezés mértékét (a) a relatív tűskézettség (tűske/cm²), és (b) a relatív fenoltartalom (a szárazanyag százalékában) mutatja. A világoszöld szín a fiatal (három hónapos), a sötétzöld szín a kifejlett egyedeket jelöli. A függőleges vonalak \pm SE értékek [Hanley és mtsai (2007) nyomán módosítva].

kalcium jelentős szerephez jut a fizikai védelemben. A főként egyszikűek szövetében előforduló Si- és Ca-oxalát berakódások (az előbbi a fitolitek, az utóbbiak a rafidok) szilárdságot adnak a szöveteknek, egyben jelentős kopást (abráziót) okoznak a legelő nagytestű herbivorok fogazatán (10.TA6/1. ábra), de szilárdságot is adnak a szöveteknek. Mennyiségük indukálható: herbivorok hatására 400%-os Si-tartalom-növekedés mutatkozott a juhcsenkesz (*Festuca ovina*) és angolperje (*Lolium perenne*) növényekben és ez teljesen meggátolta egy sáskafaj és egy pocokfaj táplálkozását. Mesterséges mechanikai sérülésekre hasonló növekedési válasz azonban nem volt tapasztalható (Massey és mtsai 2007). A Si-tartalom védelmi jellege azonban nem minden esetben volt bizonyítható. Egy sor herbivor rovar mandibulájában mutatták ki a cink és mangán jelenlétét (Morgan és mtsai 2003).



15/14. kép. A *Pinus pungens* (Pinaceae) tűskés tobozpikkelyei megnehezítik a tobozok feinyitását a keresztcsőrű madárfajok (*Loxia* sp.) számára © Elektyczna jablko



15/15. kép. A *Pseudotsuga menziesii* fenyőfaj fiatal tobozaiban fejlődő *Barbara colfaxiana* (Tortricidae) hernyó mandibulájának röntgen képe. A világos foltok cink-lerakódást mutatnak © doi: 10.1016/S0022-474X(02)00019-X

(15/4. ábra, Hanley és mtsai 2007). A változás hátterében a forráselérhetőséggel összefüggő védelmi költségek állhatnak, amelyek általában alacsonyak a fenol vegyületek esetében, és forrásszegény környezetben a strukturális védelemnek kedveznek (lásd alább részletebben). A keresztcsőrűnek (*Loxia curvirostris*) (2.5) 18-34%-kal több időre volt szüksége a tűskés *Pinus pungens* nyitott tobozaiból a magvak kiszedésére, összehasonlítva azokkal a tobozokkal, amelyekről a tűskéket eltávolították (Coffey és mtsai 1999).

A **szilícium** és

Feltételezik, hogy ezek beépülése a kemény növényi szövetek roncsolását, esetleg a fitolitek leküzdését is segíthetik. Bár kémiai védelemmel is rendelkeznek, az a Ca-tartalmú bevonat, melyet egy intracelluláris szimbióta baktérium (calcibaktérium) képez a *Hemimyscyle columella* atlanti-mediterrán elterjedésű szivacson, hatóságosabb védelemnek bizonyul ragadozók ellen, mint citotoxikus és sejtosztódást gátló anyagok (Garate és mtsai 2015).

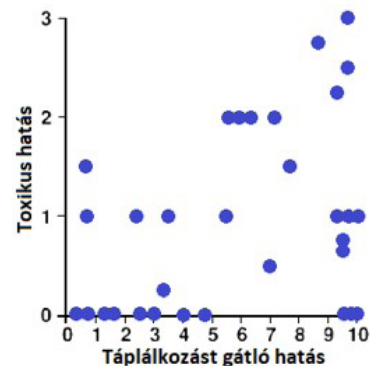
Az állatfajok körében a **kültakaró sajátosságai**, módosulások révén, fizikai védelmet nyújtanak hordozójuknak. Ilyenek a testet borító lemezek (pl. tobozskák, Pholidota rend), tűskék (pl. tengerisünök, Echinoidea osztály; tarajos sülök, *Hystrix* genus, Rodentia rend; a sünhalak, *Diodon* genus, Tetraodontiformes rend, illetve sok egyéb halfaj hátúszó tövise). A háromtűskés pikó (*Gasterosteus aculeatus*) (8/4. kép) testét borító „páncél” felülete és a tövisek száma és hossza „indukálható”. Ahol ragadozója jelen van, ott a páncél felülete megnövekszik (Leinonen és mtsai 2012). Kísérletesen bizonyították, hogy a holdasszövő lepké (*Actias luna*) hátsó szárnyán lévő hosszú nyúlványa a repülést nem befolyásolja, de mozgásával sikeresen eltorzítja és eltereli a barna késeidenevér (*Eptesicus fuscus*, Chiroptera) hanghullámait, amely így a nyúlványokat támadja a test helyett (Barber és mtsai 2015). Egyes kutatók elképzelése szerint a szemfoltokkal rendelkező hátsó szárny a nappali lepkéknél „álfejként” funkcionálhat, mert a ragadozó madarakat félrevezeti.



15/16. kép. Holdasszövő (*Actias luna*, Saturniidae) © David notMD

15.3.3.2 Kémiai védelem

A növényeknél a kémiai védelem fontos elemei az **MNA-k**. Ezek lehetnek **riasztó** (repellens) hatásúak, amennyiben már a növény közelébe kerülő herbivort eltávolodásra készítetik; **gátló** (deterrens) hatásúak, ha a növényvel fizikai érintkezésbe kerülő herbivor érzékszervi tapasztalatok után elutasítja a növényt; és **mérgező** (toxikus) hatásúak, ha a növény elfogyasztása után a növényevő megbetegszik vagy elpusztul. Valamennyi rendkívül elterjedt az élővilágban. Fontos megállapítás, hogy a gátló hatású ingerek elutasítása nincs egyértelmű kapcsolatban a növény elfogyasztását követő (esetleges) mérgezéssel (15/5. ábra), vagyis az elutasítás nem a toxikus-ságot jelzi (Bernays 1990,



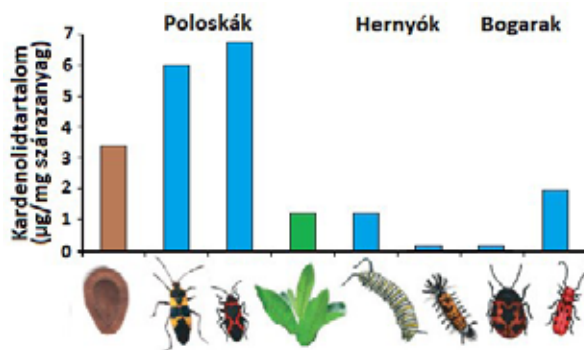
15/5. ábra. Karib-tengerben élő 36 szivacsfajból kivont extraktumok alapján nincs összefüggés az anyagok táplálkozást gátló és toxikus hatása között. Az extraktumok hatását laboratóriumban vizsgálták szivacsokat fogyasztó *Thalassoma bifasciatum* (Labridae) halfajjal [Pawlik és mtsai (1995) nyomán módosítva].

Pawlik és mtsai 1995). A gátló hatású ingerekre adott elutasító válasz a herbivor rovarok esetében a **nem tápnövények** elutasításának az elsődleges alapja (Jermy 1966).

Egyes növényi anyagok igen jelentős szerepet játszanak a rezisztenciában. Rendszerint egy-egy vegyület-csoport (fenolok, glükozinolatok, alkaloidok, terpének stb.) kitüntetett szerepe kimutatható, azonban hangsúlyozni kell, hogy a rezisztencia több (sok) vegyület, ún. **növényi biokémiai profil** együttes hatása. A profil mennyiségi és összetételei vonásai időben és térben változhatnak. A kémiai alapú rezisztencia is lehet konstitutív és indukált. Mindkettő sikeres stratégia és az adott ökológiai tényezők döntik el, hogy melyik típus hatékonyabb.

A fenyőfélék különféle terpén-vegyületek hatalmas mennyiségére alapozott **kvantitatív** kémiai ellenálló képességét könnyen elképzelhetjük, ha egy sérült fenyőfa törzséből származó gyantafolyásra gondolunk. A rutin, egy a flavonoidokhoz tartozó vegyület, a szárazanyagtartalom 20%-át is elérheti a japánakác (*Styphnolobium japonicum*) fatestében. A csertölgy (*Quercus cerris*) különféle csersav-származékainak mennyisége a szárazanyagtartalom akár 60%-áig is emelkedhet. A **kvantitatív** kémiai rezisztenciát létrehozó vegyületek, például az említett alkaloidok, az előbbiekkal szemben rendszerint sokkal alacsonyabb koncentrációkban (0,01-0,4% a szárazanyagtartalomra számolva), de nagyobb változatosságban vannak jelen. Ugyanakkor ezek gyakran indukálhatók is, bár ez a kvantitatív változat esetében sem zárható ki. Emiatt is ma már nehéz választóvonalat húzni a kettő között. Ellentmondásos és nem kellően ismert a sok növényfajban megtalálható, ugyanakkor a herbivor rovarok hormonháztartásához is szükséges szterolok hatása. Kb. 70 szteroid (szterol-származék) ismert több, mint 100 növényfajban olyan koncentrációkban (a szárazanyagtartalom 0,01-0,3%-ában), ami a vedlési hormon (ekdizon) fiziológiai szintjének felel meg a rovarokban (Bernays 1992).

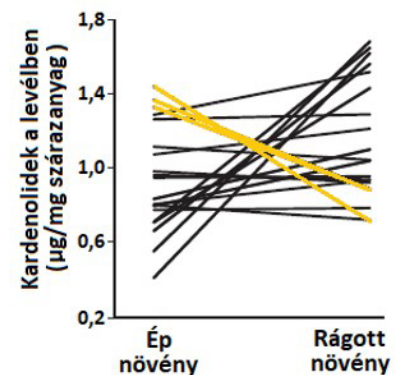
Erős élettani hatású anyagok felvételének leggyakoribb módja a táplálékból a **szekvesztrálás** (15/6. ábra és 15.TA9). A kanadai fenyveseket károsító (de Magyarországon is előforduló)



15/6. ábra. A selyemkóró (*Asclepias syriaca*) magjaiban és a növényen élő gazdag rovarfauna által szekvesztrált kardenolidek mennyisége. A barna oszlop a magvak, a zöld oszlop a levelek átlagos kardenolid mennyiségét mutatja. A poloskaféléket az *Oncopeltus fasciatus* és a *Lygaeus kalmii*, a lepkefajokat a *Danaus plexippus* és az *Euchaetes egle* hernyói, a bogarakat a *Labidomera clivcollis* és a *Tetraopes tetraophthalmus* fajok képviselik [Agrawal és mtsai (2012) nyomán módosítva].

fenyőrontó darázs (*Neodiprion sertifer*, Diprionidae) lárvái csoportosan táplálkoznak és a túlevelekből felvett diterpén gyantasavat az előbéli diverticulumban tárolják. Hangyák támadásakor ennek egy részét vagy teljes mennyiségét visszaöklendezik (regurgitálják). A ragadós anyag hatásos védelem, azonban a divertikulum teljes kiürítése után a hangyák még hatékonyabban ragadozhatják a lárvákat (Codella és Raffa 1995). A pompás királylepke (*Danaus plexippus*) lárvája a szív működésére ható szteroid típusú kardenolid glükozidákat vesz fel a selyemkóróból (*Asclepias syriaca*), a jakabfűlepke (*Tyria jacobaeae*) lárvája (9.TA8/1. ábra) pedig a *Senecio*-fajok pirrolizidin alkaloidjait gyűjti be, mások (pl. a medvelepkék) ezeket feromonjuk bioszintéziséhez használják. A pompás királylepke első stádiumú lárvája szignifikánsan nagyobb testtömeget ér el, ha a selyemkóró levelein a nagyobb levélereket kísérletesen átvágják, mert ilyenkor a kiváltható védelem eredményeként termelődő latex szállítása akadályozott. Ugyanakkor a lárvának a levélszövetből kardenolidokat kell felvennie nagy mennyiségben, hogy lepkéállapotban kellő védelmet kapjon a ragadozók ellen, mert ilyenkor már nem jut hozzá a vegyületekhez (Malcolm és Zalucki 1996). A lárva kardenolid felvétele négyszeresére növekedhet 24 óra alatt, ami azonban letális is lehet, mert ezek a vegyületek gátolják a Na–K pumpát. A növény nem tartja fenn az indukció által létrehozott magas kardenolid-szintet hosszabb ideig, ezért valószínű, hogy csak az első stádiumú lárvák ellen irányul. Vagyis negatív korreláció (trade-off) áll fenn a konstitutív és indukált védelem között, amely variációt mutat a növény genotípusa szerint is (15/7. ábra). A szekvesztrálás kétélű fegyver: a herbivor rovarok által a növényekből felvett anyagok megakadályozhatják parazitoidjaik tevékenységét, így a herbivor populáció hatása a növényen növekedhet. Ezt a jelenséget a „letális” növényi védekezési paradoxonnak nevezik.

Az állatfajok által létrehozott kémiai védekezés igen sokrétű a vonatkozó vegyületeket és a felhasználásuk módját tekintve. Valószínűleg a legismertebbek a zsákmányolásra és védekezésre egyaránt használt toxinok, melyek kémiai összetétele és hatása rendkívüli változatosságot mutat és az állatvilág széles taxonómiai spektrumát érinti. Előfordulnak a pókszabásúak, rovarok,



15/7. ábra. Selyemkóró (*Asclepias syriaca*) genotípusok leveleiben található kardenolidtartalom változatossága ép és a császárllepke (*Danaus plexippus*) hernyója által rágott növényekben. Az ép növényekben található kardenolidek mennyisége (ami a konstitutív ellenálló képesség alapja) is nagyfokú változatosságot mutat. A rágott növényeknél szintén jelentős a variancia. Általában növekedik a kardenolidtartalom (ezt várható az indukált védekezésnél), de egyes genotípusoknál éppen ellentétes irányú a változás (sárga vonalak) [Agrawal és mtsai (2012) nyomán módosítva].



15/17. kép.

Nyílméregbékafaj
(*Dendrobates* sp.,
Dendrobatidae)
© Joseph T. Collins

halak, kétélűek és hüllők, de még a madarak és emlősök között is. Ezek közé tartoznak a Közép- és Dél-Amerikában honos nyílméregbékák (*Dendrobates* spp.), melyek az alkaloidokhoz tartozó pumiliotoxint, batrachotoxint és más toxinokat tartalmaznak. A toxinok már az ebihalakban detektálhatók, mégis egyes vélemények szerint a toxinok összetevőit a táplálékukkal veszik fel. Érdekes, hogy a sárgarigófélekkel rokon új-guineai *Pitohui* genus két fajának elfogyasztását is kémiai anyagok akadályozzák

meg. A madarak bőrében és a tollaikban található batrachotoxin alkaloidok hasonlóak a nyílméregbékákéihoz (Dumbacher és mtsai 1992). A *Pitohui*-fajok és a nyílméregbékák nemcsak toxikusak, hanem feltűnő színezettel is rendelkeznek. Az előbbieket fekete és narancssárga színűek és kellemetlen szagúak. Az utóbbiak fekete, kék, vörös, barna, narancssárga színekkel és ezekből képzett változatos mintázattal rendelkeznek. Mindez átvezeti témánkat az **aposzematizmus** tárgykörébe (lásd alább). Egyes futóbogár fajok, például a *Stenaptinus insignis*, zavarásra olyan permetet bocsátanak ki, amelynek összetevői (kinonok, difenolok és hidrogén peroxid) kémiai reakciója következtében a hőmérséklete a 100 °C(!) elérheti és rendkívül irritáló hatású (Eisner és Aneshansley 1999).

A szoros fizikai kapcsolat (**szimbiózis**) baktériumokkal különleges, indirekt kémiai védelmet jelenthet. A szoliter méhfarkasok (pl. a *Philanthus triangulum*, Hymenoptera) lárvái a talajban fejlődnek egyedi fészkekben, ahová a nőtény rovar megbénított mézélő méheket hord be. A lárvák gazdaspecifikus actinobaktériummal (*Streptomyces philanthi*) élnek szimbiózisban, melyek antibiotikumokkal gátolják a taljábaktériumok elszaporodását a lárvákon és később a bábozódási kokonokon. A vizsgálatok három antibiotikum csoport (piericidin, streptoklorin és nigericin) 49 származékát mutatták ki *in situ* (Engl és mtsai 2018). A szimbiózist 68 millió évesre becsülik! Az azonban nem világos, hogy a szimbiontának milyen előnyei származnak a kapcsolatból. Több levéltetű fajban élnek *Hamiltonella defensa* vagy *Regiella insecticola* szimbionta baktériumok, melyek megakadályozzák a levéltetvek parazitoidjainak (pl. *Aphidius ervi*, Hymenoptera) kifejlődését, azonban ehhez



15/19. kép. Méhfarkas (*Philanthus triangulum*, Crabronidae) megbénított mézélő méhvel (*Apis mellifera*) © Miximilian Paradz



15/18. kép. A pöfögő futrinka (*Stenaptinus insignis*, Carabidae) zavarásra irritáló permetet bocsát ki © doi: 10.1073/pnas.96.17.9705

maguknak is rendelkezniük kell egy fággal (Weldon és mtsai 2013). Endoszimbionták gyakoriak és fontos szerepet töltenek be szesszilis életmódú tengeri gerinctelenek kémiai védelmi anyagainak előállításában is.

15.3.3.3 Viselkedés és egyéb jelzések általi védelem

Elementáris állati **védekezési viselkedés** az elmenekülés és a ragadozóval szembeni ellenállás. Több levéltetű faj egyedei tömegesen vetik le magukat a növényről, ha ragadozó vagy parazitoid rovar jelenik meg a telepükön. Az említett két viselkedést megelőzően is a potenciális áldozat jelezheti a kon- és heterospecifikus egyedek számára a ragadozó közeledtét vagy jelenlétét, valamint a ragadozó felé azt, hogy tudomása van annak megjelenéséről. Viselkedésével arra is felhívhatja a figyelmet, hogy nem érdemes energiát pazarolni az elfogására. Ezt testjelekkel vagy mozgással (pl. ugrásokkal) hozhatja a ragadozó tudomására. Régóta ismert a kérődzőknél leírt **farfolt mutogatás** (rump-patch signal), amely a feltételezések szerint (a) intraspecifikus figyelmeztető jel, (b) csoportot összetartó jelzés, (c) a potenciális ragadozó számára „meghívó”, egyben azt is jelezve, hogy a



15/20. kép. Farfolt mutogatás fehér farkú szarvasnál (*Odocoileus virginianus*, Cervidae) © Tom Koerner, USFWS

tulajdonos mennyire rátermett, és (d) ezek keveréke (Hirth és McCullough 1977). A szerzők vizsgálata szerint a fark függőleges tartása és a fehér farszörzet megmutatása veszélyt jelző hanggal együtt akkor következik be, amikor a potenciális ragadozótól még biztonságos távolságban vannak az egyedek. Ez a viselkedés gyakrabban jelentkezett rokon egyedek csoportjában. Blank (2018) Ázsia sivatagos területein élő golyvás gazellánál (*Gazella subgutturosa*) vizsgálta ezt a viselkedést és azt találta, hogy a nőtények – ugrálással összekötve – a borjakkal való kommunikációra, a bakok pedig gyakrabban és elsősorban potenciális veszélyjelzésre használták. A **szociális csoportok** jelentősen hozzájárulnak a fiatal egyedek védelméhez (főemlősök, afrikai elefántok és kafferbivalyok, pézsmatulok, jak). Sok madárfaj rárepüléssel, folytonos zavarással tart távol ragadozókat. A nagy madár- és halrajok (pl. seregély, hering) az egyed biztonságát növelik és például a madárrajok esetében a légi ragadozók sérülésének lehetőségét teremti meg összeütközések útján. A **paraziták** elkerülésének egyik gyakori módja az egyedek diszperziója. Ezt a viselkedést tapasztalta Blank és Yang (2014) a golyvás gazellánál, amelynek háttérben a bagócslegyek (Hypodermatidae) általi fertőzés csökkentése lehet.

Kiemelendők a **veszélyt jelző hangok**, melyek nemcsak konspecifikus, hanem fajok közötti hatással is rendelkeznek (pl. szajkó, *Garrulus glandarius*). A hang minősége a ragadozó típusát,

faji hovatartozását és a veszély mértékét is jelezheti, ami fontos tárgya az egyed tanulási folyamatainak.

Az olyan jelzéseket, melyek figyelmeztetik az ellenséget arra, hogy a zsákmány kellemetlen ízű, vagy éppen veszélyes az elfogása, **figyelmeztető** vagy **apozematikus jelzéseknek** nevezzük. Egyes színek, mint a sárga–fekete, fekete–piros, piros–kék és más párosítások jelzik az állat veszélyességét (fullánk, mérreg, vagy kellemetlen íz stb.), melyet a ragadozónak egyedi úton kell megtanulnia. A feltűnő, figyelmeztető színezet, például a nyílméregbékák esetében, Darwin számára rejtélynek bizonyult, aki a 13. fejezetben már említett problémaként értelmezte. A Russel Wallace, aki a természetes szelekció folyamatát Darwinnal egy időben szintén felismerte, védelmi funkciót („fogyasztásra alkalmatlanságot”) javasolt a jelenségre. Emiatt is fontos tisztázni, hogy az apozematizmus nem a fogyasztó „érdekében” evolválódott állapot. Az apozematikus egyedek gyakran sérülnek meg vagy esnek áldozatul a ragadozóknak, amíg azok megtanulják elkerülni ezeket a fajokat.

A figyelmeztető jelzés nem zárja ki a rejtőzést, azzal együtt funkcionálhat, és nem jelenti a ragadozó elkerülését vagy az elfogyasztás kísérletének elmaradását sem. Az apozematizmus szorosan kapcsolódik a kémiai védelemhez is. Az éhségtől és a kémiai védelem hatékonyságától függ, hogy a ragadozó mennyire gyorsan tanulja meg a zsákmány alkalmatlanságát. A próbálkozások során természetesen sok figyelmeztető színezetű egyed elpusztul, elsősorban a naív ragadozók által, ez azonban

gyorsítja a tanulást. Az apozematizmus nem biztosít teljes védelmet, de nagyobb esélyt ad az túlélésére, mint a rejtőzés, különösen, ha csoportos körülmények között jelenik meg (pl. harlekinkatica, bodobácsok stb.). A feltűnő jelleg viszont szükséges, mert a jelzés megbízhatóságára utal. Azt közvetíti, hogy a zsákmányt nem érdemes elfogyasztani. A jelzésnek a ragadozók széles körére nézve egyformán érvényesnek és hatékonyak kell lennie, hogy evolválódhasson és fennmaradhasson.

A tapasztalatok szerint az apozematikus jelzés speciális jellege fokozza annak védelmi hatását. A házityúk csibéinek elkerülő reakcióját növeli a figyelmeztető mintázat **mérete** és csökkenti, ha az **aszimmetrikus** kinézetű (Forsman és Merilaita 1999). A csoportos életmód és viselkedés (ami bizonyos környezetben kisebb mortalitással jár) párosulva a csoportos apozematikus jelleg együttes megjelenésével hatékonyabb védelemet jelent az egyed szintjéhez képest

(15/8. ábra). Ez a megfigyelés azonban már Ronald Fisher, kora jelentős populáció genetikusa, számára is nehézzé tette a védelem evolúciós értelmezését, mert a csoport tagjai sokszor rokonok (15.TA5).

A nyílméregbékák körében a toxikusság és a figyelmeztető színezet, valamint a Müller-féle mimikrikör, sőt a rejtőzés együttesen fejt ki a hatást (pl. a *D. tinctorius* esetében, Barnett és mtsai

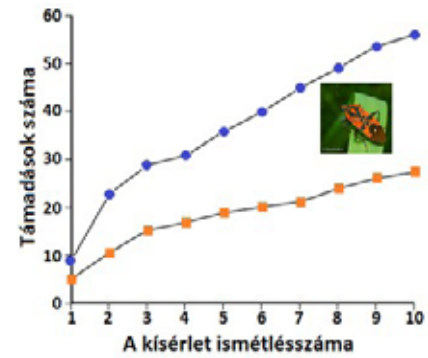
2018). Emiatt értelmetlen egyetlen védelmi faktor tárgyalása: például a *D. pumilio* vizuális feltűnősége arányosan nő a toxikussággal (Maan és Cummings 2012). Ez azonban nem minden nyílméregbékafajnál figyelhető meg, mert egyeseknél a rejtő színezet dominál és a toxicitás alacsony szintű. (A nyílméregbékák fenotípusos diverzitását alakító körülményekről lásd a 15.TA4-et.) Szintén komplex védekezési arzenállal rendelkezik a Floridában honos *Romalea microptera* röpképtelen óriás sáska (50-70 mm), amelyben élénk színezet, kellemetlen szag, habos váladék kibocsátása és sístergésre emlékeztető hang egyidejűleg jelenik



15/22. kép. Az Észak-Amerika déli területein honos *Romalea microptera* (Acrididae) sáska
© Klaus Hoffmeier

meg. A kísérletek szerint ezek együttesen messze hatásosabbak, mint külön-külön.

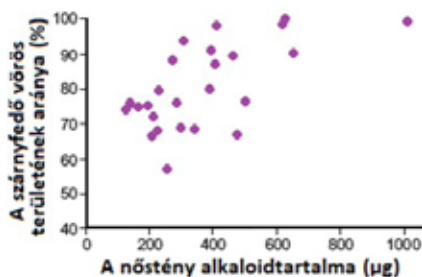
A magányos (szolitáris, nem vonuló) rejtő színezetű (kriptikus) és csoportos (gregáriás) és feltűnő színezetű **fejlődési fázis** (polifenizmus) élesen elválik a sivatagi vándorsáska (*Schistocerca gregaria*, Acrididae) esetében. A szolitáris alak nem, a gregáriás alak viszont szívesen fogyasztja a hiosciamin alkaloidot tartalmazó növényeket, mert a vegyület védelmet kölcsönöz számára (Despland és Simpson 2005). A hazánkba is behurcolt és elterjedt harlekinkatica (*Harmonia axiridis*, Coccinellidae) a hemolimfájában a toxikus harmonin alkaloidot tárolja, melyet kellemetlen hatásra reflexvérzés formájában juttat ki. A toxikusság mértékéről a szárnyfedő színezete ad információt: minél kiterjedtebb a piros színezet



15/8. ábra. A házi tyúk csibéi nagyobb intenzitással támadják a *Spilostethus pandurus* (Lygaeidae) bodobácsfaj egyedeit, ha azok külön-külön vannak (kék pontok), mint amikor a bodobácsok aggregáltan helyezkednek el (narancssárga négyzetek). A viselkedés háttérben az húzódik meg, hogy a csoportban előforduló ehetetlen zsákmányra gyorsabban alakul ki nem kondicionált averzió (mert csak a csipkedések számát mérték), mint a magányos zsákmányegedek esetében [Gamberale és Tullberg (1996a) nyomán módosítva].



15/21. kép. Naív kékszáj (Cyanocitta cristata, Corvidae) a színgyűjtőidákat tartalmazó királylepkét fogyaszt (a), majd kb. 12 perc múlva erős hányáshóhamokat mutat (b)
© L.P. Brower



15/9. ábra. A harlekin katica (*Harmonia axyridis*) nőstényeinek alkaloidtartalma szignifikáns pozitív korrelációban van a szárnyfedő vörös színezetének kiterjedtségével (a szárnyfedő teljes felületének százalékában megadva) [Bezzerides és mtsai (2007) nyomán módosítva].

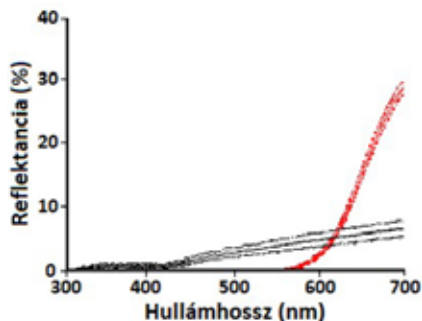
apozematikus színezetűre változtatják, amivel az illeték-telen ragadozókat tartják távol, például az entomopatogén fonálféreg (*Heterorhabditis bacteriophora*, Nematoda) a mesterségesen megfertőzött viaszmosoly (*Galleria mellonella*, Phytocidae, 15/10. ábra) lárvák színét fokozatosan piros színűre változtatja, és ezeket természetes környezetben a vörösbegyek (*Erythacus rubecula*) visszautasították (Fenton és mtsai 2011). Különböző fajokon parazita életmódot folytató



15/23. kép. *Micrococcus luteus* baktériummal inokulált táptalajon a harlekin katicabogár (*Harmonia axyridis*) hemolimfa cseppje körül széles kioltási zóna keletkezik doi: 10.1016/j.jinsphys.2012.08.018

gubacsképző szervezetek feltűnő színű és egyben másodlagos metabolitokkal védett gubacsok létrejöttét indukálják, például ilyen a *Baizongia pistachiae* levéltetű akár 25 cm-t is elérő vörös színű gubacs, melyben hatalmas levéltetű kolónia élhet.

Az apozematikus jelleg nem jelent általános védelmet, több kísérlet is beszámol arról, hogy különféle ragadozók (hangyák, békák, madarak és denevérek) eltérően válaszolnak a feltűnő színezetű és kémiaiilag is védettnek tartható zsákmányra. Az Ausztráliában honos élénk színezetű és büzmirriggyel rendelkező har-



15/10. ábra. Kontroll (fekete vonalak) és entomopatogén fonálféreggel (*Heterorhabditis bacteriophora*) fertőzött (piros vonalak) viaszmosoly (*Galleria mellonella*) lárvák reflektancia spektruma a fertőzés utáni hetedik napon. A fertőzött egyedek reflektanciája a vörös színtartományban magas. A középső pontsorok átlagok, az alattuk és felettük látható pontsorok \pm SE értékek [Fenton és mtsai (2011) nyomán módosítva].

lekin pajzsospoloskát (*Tectocoris diophthalmus*) egyetlen próbálkozás után elkerülték a madárfajok, ellenben a *Hierodula majuscula* imádkozó sáska rendszeresen elfogyasztotta a poloskát (Fabricant és Smith 2014). Ez felveti azt a fontos evolúciós problémát, hogy egy élőlény miként oldja meg védelmét eltérő szelekciós hatások alatt. Az egyik lehetőség más-más fenotípus fenntartása eltérő pozitív gyakoriságfüggő szelekció hatása alatt.



15/24. kép. *Tectocoris diophthalmus* (Scutelleridae) doi: 10.1002/ece3.914

A rejtő és apozematikus színezet **ontogenetik** változásokat mutat az életkor és fejlődési stádiumok függvényében. Fiatal madarak tollazata, fiatal emlősök bundájának színezete, első stádiumú rovarlárvák és későbbi fejlődési állapotok jelentősen eltérnek és ezek természetesen összefüggésben állnak az életmenet stratégiák által kialakított időszakokkal is. A nappali lepkék (Papilionidae) 22 genusába tartozó 63 fajának rejtő és feltűnő színezetét áttekintő tanulmány az első stádiumú lárvákat általában rejtő színezetűnek, a későbbieket apozematikusnak és a bábokat ismét rejtőzőnek találta. A mintázatot módosíthatja a mozgásképesség, a kémiai védelem és a rokonsági viszonyok is (Gaitonde és mtsai 2018).

Az apozematikus jelzések nemcsak kontrasztos színezethez, hanem **hangokhoz** is köthetők. A medvelepkék (Arctiidae) családjának több faja is ehető a denevérek számára. A *Tadarida pumila* denevérfajjal végzett kísérletekben a 40-65 kHz hangmagasságú kattánásokat keltő *Amerila*, *Ovenna*, *Digama* és más genusokba tartozó medvelepkéket a denevérek elkerülték, illetve szignifikánsan alacsonyabb számban fogyasztották más fajokhoz képest (Dunning és Krüger 1995). A **hangadás önmagában** is jelenthet védelmet, azonban rendszerint összekapcsolódik fenyegető testtartással vagy viselkedéssel. Az *Amorpha juglandis* szenderlepke hernyója zavarásra elég hangos és magas frekvenciájú (9-25 kHz) füttyöt hallat, ami inkább meglepetés jellegű hatást kelt (lásd alább) a potenciális ragadozóinál, ahogy azt egy újvilági posztafajjal, a sárga lombjáróval (*Dendroica petechia* [jelenleg *Setophaga*]) végzett kísérletek kimutatták (Bura és mtsai 2011). Azt azonban nehéz – megfelelő kísérletek híján – értelmezni, hogy az általában kis testméretű rovarok (levélbogarak, ormányosok, cincérek stb.) hangadása, melyet fizikai behatásra keltenek, milyen védelmi értékkel bír jóval nagyobb méretű fogyasztóik ellen.

A **kémiai** apozematizmus lényege, hogy valamilyen elkerülést kiváltó (repellens) jelzést észlel a felvevő (pl. ragadozó, herbivor) szervezet. Egyes vélemények szerint az **összelszíneződő lomb** szintén apozematikus jelleg lehet (Levy-Yadun és Gould 2007). A növény ezzel jelezheti a védettséget és/vagy a táplálékként való alkalmatlanságot, mert a levelek antocianin tartalma (amely *de novo* szintetizálódik) különféle védelmi anyagokkal korrelál. A levelek elszíneződése általában együtt jár a tápanyagok elvonásával, majd a lombhullással, ami

jelentős mortalitási faktor lehet a herbivor rovarok számára. A növényi aposzematizmus gyakori példái a mérgező gyümölcsök, magvak, melyek sok esetben ragyogó piros, fekete vagy sárga színűek, azonban ugyanezek a színek más jeleznek a maghordáshoz adaptálódott szervezetek számára.

Érdeemes kiemelni, hogy **madárfajok** és különösen **emlősök** körében ritka a figyelmeztető színezet és a feltételezett aposzematizmus csak esetenként foglal magában kémiai hatóanyagokat. Viszont a feltűnő színezet mindkét csoportban egyéb funkcióval is párosulhat és a szexuális szelekcióban fontos szerepet tölthet be. Caro (2009) 5000 emlősfajnál vizsgálta a fekete és fehér szín előfordulását és lehetséges funkcióját. Ezek a hőszabályozásban, illatmirigyekkel összefüggésben, intraspecifikus kommunikációban, rejtőzésben és – szerinte – főként aposzematikus szerepben funkcionálnak. Ilyen funkciót betöltő színezetet és kémiai védelmet (bűzös váladékot) elsősorban a mezopredátorok (19.3.3) mutattak, melyek maguk is zsákmányai lehetnek nagyobb ragadozóknak, például a szkunkok (*Mephites* spp.), borzok (*Meles* spp.). A lajhármaki (*Nycticebus javanicus*) pofamintázata és toxikus-



15/25. kép. Jávai lajhármaki (*Nycticebus javanicus*, Loridae) <https://www.international-animalrescue.or.id>

sága alapján [a felkari (brachiális) mirigy mérgező váladékát a nyálukkal összekeverik] aposzematikusnak tartják (Nekaris és mtsai 2019). Elgondolkodtató viszont, hogy egy éjszakai állat pofamintázatával hogyan jelezheti fogyasztásra alkalmatlanságát ellenségeinek. Sokkal valószínűbb lehet egy másik funkció, az intraspecifikus versengésben játszott szerep, ahol feltűnő jellegek (színezet, kontraszt, toxikusság) az agresszivitás mértékét mutatják, ui. a lórik intenzív territoriális harcokat vívnak, néha egymást is megölik. Egy másik lehetséges példa a norvégiai lemming (*Lemmus lemmus*) (9/10. kép), ahol a színezet, hangjelzések és agresszivitás mutatja a ragadozó számára, hogy a zsákmány veszélyes (Andersson 2015).

A váratlanul megjelenő szokatlan méretű vagy élénkségű foltok és színezet a ragadozó megtorpanását, hezitálását, sőt pillanatnyi ijedséget (startle response) váltja ki, amely rendszerint csak rövid ideig tart, azonban elegendően hosszú lehet, hogy a potenciális zsákmány elmeneküljön, vagy a ragadozó felhagyjon a támadással. A klasszikus példa a gerinces szemek utánzása (mimikri). Hasonló hatást vált ki az egyébként rejtő színezettel rendelkező nappali lepkék között a hazánkban is élő kis rókalepke (*Aglais urticae*), vagy az afrikai pávaszemes lepke, *Gynanisa maja*. Ezek rendszerint összecukott szárnnal rejtőznek egy alkalmas felületen, és ha felfedezik őket, hirtelen széttárják a szárnyukat. Például egy kísérletben a



15/26. kép. Az afrikai pávaszemeslepke (*Gynanisa maja*, Saturniidae) szétnyitott szárnyai © Martin Jagelka hozzájárulásával

telelő nappali pávaszem lepkék (*Inachis io* [jelenleg *Aglais*], Nymphalidae) valamennyi egyede túlélte a kék cinege ragadozási próbálkozását a szárny hirtelen szétnyitásával, más fajokkal szemben (Vallin és mtsai 2006). A leírások szerint a Dél-Amerikában élő *Physalaemus nattereri* békafaj a ragadozókat a test hátsó részén megjelenő álszemekkel és az ugyanott található mirigyekből származó kellemetlen váladékkal riasztja el. Valószínű, hogy



15/27. kép. A Dél-Amerikában élő *Physalaemus nattereri* (Leptodactylidae) békafaj hátsó testén látható foltok szemeket idéznek © Felipe Gomes

a meglepetés erejével is élnek a békagyíkok (*Phrynosoma* genus) fajai, amelyek a sivatagi életmódhoz adaptálódva nemcsak a rejtőzés, a fizikai védelem (tüskézetség) adottságaival rendelkeznek, hanem saját vérük 1,5 m távolságra történő kilövésére is képesek. Ez utóbbit a szem sarkából, a vérnyomás növelése eredményeként, célzottan, egyetlen sugárban juttatják ki [https://www.youtube.com/watch?v=hE_fZNZjicQ].

Újabb elképzelések szerint a „szemfoltok” esetében az averzió oka a feltűnőségből adódó perceptuális torzulás, neofóbia és érzékelési „túlterhelés” lehet.

15.4 KIVÁLTHATÓ VÉDELEM AZ ÁLLATOKBAN

Az állati szervezeteknél a külső (stressz, ragadozó) hatásra morfológiai és kémiai változások is jelentkezhetnek. Morfológiai változások például a kárászok testalakjának, a tüskés pikók „testpajzsainak”, a guppik színezetének és méretének, vagy a *Daphnia lumholtzi* és a *D. cucullata* vízbolhák fenotípusának megváltozása ragadozóik jelenlétében. A vízbolhák jelenléte pedig megváltoztatja a potenciális táplálék, a *Keratella testudo* kerekcsigák morfológiáját. Ezek tehát nem genetikailag rögzült sajátosságok, hanem aktuálisan keletkező indukált reakciók (esetleg transzgenerációs anyai hatások) (Agrawal és mtsai 1999).

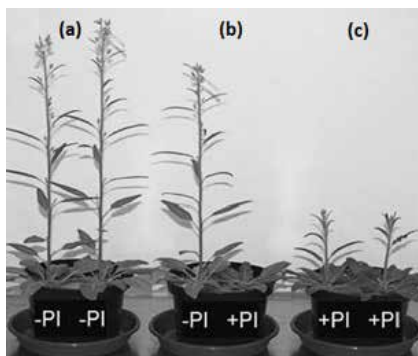
Az állati kémiai védelem indukálhatóságáról jóval kevesebbet tudunk (Hettyey és mtsai 2014), mint a növények kémiai védelmének kiválthatóságáról. Szem előtt tartva, hogy igen sok tengeri csupaszakpoltyús csiga és szárazföldi állatfaj (főként Reptilia) rendelkezik méreganyagokkal, melyek sok esetben a zsákmányszerzés és védelem kettős funkcióját egyidejűleg ellátják, ezeket az anyagokat a konstitutív arzenál részének tekinthetjük. Azonban éppen elterjedtségük és a környezeti válaszképesség fokozása indokolhatja a kiváltható védelem



15/28. kép. *Daphnia cucullata* (Daphniidae) guppik által indukált (balra) és tipikus (jobbra) fenotípusa © Nature401(6748)60

megjelenését. A paraziták jelenlétére mutatott immunválaszok jól ismertek, „takarékos” jellegük a specifikus parazita felismerési folyamatoknak köszönhető. Nem specifikus kémiai védelmi válaszokat is ismerünk, amelyeket bármely stresszállapotot okozó hatás kiválthat, például ebihalak – baktériumok hatására – növelik a testfelületi toxikus fehérjék mennyiségét. Ebihalakban a toxintermelés növekedhet a ragadozójuk jelenlétében. Versenyző fajok is képesek lehetnek egymást befolyásolni indukált védekezési arzenáljukkal. Ez utóbbi hatás felületesen hasonlít az **allelopátiára** (15.TA6).

15.5 KÖLTSÉG ÉS NYERESÉG A VÉDEKEZÉSBEN



15/11a. ábra. A védekezés költségének indirekt bizonyítása. A képen látható *Nicotiana attenuata* (Solanaceae) izogenikus (csak a gátló anyag létrehozási képességében különböző) növényekben az emésztést csökkentő proteináz gátló (PI) anyagok fenntartásának költségét mérték verseny helyzetben. A -PI a vegyület hiányát, a +PI jelenlétét mutatja a növényben. Két-két növényt ugyanabban a cserépben neveltek, ezért a tápanyagokért versenyeztek. Míg a vegyület hiányában normálisan növekedtek (a), a +PI növény sem növekedni, sem magot hozni nem volt képes -PI jelenlétében (b), és két +PI növény együtt növekedve jelentősen elmaradt a fejlődésben a -PI növényhez viszonyítva (c). A gátló anyag előállításának és fenntartásának költsége a +PI növény számára olyan terhet rótt, hogy a versenyben alulmaradt [Steppuhn és Baldwin (2008) nyomán módosítva, Foto: G Glawe].

szelekció, mert a tapasztalatok szerint sok ilyen tulajdonság rögzülhet és megmaradhat. A 15/11a. ábra a védekezéssel járó költség meglétének indirekt bizonyítását mutatja.

A költségek evolúciós, ökológiai és metabolikus megközelítés alapján is vizsgálhatók (Gersherzon 1994). A költség a rendelkezésre álló limitált energiából történt ráfordítás allokációja következtében jelentkezik. Ez azt jelenti, hogy ha a védekezésre sokat fordít egy szervezet, akkor kevesebb energia jut más funkciókra, vagyis negatív korreláció jellemzi

A védekezés – általános előfordulása következtében – a **nyereség** (előny) mellett **költségekkel** is jár. Minden előnynek van költségvonzata is. Annak ellenére kijelenthetjük ezt, hogy a költségek kimutatása módszertanilag sokszor nem is lehetséges. A nyereség sokkal könnyebben észlelhető, mert a zsákmány, vagy növény életben marad, vagy jobban szaporodik. A költség akár egyetlen növényi anyag előállításával, raktározásával, újrამobilizálásával stb. is jelentkezhet. Az sem állítható bizonyossággal, hogy a szelekció minden esetben megszüntet „felesleges” képességeket, ha azokra nem irányul fenntartó

a komponensek kapcsolatát. Meg kell jegyezni, hogy a negatív korrelációk léte csak kísérletes úton bizonyítható, melyek során például a védekezésre fordítható energia mennyiségét manipuláljuk és közben mérjük más életmenet-komponensekbe történő befektetést (lásd még 5.3.2).

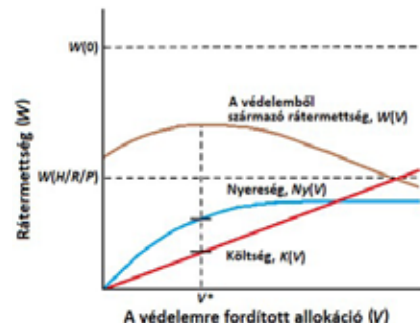
Az állatok köréből említhető például az édesvízi csiga (*Biomphalaria glabrata*, Planorbidae) rezisztens genotípusa, amelyet az *Echinostoma caproni* (Trematoda) metyefaj nem képes fertőzni, ezért sokkal később éri el érettségét, mint az fogékony egyedek (Langand és mtsai 1998). Feltételezik, hogy a védekezésre fordított energia miatt tolong későbbre az ivarérés.

Egy egyszerű **optimalizációs modellel** leírható a szervezetten belüli, az adott körülmények között kialakítható maximális védelmi szint (15/11b. ábra). A többféle (növekedési, szaporodási stb.) allokációs kényszer együttes hatása alatt a növény vagy állat csak korlátozott mennyiségű energiát képes az ellenálló képességre fordítani. A védelem költsége miatt a ráfordítás olyan jelentőségű forrásokat von el az élőlénytől, hogy csökken a rátermettsége. A maximális rátermettséget a nyereséggörbe és a költséggörbe legnagyobb különbsége jelöli ki. Ez egyben a védelemre fordítandó energia optimális értékét is megmutatja. Képletszerűen kifejezve:

$$W(V) = W(0) + N_j(V) - W(H/R/P) - K(V),$$

ahol W a rátermettség, V a védekezés, $W(V)$ a védekezésből származó rátermettség nyereség, $W(0)$ a legfogékonyabb genotípus rátermettsége herbivor/ragadozó/parazita ($H/R/P$) hiányában, $N_j(V)$ a védekezésből származó nyereség, $W(H/R/P)$ a rátermettség értéke, ha a herbivor/ragadozó/parazita jelen van, és $K(V)$ a védekezés költsége.

A modell rendkívül általános, ezért elképzelhető olyan változat is, amelyben csak a legérzékenyebb testrészt/szervet vagy viselkedés tekintetében történik optimalizálás. A növény vagy állat energiabefektetése olyan, hogy a védekezés szempontjából legfontosabb tulajdonságok (nagy méretű agancs, szarv, hosszú



15/11b. ábra. A lineárisan emelkedő növényi ráfordítás, vagyis védelmi költség [$K(V)$, piros vonal] mellett kialakuló növényi védelem (V). A sikerességet megmutató rátermettség a negatív korreláció következtében csökken, ui. a védelem költségét a növény nem emelheti bármilyen mértékben. $W(0)$ a legérzékenyebb genotípus rátermettsége herbivor (H), ragadozó (R) vagy parazitoid (P) távollétében. $W(H/R/P)$ pedig $W(0)$ rátermettségcsökkenése, amikor ezek mindegyike jelen van és nincs védekezés. Az előbbieket jelenléte miatt a növény védekezéséből származó nyereség görbe (rátermettségi görbe) [$W(V)$, barna vonal] maximális értékénél a vízszintes tengelyre bocsátott merőleges kijelöli azokat az $N_j(V)$ és $K(V)$ értékeket, amelyekkel az optimális V^* védelmi allokációt (energia befektetést) a növény elérheti [Simms (1992) nyomán módosítva].

lábak, gyorsaság, mérgeanyagok, tövises stb.) birtokában legyen. Ez azonban már az életmenet stratégiák köre (5. fejezet).

A növény fizikai védelme (szőrözöttség, tövises) esetén követett optimális táplálékválasztást egy emlős herbivornál a 15.TA7 mutatja be. Az emésztést gátló anyagokkal, illetve mérgező toxinokkal történő védekezés táplálékközzetételt módosító hatását pedig a 16.TA8-ban tárgyaljuk.

A herbivorok adaptálódtak a növényi védelem tolerálásiához és ez az adaptáció szintén lehet állandó és kiváltható. A **szűk tápnövény körű** (specializált) herbivor rovarfajok állandó adaptációt, a **generalisták** általában kiváltható

reakciót mutatnak (Gatehouse 2002), melynek tanulási és biokémiai folyamatok egyaránt részét képezik. Másrészt, a szervezet védekezésre fordítható energiáját sokszor többféle védekezési mód között kell megosztani. Ez még egy lokalitáshoz kötött növény esetében is nyilvánvaló (herbivorok és patogének eltérő stratégiákat alkalmaznak), de állatok esetében még valószínűbb. A modellek (pl. Jokela és mtsai 2000) azt mutatják, hogy valóban ez történik és az optimális allokáció együtt változik a védekezés hatékonyságával, ami viszont arányban áll a veszélyeztetettséggel. (A modell részleteit lásd 15.TA8-ban.)

15.TA1 KIVÁLTHATÓ KÉMIAI ELLENÁLLÓ KÉPESSÉG

15.TA1.1 Általános vonások

A herbivorok elleni aktuálisan képződő kémiai rezisztencia lehetőségét korán, a XIX. század végén felvetették (Stahl 1888). A 9. fejezetben már említettük a hócipős nyúl táplálkozására és kondíciójára gyakorolt hatásként. Ryan (1979) a burgonyabogár által megrágott burgonyából sikerrel izolált egy vegyületet, amely 18 aminosav hosszúságú polipeptidnek bizonyult és feltételezte, hogy a sérülésekkel összefüggő folyamatban játszik szerepet. A vegyület, melyet **sziszteminnek** nevezett el, a sérült növény minden részében $\frac{3}{4}$ -1 óra múltán már jelen volt. A szisztemin a növényben a **metil-jázmonát** szintézisét indítja be, amely azután proteínáz gátló képzését indukálja, és ez csökkentheti a bogár táplálkozását (a szerin proteínázokat blokkolja). A növényben lejátszódó indukciós folyamat nemcsak proteínáz gátlókat, hanem olyan enzimeket, például arginázt, is a rovarba juttat, melyek a létfontosságú aminosavak funkcióit és beépülését akadályozzák.

Természetes körülmények között is több mint 1000 **illékony** szerves vegyület jut ki a növények virágaiból, vegetatív részeiből és gyökereiből. Ezek főként hat-szenatomos aldehidek, észterek és különféle terpenoidok, melyek elsősorban a növényi reprodukcióban játszanak szerepet. Mennyiségük azonban jelentősen megnövekedik nem sokkal a patogének és herbivorok hatása

után és szerepük is az indukálhatóságnak tulajdonítható. Még ha melléktermékei is valamilyen metabolikus folyamatnak, több közülük jelzéseként funkcionál, melyeket az ellenségek és az ellenségek ellenségei és még továbbiak (hiperparaziták) detektálnak. (Természetesen felvetődik, hogy ezek őszinte jelzéseként funkcionálnak-e? 15.TA12). A dohány, gyapot és kukorica **fajspecifikus** illatanyag keverékkel válaszol a *Heliothis virescens* és a *Helicoverpa zea* bagolylepkek hernyóinak



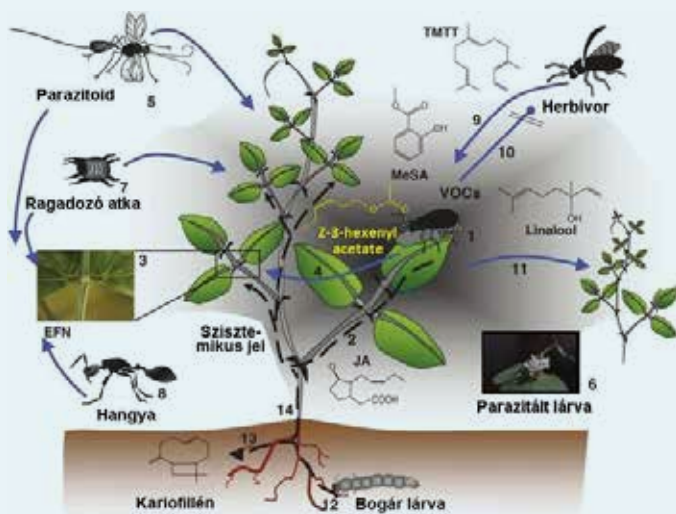
15/29. kép. A *Cardiochiles nigriceps* (Braconidae) gyilkosfűrész darázs *Heliothis virescens* (Noctuidae) lárvát parazitál © A Sourakov, EENY-219 (IN376)

rágására és parazitoidjuk (*Cardiochiles nigriceps*, Braconidae) megkülönbözteti a két gazdát a növényből kijutott illatanyag alapján (de Moraes és mtsai 1998). A dohány (*Nicotiana tabacum*) folyamatosan bocsát ki illékony anyagokat, miután a *H. virescens* bagolylepke hernyója megrágta. Ezek mennyisége éjszaka nagyobb és gátolják ugyanezen lepkefaj nőtényeinek tojásrakását a növényre (de Moraes és mtsai 2001).

Egy metaanalízis szerint (Ameje és mtsai 2018) a **patogének** nagyobb mennyiségű illékony anyagot szabadítanak fel a növényből, mint a herbivor rovarok vagy a mechanikai sebzés, és az egy- és kétszikűek között is különbség van. Más illékony anyagok jóval később (kb. 24 óra elteltével) jutnak ki a növényekből, ezek azonban már az indukciós folyamat termékei (metil-szalicilát, metil-jázmonát, kariofillén, farnezén, etilén stb.). Mind az azonnal, mind pedig a későbbi időpontban kijutó anyagok a növények közötti „**kommunikációban**” játszhatnak szerepet (Fürstenberg-Hägg és mtsai 2013). Ezt a jelenséget a kezdeti ellentmondások után egyértelműen bizonyították: a metil-jázmonát a levegőből a szomszéd növénybe jutva az emésztést akadályozó proteínáz inhibitorok szintézisét indukálja (Farmer és Ryan 1990). Arimura és mtsai (2000) a kétpettyes takácsatka (*Tetranychus urticae*) által indukált bableveleket és kontroll leveleket tartott egymás közelségében. Az indukció illékony anyagokat (legalább három terpenoidot) szabadított fel, amelyek öt védelmi gént aktiváltak a kontroll levelekben három órán belül. A hatás csak közvetlen közelségben jelentkezett. Nyilvánvaló, hogy a növényeknek olyan receptorokkal kell rendelkezniük, amelyek a nevezett anyagokat felfogják. Egy másik jelátadási lehetőség a legtöbb növényt érintő mikorrhiza kapcsolat.

A növények közötti „kommunikáció” altruizmusnak látszik. Ez azonban téves megközelítés, mert olyan jelről van szó, melynek kibocsátásából a megsérült növénynek nem származik előnye (kivéve a károsodást okozó szervezet természetes ellenségeinek vonzása), ellenben a jel felfogása adaptív előnyt nyújthat egy másik növénynek. Emiatt – bár kommunikációnak nevezik – valójában nem az, hanem csak egy másik növény általi „lehallgatás”, ui. egy jelzés önmagában (válasz nélkül) nem kommunikáció. (Lásd még a 13. fejezetet.)

A kiváltható rezisztencia a növényben több lépésben jön létre, melyben védelmi, jelző és metabolikus gének vesznek részt: (a) **azonnali válaszok**, melyek felismerő és jelző folyamatokat



15.TA1/1. ábra. A képen az indirekt indukált rezisztenciában résztvevő illékony szerves anyagok (VOC) és extraflorális nektáriumok (EFN) hatásai láthatók. Egy herbivor (1) táplálkozása kiváltja az oktadecanoid kaszkádot, amely a jázmonsav (JA, 2) szintéziséhez vezet. Ez viszont a VOC és EFN (3) indukcióját eredményezi ép és károsított levelekben egyaránt. Több VOC, pl. a hexenyl acetát (4) is indirekt védelmet (EFN, VOC) indukál a növény még nem károsodott leveleiben is. A VOC parazitoidokat (5) csalogat, melyek a herbivorokat parazitálják (6). Ragadozó atkákat (7) is a növényre vonzza, melyek kisebb herbivor szervezeteket, növényevő atkákat fogyasztanak. Parazitoidok, atkák és hangyák (8) egyaránt látogatják az EFN-eket. Hangyák és atkák használják a növény által kialakított domáciákat. A VOC hatása vonzó (9) és taszító (10) egyaránt lehet. Az illékony anyagokat felfoghatja egy másik ugyanolyan, vagy eltérő fajú növény (11), melyet felkészítenek, vagy közvetlenül indukálnak a VOC-ok, a légtéri koncentrációtól függően. Ezek a kölcsönhatások nemcsak a növény föld feletti részére jellemzőek, hanem a szisztémikus jelzések a gyökérben is válaszokat generálnak és egy védelmi anyag, például a nikotin szintézisét kezdik el. Ugyanakkor a gyökéren táplálkozó herbivor (12) is VOC kibocsátását indukálhatja. Ilyen anyag lehet a kariofillén (13). Szisztémikus jelzés keletkezik itt is, amely hatással van a föld feletti részek VOC és EFN termelésére (14). MeSA = metil szalicilát, TMTT = trimetil-tridecatetraen [Heil (2008) nyomán módosítva].

foglalnak magukban, illetve patogének esetében hiperszenzitív sejthalál, kallusz-képződés következik be; (b) **lokális mechanizmusok** indulnak, *de novo* intracelluláris bioszintézis során a patogenezissel kapcsolatos fehérjék termelődnek, peroxidázok, lipoxigenázok indukálódnak; és (c) a **szisztémikus** válaszok kialakulása, mely során a patogenezissel összefüggő extracelluláris fehérjetermelés zajlik. A herbivorok által kiváltott rezisztencia esetében specifikus vonásokkal egészíthetjük ki: a herbivorból vagy a növényből származó, de az utóbbi esetben a herbivor által átalakított anyagok, ún. **elicitorok** (15.2) a sérült növényi szövetbe jutnak, amelyek ott jelző és szabályozó anyagok felszabadulását idézik elő. Az utóbbiak a jázmonsav, szalicilsav, szisztémikus és mások. Ezek közvetlenül befolyásolják az etilén termelését, amely az előbbieket közreműködésével, speciális, a rezisztencia válasszal összefüggésben lévő géneket (*pin*, *Np* stb.) kapcsol be. A génműködés termékei illékony anyagok és egyéb MNA-k (etilén, metil szalicilát, terpének, proteínáz gátlók, alkaloidok stb.), melyek szerepe a tényleges növényfogyasztás megállítására vagy csökkentésére. Együttes előfordulásuk azonban nem zárja ki azt, hogy míg a jázmonsav a herbivor általi szövetsérülés

szignál anyaga, a szalicilsav a patogének jelzésére szolgál mind lokális, mind szisztémikus válaszbán. (A szalicilsav valójában ellentétes hatása a jázmonsavval, annak képződését gátolja.) A herbivor rovarok között a levéltetvek képeznek kivételt, amelyek a floemben szállított anyagok eléréséhez a sejtek között hatolnak le, hasonlóan a patogénekhez, ezért a klasszikus indukált válasz nem is keletkezik, annak ellenére, hogy mind jázmon-, mind pedig szalicilsav keletkezését kiváltják. Ugyanígy élesen elválik a hiperszenzitív reakció és az indukció, bár az előbbi néhány rovar hatásaként is megjelenik.

A keletkezett illékony anyagok populáció- és közösség-szintű hatásokat eredményezhetnek, mert növény-növény és a fogyasztó és a természetes ellensége közötti információ átvitel is elősegítik (15.TA1/1. ábra). Az ábra nemcsak az indukált védekezés komplexitását, hanem az indirekt hatásokat is kiemeli. Az általános vonások között említendő, hogy a növényben a jázmonsavhoz, az állatokban pedig a leukotriénekhez, illetve prosztaglandinok képződéséhez vezető (oktadecanoid) bioszintetikus utak nagyban hasonlóak. A herbivortól származó anyagok, például a volicitin ezzel az útvonalal lép kölcsönhatásba és vesz részt a szignalizációban. Fontos, hogy a növényi metabolizmus képes az állati és a mechanikai eredetű sérülés megkülönböztetésére és ennek következtében nagyon eltérő válaszok keletkeznek vegyületek számát és jellegét tekintve.

A kiváltható rezisztenciának számtalan **előnyt** tulajdonítanak:

- Csökkenti a specialista herbivor fajok képességét a tápnövényük megtalálásában, mert a jelként funkcionáló vegyületek nem mindig és nem megfelelő koncentrációban vannak jelen.
- A stresszt okozó faktorok jellegétől függően többféle bioszintetikus útvonal indukálódhat akár egyidejűleg, ezért a rendszer igen variábilis.
- A variabilitás maga is növeli a rezisztenciát (lásd alább egy modell bemutatásával).
- Lassítja a herbivorok adaptációját, mert az egyes növényfajokon eltérő erősségű szelekciót tapasztalhatnak.
- Szétosztja a „kártétel” (rizikót) és fokozza a herbivor mozgékonyágát és annak kitettségét a természetes ellenségeknek.
- Csökkenti az autotoxicitás veszélyét, mert nem szükséges tárolni a másodlagos növényi anyagokat, hanem azok *de novo* szintézisben keletkeznek.

A kiváltható védelem **közösségi hatásai** sokrétűek, de korántsem ismertek teljességükben. Alapvetően – tekintettel arra, hogy elsősorban a primer produkciót érintik – alulról-felfelé (bottom-up) haladó hatás (19.5) a táplálkozási hálózatokon, mely a herbivorok viselkedésének befolyásolásával (kitettség, táplálkozást gátló anyagok, detoxifikációhoz szükséges energia stb.) sérülékenyebbé teheti azokat a ragadozásra. Egyik fontos hatása a vizsgálatok szerint az, hogy a trofikus láncokat stabilisabbá teszi (Verschoor és mtsai 2004).

15.TA1.2 Ökológiai következmények

A kiváltható növényi rezisztencia alapvetően a növény–herbivor kapcsolatban keletkezik, azonban egy sor további kölcsönhatást is befolyásol. Ezek közül a **tritrofikus** (közösségszintű) és a növény–növény kapcsolatokat érdemes kiemelni. A 15.TA1/1. ábrán olyan szervezetek is láthatók, melyek a kiváltott rezisztencia létrejöttében nem vesznek részt, ellenben a szabadba jutó információkat felhasználják. Számos adat bizonyítja, hogy a parazitoidok jelentős százaléka nem a gazda-eredetű ingerek, hanem a sértett növényből származó vegyületek érzékelésével jut a gazdája közelébe. Az információ az indukció mellékterméke és a jelenlegi ismereteink alapján nem jelenti azt, hogy a növény a parazitoid „figyelmének felkeltése céljából” juttatná azokat a környezetbe. Ellenkezőleg, az eredmény teljes mértékben a parazitoidok tanulási képességén múlik. A célzatosság teljes hiányát bizonyítja az is, hogy az indukált növényi anyagok minősége és mennyisége gyakran negatív hatású a parazitoidok vagy predátorok túlélésére. A ragadozó tripszek (Thysanoptera) a nem indukált növényre rakott gazdatozásokat jobban kedvelték, mint az indukált növényeken lévőket (Agrawal és Klein 2000). A téma gyakorlati hozadéka, hogy a jázmonsav növényre permetezése vonzza a parazitoidokat és növeli egyedszámukat a károsított növényen (Thaler 1999).

Kiváltható védekezés **szárazföldi és vízi** növények körében egyaránt lehetséges. A vízi élettérben az indukálhatóság első sorban a helyhez kötött, nagyobb méretű alfafajoknál lehetséges. Eddig négy alfafajnál írtak le kiváltható kémiai rezisztenciát, például a *Diclyota* genus barnamoszatfajainál. Több, mint 20 terpenoid vegyületet termelnek szövetsértést követően. A fitoplankton tagjait fogyasztóik egészben nyelik le, ezért itt a lehetőség főként nagyobb kolóniák (cönóbiumok), vagy fizikai védelem (nyúlványok) képzésére szorítkozik.

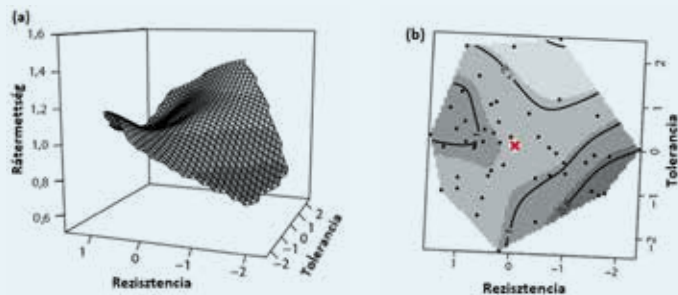
A környezet produktivitása is fontos befolyásoló tényező. Egy nem produktív környezetben, például mediterrán örökzöld vegetációban, ahol a levélkicserélődés lassú, mert pótolni nehéz, nem várhatunk kompenzációs válaszokat, emiatt csak gyengén vagy egyáltalán nem indukálhatók a növények, ezért állandó védelem dominál, amely például deterrencekre vagy a szöveti keménységre alapul (Bryant és mtsai 1988).

15.TA2 A REZISZTENCIA ÉS TOLERANCIA VISZONYA

Ahogy azt láthattuk, a tolerancia nem azonos a rezisztenciával. Módszertani vizsgálata sem egyszerű. Tanulmányozása csak rokon egyedek, klónok bevonásával lehetséges, mert egy élőlény rátermettsége nem mérhető ép és károsított állapotban egyszerre. Az állatok esetében megállapítása még nehezebb, mivel a növényeket a szövetvesztés másként érinti, mint az állatokat. Az utóbbiaknál az elsődleges sérülés a mozgásképességben jelentkezhet és ennek következményeként jóval kevésbé tolerálható állapotok keletkezhetnek, összehasonlítva a növényekkel.

A növényi tolerancia mechanizmusaiban belső és külső faktorok játszhatnak szerepet (Strauss és Agrawal 1999). A **belső**k megjelenhetnek nettó fotoszintetikus aktivitás növekedésben, magas relatív testnövekedési rátában, fokozott elágazási hajlamban vagy a már létező C-raktárok mobilizálásában. A **külsők** lehetnek abiotikus vagy biotikus hatások, de érdekes módon a megnövekedett tápanyagelérhetőség negatívan befolyásolja a toleranciát, mert csökkenti a gyökér–szár arányt. A verseny általában csökkenti a toleranciát, különösen a fényért folyó harc, de hatással vannak az endofita gombák, mikorrhiza és a pollináció is. A tolerancia jellege alapján azt várhatjuk, hogy – mivel minimalizálja a növényre gyakorolt herbivor hatást – minden növény maximális toleranciával fog rendelkezni. Ez a tapasztalat szerint azonban nincs így, a tolerancia (és a rezisztencia is) közepes szinten állapodik meg, ami vagy genetikai korlátok vagy stabilizáló szelekció eredménye. Több munka is megállapítja, hogy a toleranciára ható szelekció függ a rezisztencia szintjétől – bár genetikai korrelációt eddig nem sikerült kimutatni a kettő között.

A rezisztencia és tolerancia evolúciós kapcsolatát több matematikai modellel is megkísérelték leírni, azonban a modellek többsége nem volt realiztikus. Például negatív korrelációt tételtek fel a két tulajdonság között, a fogyasztó szervezetekre gyakorolt hatás és a genetikai háttér ismerete nélkül. Ennek a feltételezésnek az lehet az alapja, hogy a teljes tolerancia és teljes rezisztencia egy-egy különálló adaptív csúcsot kíván, és ezért kizárja együttes jelenlétüket (maximális hatásúak nem lehetnek egyidejűleg). E helyett a természetes szelekció intermedier szinten tarthatja mindkettőt. Genetikailag legalább két magyarázat lehet erre: (a) antagonisztikus pleiotropia, ha bizonyos gének/allélok mindkét tulajdonságra hatással vannak, vagy (b) allélok véletlenszerű kapcsoltsága (linkage disequilibrium), mely csak az extrém fenotípussal rendelkező egyedeket tartja meg. Az első lehetőséget valóban kimutatták a tarlórépával (*Brassica rapa*) végzett kísérletekben. Egy metaanalízis, amely a rezisztencia és tolerancia negatív korrelációjának előfordulását értékelte 31 közlemény és 17 növényfaj–herbivor kapcsolat alapján, azt a következtetést vont le, hogy nincs negatív korreláció és a két tulajdonság nem zárja ki egymást, vagyis a növények képesek egyidejűleg fenntartani többféle védelmet (Leimu és Koricheva 2006). Weinig és mtsai (2003) sem találtak negatív kapcsolatot a rezisztencia és a tolerancia között. Ők a lúdfű (*Arabidopsis thaliana*, Cruciferae) rekombináns beltenyésztett vonalait és egy emlős herbivor kölcsönhatását vizsgálták. Ezekkel a vizsgálatokkal ellentétben Fineblum és Rausher (1995) viszont kimutattak negatív korrelációt. A rezisztencia és tolerancia együttes jelenlétét indokolja többféle herbivor együttes hatása, mert az egyikre a rezisztencia, a másikra a tolerancia hat diffúz szelekció formájában (Carmona és Fornoni 2013). A fentiekkel összhangban ekkor elkerülhetetlen a trade-off a két tulajdonság között, mert fennmaradásuk csak úgy lehetséges, ha a rezisztencia nem tökéletes, és a tolerancia sem kompenzálja a „kártételt”, de mint kevert stratégia mindkettő jelen van és a rátermettségi felület közbülső szintet mutat (15.TA2/1. ábra). A „teljes” rezisztencia és tolerancia valóban redundáns. König és



15.TA2/1. ábra. Rezisztencia és tolerancia együttes jelenlétéből adódó növényi rátermettség két herbivor hatására. A rátermettségváltozás térbeli felülete (a) és síkra vetített kontúrja (b). A rátermettségváltozás térbeli felülete (a) és síkra vetített kontúrja (b). A rátermettség közbülső szinten van a diffúz szelekciós hatás miatt kialakult kevert stratégia következtében. A (b) ábra közepén piros x-szel jelölt pont a rezisztencia és tolerancia átlagát jelöli. A kísérletet csattanó maszlaggal (*Datura stramonium*, Solanaceae) és két herbivor levélbogárfajjal (*Lema daturaphila* és *Epitrix parvula*, Chrysomelidae) végezték [Carmona és Fornoni (2013) nyomán módosítva].

mtsai (2014) a réti kakukktermával (*Cardamine pratensis*, Cruciferae) és rovar herbivorjával, a hajnalpírlepkével (*Anthocharis cardamines*) végzett kísérletekben azt mutatta ki, hogy a toleranciára nézve lehetséges szelekció, és ez a folyamat nincs a rezisztencia változásához kötve, valamint a rezisztencia és tolerancia között nincs kapcsolat. Jelenleg tehát a kétféle ellenálló képesség kapcsolatáról kialakítható kép nem tűnik egyértelműnek.

15.TA3 A FENOTÍPUSOS POLIMORFIZMUST FENNTARTÓ HATÁSOK

Az alább leírásra kerülő példák nemcsak a zsákmányszerzés elkerülését elősegítő adaptációkról, hanem a problémák tudományos megközelítésének fejlődéséről is szólnak és mutatják, hogy egyetlen korszak sem kerülheti el, hogy egy fejlettebb időszak ne kezelje – esetenként súlyosan méltatlan – kritikával a korábban kiválóan tartott eredményeket.

15.TA3.1 A szürkepettyes araszoló (*Biston betularia*) polimorfizmusát fenntartó hatások

A korábban ikonikus tankönyvi példaként kezelt eset, mely csak az újabb genetikai és megbízható nagy adatbázisok statisztikai értékelése következtében került vissza a korábbi jogos pozíciójába, a szürkepettyes araszoló „története”. A lepke 1819-ben mutatkozott először két formában, az egyik az eredeti *typica*, mely világos alapszínen sötétén pettyezett, a másik a melanisztikus *carbonaria*, mely sötét (fekete) alapszínű. A utóbbi megjelenése egybeesett az angliai ipari forradalom szénalapú fejlődési időszakával és tartott az 1960-as évekig, amikortól egyre ritkább lett vagy teljesen eltűnt egyes területekről a melanisztikus változat. Ebben az időszakban a széntüzelésből származó légszennyezés minimális szintre csökkent, ami befolyásolhatta a sötét változat gyakoriságát. Nagy nevek ünnepelték a darwini természetes szelekció működését a jelenségben: W. Bateson, aki a kis lépésekben zajló természetes

szelekciót látta benne, E. B. Ford, aki a polimorfizmus genetikai hátterét fogalmazta meg, J.B.S. Haldane, kora egyik kiemelkedő populációgenetikusa, aki a melanisztikus formára ható szelekciós tényezőt számolta ki és H.B.D. Kettlewell, aki a madarak általi predáció szelekciós szerepét tanulmányozta. A történetet leg-egyszerűbb magyarázata, vagyis, hogy a morfortípusok gyakoriságát a rovarrevő madarak általi predáció tartja fenn, több vizsgálattal is megerősítést nyert és a természetes szelekció klasszikus tankönyvi példájává vált. A „túl szép ahhoz, hogy igaz legyen” érvelés azonban az 1990-es évekre – az eredeti kísérleteket kritizálva – annyira lejáratta a korábbi értelmezést, hogy nemcsak csalással vádolták meg a kutatókat, hanem az egész jelenség érvényességét is kétségbe vonták. Pedig utólag minden igaznak bizonyult, amit korábban megállapítottak.



15/31. kép. A szürkepettyes araszoló hernyói is kriptikusak, növényi hajtásokat utánoznak színben és testhelyzetben
doi: 10.1038/s42003-019-0502-7

Ez a 'cortex' gén intronjába épült be, amely a szárnypigmentáció mintázatát szabályozza (Nadeau és mtsai 2016, van't Hof és mtsai 2016). A mutáció éppen az 1800-as évek elején történhetett. A környezeti szennyezés (füst, korom) következtében a *carbonaria* forma egyre nagyobb szelekciós előnyhöz jutott, mert a lepkék jól beleolvadtak a sötét háttérbe, amelyre véletlenül leszálltak. Ezek az egyedek elkerülték a ragadozást és elterjedhettek a populációban. A *typica* forma gyakorisága viszont ezáltal csökkent, mert a sötét felületeken feltűnővé vált. Természetesen a háttér kiválasztása nem szándékos. Ennek mechanizmusát is vizsgálták. A lepke hernyója is kriptikus, ahogy más araszoló fajok hernyói, és növényi ághoz hasonló testhelyzetet és -színezetet vesz fel. Azt is figyelembe kellett venni, hogy vajon a lepke egy adott felületen jól rejtett vagy éppen feltűnő-e, amit nem az emberi látás alapján kell megítélni, mert a potenciális madár ragadozók UV tartományban egészen mást láthatnak (Majerus és mtsai 2000).

A sötét és világos formákkal végzett predációs kísérleteket

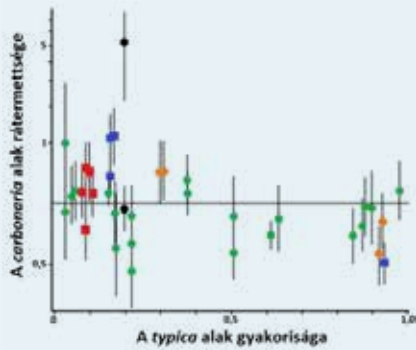


15/30. kép. A szürkepettyes araszoló (*Biston betularia*, Geometridae) *typica* (fent) és *carbonaria* (lent) változatai © Siga

A szürkepettyes araszoló melanizmusa az álcázás/rejtőzés (kamufliázis) valós esete és nem az egyetlen. Angliában legalább 70 lepkefajnál, de az USA-ban is további fajoknál állapítottak meg hasonló jelenséget. A legújabb vizsgálatok feltérképezték szürkepettyes araszoló genomjában a *carbonaria*-lókusz helyét és megállapították, hogy egy transzpozon elem felelős a sötét színezetért.

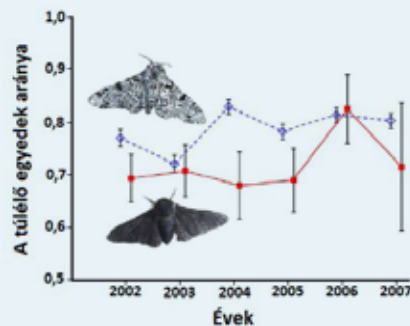


15/32. kép. A szürkepettyes araszoló két változata UV fényben, ahogy esetleg a madarak láthatják őket © doi: 10.1046/j.1420-9101.2000.00170.x



15.TA3/1. ábra. A szürkepettyes araszó (*Biston betularia*, Geometridae) lepke *carbonaria* alakjának rátermettsége a *typica* alak gyakoriságának függvényében. Ha a világos *typica* alak gyakorisága 20%-nál alacsonyabb, akkor a sötét színű lepkék rátermettsége magas. (A vízszintes vonal mentén helyezkednének el a jelek, ha gyakoriságtól független lenne a *carbonaria* rátermettsége). A különböző színű jelek más-más vizsgálatból származó adatokat jelölnek. A függőleges tengely logaritmikus beosztású, a jelekhez tartozó függőleges szakaszok \pm SE értékek [Cook (2003) nyomán módosítva].

A predációs kísérleteket M. Majerus ismételte meg, akinek adatait (időközben történt halála miatt) Cook és mtsai (2012) értékelték. A hat éven át tartó kísérletben Majerus majdnem 5000 lepkét bocsátott ki és közvetlen megfigyeléssel ellenőrizte a letelepedési helyválasztásukat, valamint kilenc madárfaj általi fogyasztást. Az eredmények egyértelműen bizonyították a madarak szerepét a két morfotípus gyakoriságának változásában (15.TA3/2. ábra).

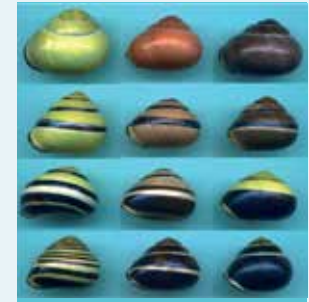


15.TA3/2. ábra. A közel 5000 szürkepettyes araszó lepke mindkét alakjának kibocsátásával hat éven át, egy nem szennyezett (szén, korom, por nélküli) helyen végzett „predációs” kísérlet eredményei. Az ábra a lepkék által véletlenszerűen választott pihenő- és rejtékhelyeken megmaradó lepkék százalékát mutatja. A megfigyelések szerint a lepkéket kilenc madárfaj fogyasztotta. A piros vonal a melanikus (*carbonaria*), a kék a világos (*typica*) forma túlélését mutatja. A melanikus formából többet fogyasztottak a madarak. A függőleges szakaszok \pm SE értékek [Cook és mtsai (2012) nyomán módosítva].

is megismételték, valamint az abundanciák tér- és időbeli eloszlásáról rendelkezésre álló nagy adatbázisokat újraértékeltek (Cook 2003). Statisztikailag is lehetett bizonyítani, hogy a sötét formára ható szelekció nagyságrendje 10-20% között volt generációnként. A *carbonaria* forma akkor nyert szelekciós előnyt, ha a *typica* gyakorisága $<20\%$ volt (15.TA3/1. ábra). A XX. század második felében Angliában erőteljesen visszaszorult a széntüzelés és a környezet tisztulni kezdett, azonban a sötét forma még 80%-ban jelen volt.

15.TA3.2 A ligeti csiga (*Cepaea nemoralis*) polimorfizmusát fenntartó hatások

A ligeti csiga (*Cepaea nemoralis*, Helicidae) Nyugat- és Közép-Európában őshonos szárazföldi csigafaj, melynek mintázatot és színt érintő polimorfizmusa klasszikus populációgenetikai vizsgálatok tárgya. A csigafaj házának csíkozottsága (0-5 sáv) és a csíkok színe élőhely szerint változik. Erős összefüggést találtak a héj színezete és a környezet (háttér, azaz a talaj és a levelek) színe között. Három alapszínt különböztettek meg: sárga, rózsaszín és barna. A polimorfizmus fenntartásában a madár, elsősorban az énekes rigó (*Turdus philomelos*) csigafogyasztása látszik fontosnak. Az egyik lehetőség tehát az, hogy szétválasztó szelekció tartja fenn a polimorfizmust a **környezeti heterogenitás** alapján, mert a madarak egy adott régióban a kevésbé jól rejtő-színezetű egyedeket fogyasztják. Egy alternatív hipotézis szerint viszont **gyakoriság-függő ragadozás** hozza létre a polimorfizmust. Eddig még nem vizsgált tényezőknek is szerepe lehet a polimorfizmus fenntartásában: például a héjszín (sötét és világos területek aránya)



15/33. kép. A ligeti csiga (*Cepaea nemoralis*, Helicidae) főbb szín- és héjmintázat változatai © M Ožgo, doi: 10.2478/v10125-012-0015-1



15/34. kép. Az énekesrigó (*Turdus philomelos*, Turdidae) táplálkozó helye, ahol egy kővön („ülő”) feltört a ligeti csigák házáat © amisfield.org.uk

összefügghet a hőszabályozással, vagy kizárólag genetikai okok húzódnak meg a háttérben (Cook 1998).

Az újabb vizsgálatok azonban jelentősen módosították a fenti képet. Egy Európában végzett felmérés szerint (Ožgo 2012), egy 1200 km hosszú, nyugat-kelet irányú transzekten vizsgált 235 populációban a héj színe és mintázata nem mutatott a kontinens klimatikus viszonyaira jellemző gyakorisági eloszlást. Viszont megfigyelhető volt, hogy az egyszínű rózsaszín, illetve a héj középső részén egy sávval rendelkező alakok gyakorisága növekedett Kelet-Közép-Európa irányába és pozitívan korrelált a kontinentális klimatikus jelleggel. Azonban a transzekt teljes hossza mentén megmaradt az élőhelyi hatás: a világos héjszín a nyitott élőhelyeken, a sötét a zártabbakon volt gyakoribb. A szerző a gyakorisági eloszlást **mikroklimatikus** hatásoknak tulajdonította. Nyugat-Európában az elmúlt 100 évben gyűjtött adatok alapján (Cameron és Cook 2012) a sárga színű héj gyakorisága összefüggött az élőhelyek nyitottságával, ami jó egyezést mutat Ožgo (2012) eredményeivel. A héjszín erősebb és konzekvensebb kapcsolatot mutatott az élőhellyel, mint a

csíkozottság, ami azonban ellentmond a korábbi elképzelésnek, nevezetesen annak, hogy ragadozók szelekciós hatása tartja fenn a polimorfizmust. A korai vizsgálatok (Cain és Shepperd 1950) azt is megállapították, hogy a rigók általi predáció tavasszal volt a legintenzívebb és fokozatosan csökkent az évszak folyamán, elsősorban a sárga morfortípus környezeti és a környezeti háttér-szín közötti kontrasztosság csökkenése következtében. Másfelől Cook (1986) kimutatta, hogy a madarak preferenciája bizonyos alakok iránt nem függött össze az élőhely „színével”. Viszont az általa felvetett gyakoriságfüggő ragadozás csak egyes helyeken volt észlelhető, máshol nem.

Változott a ragadozók spektruma is: az énekes rigó mellett a fekete rigó (*Turdus merula*) és egyes egérfajok (*Apodemus* spp.) is fogyasztották a csigákat. Reálisan felvethető, hogy a különböző fogyasztók preferenciája mögött különböző prédatulajdonságok (szín, sávozottság, nyálka, a héj vastagsága) állhatnak. A héjat például eltérő helyeken törik át: a madarak a csúcs közelében, az egerek a nyílás felől. A héj vastagságát és töréssel szembeni ellenálló képességét nyolc morfortípusnál vizsgálták. Az egerek a sárga és nem csíkozott alakokat kedvelték. Rosin és mtsai (2013) azt találták, hogy a rózsaszínű és sávozott héjak erősebbek, ellenállóbbak voltak, mint a sárgák és a nem csíkozottak, ami alapján feltehető, hogy a héjvastagság is fontos szelekciós tényező lehet.

A színekre vonatkozó ismeretek is módosultak. Eddig csak az emberi látáson alapuló szín, mintázat és kontraszt különbségeket vették figyelembe. Azonban a **madár vizuális modell** (Vorobyev és Osorio 1998, Vorobyev és mtsai 1998) kidolgozása óta lehetőség nyílt két objektum színe és fényessége közötti különbség mérésére, ahogy azt a madarak látják. Ezt a módszert használva Surmacki és mtsai (2013) megállapították, hogy a csíkozott morfortípusok feltűnőbbek, mint a nem csíkozottak, valamint, hogy az összes morfortípus kriptikus a száraz vegetációban.

Objektív színmérések (vagyis érzékszervi rendszertől független, spektrometriás mérések) korábban nem történtek. Az emberi színlátásból kiindulva nem lehet valós következtetéseket levonni a ragadozók látására vonatkozóan. Az alapszíneket már korábban is egy szupergén három lókuszan elhelyezkedő egy-egy allélnak tulajdonították (a szupergént a ligeti csigánál ki is mutatták). Davison és mtsai (2019) megállapították, hogy bár a ligeti csigánál a fő színezeti formák közt az átmenet folyamatos, a három alapszín jelentősége megmaradt, és ez illeszkedik a csiga polimorfizmusának korai magyarázatához (Ford 1965). A tetrakromatikus látással rendelkező állatok, ilyen az énekes és a fekete rigó is, sokkal több színárnyalatot tudnak elkülöníteni, de ennek szerepét még nem vizsgálták a ligeti csiga predátorainál.

Bár folyamatosan születnek újabb és újabb elképzelések a ligeti csiga héjával kapcsolatos polimorfizmus magyarázatára, például Kopp és Hermisson (2006) modellje azt mutatta, hogy azért vannak „különálló” színek, mert a generációkon át tartó gyakoriságfüggő szétválasztó szelekció kisszámú lókusza koncentrálna a genetikai variációt, úgy tűnik még várni kell a polimorfizmust fenntartó szelekciós folyamatok pontosabb megismerésére.


15.TA4 A FENOTÍPUSOS SOKFÉLESÉG ÉS A VÉDELEM

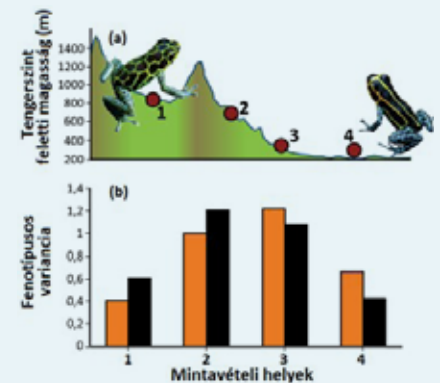
15.TA4.1 Az utánzó nyílméregbékák fenotípusos diverzitása

Az **aposzematikus** színezettel rendelkező fajok stabilis fenotípusokat tartanak fenn különböző élőhelyeken, mert azok az egyedek, melyek színe eltér, a ragadozók áldozatává válnak, vagyis a ragadozók uniformizálják a színezetet. Ennek ellenére több fajnál fedezhető fel térbeli variabilitás. A nyílméregbékák is egyes élőhelyeken nagy fenotípusos variabilitást mutatnak, például ilyen a Peruban honos utánzó nyílméregbékafaj (*Ranitomeya imitator*). Két jól elkülönülő (majdnem fixált) fenotípusa közül a **foltos** a magasabban fekvő, a **csíkos** az alacsonyabban fekvő területeken fordul elő. Ezek az élőhelyek, valamint az élőhelyeket összekötő átmeneti zónában, 18 km-es transzekt mentén, Chouteau és Angers (2012) meghatározta az egyes mintavételi helyekhez tartozó fenotípusos variabilitást (15.TA4/1. ábra). A kutatók arra voltak kíváncsiak,

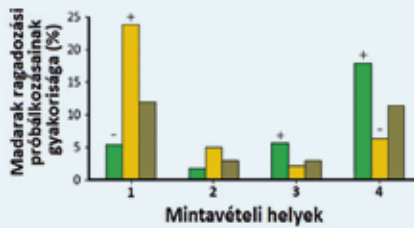
hogy a két földrajzilag és fenotípusosan is elkülönült populáció közötti átmeneti zónában (közepes magasságban) milyen mechanizmus teszi lehetővé a variabilitás fennmaradását, holott jelentős szelekciós nyomás várható: (a) a természetes szelekció, vagy (b) a genetikai sodródás (drift)? Ennek tisztázására predációs kísérleteket és populációgenetikai analíziseket végeztek.

A szűk átmeneti zónában, amely sok kisebb populáció élőhelye, a fenotípusok nem random fordulnak elő, hanem a stabil zónák felé haladva csökken

a variabilitás (15.TA4/1b. ábra). Genetikai analízisekkel megállapították, hogy ezek a populációk nem mentek át drasztikus méretcsökkenésen, vagyis sem az  effektív populáció méret, sem demográfiai események nem befolyásolták őket. Alternatív magyarázatként felmerült a két stabil fenotípus közötti hibridizáció is, azonban a foltos fenotípus teljesen izoláltnak bizonyult más populációktól.

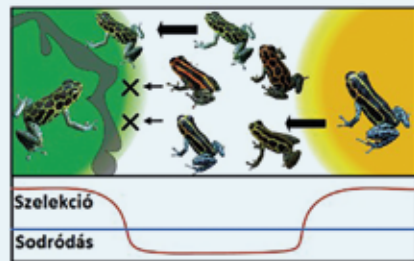


15.TA4/1. ábra. (a) A Peruban honos utánzó nyílméregbéka (*Ranitomeya imitator*) színezetének élőhelyfüggése. A négy mintavételi helyet a számozott piros pontok jelzik. Az 1-es és 4-es mintavételi helyet egy viszonylag keskeny átmeneti zóna (2-es és 3-as) köti össze. (b) Az egyes mintavételi helyeken tapasztalt populáción belüli fenotípusos változatosságot egy diverzitás mérőszámmal jellemezték. A hátoldal naranccsárga színének változatosságát a naranccsárga oszlopok, a fekete mintázat variációját a fekete oszlopok mutatják. A két szélső élőhelyen kisebb a fenotípusos variancia, mint a közbülső két élőhelyen [Chouteau és Angers (2012) nyomán módosítva].



15.TA4/2. ábra. A madarak általi ragadozási kísérletek aránya az utánzó nyílméregbéka (*Ranitomeya imitator*) különböző fenotípusú agyagmodelljein. A kísérleteket a 15.TA4/1. ábrán látható mintavételi helyeken végezték. A ragadozás aránya az 1-es és 4-es élőhelyen volt számottevő, ahol csak az egyik vagy a másik fenotípus él, vagyis a fenotípusos variancia kisebb volt. A zöld színű oszlop a foltos, a sárga a csíkos modellt jelöli, a barna az egyéb fenotípusokat. Az előjelek szignifikánsan nagyobb (+), vagy kisebb (-) predációt jelentik az egyes mintavételi helyeken belül a zöld és sárga csíkos modellek viszonylatában [Chouteau és Angers (2012) nyomán módosítva].

lással szerzik az információt, és képesek egy fenotípust szűk variabilitás között tartani. Ez meg is valósul a magasabban és alacsonyabban fekvő élőhelyeken, de az átmeneti zónában nem. Itt több olyan fenotípus fordul elő, amely az említett két élőhelyen hiányzik. Lehetséges, hogy a predációs szelektivitásban a stabil fenotípusokra irányuló ragadozó kereső-kép (16.TA3) játszik szerepet. Az alacsony predációs ráta és a genetikai háttér azt mutatja, hogy az átmeneti zóna allél gyakoriságát, mely az aposzematisz variabilitást okozza, a **genetikai sodródás** tartja fenn (15.TA4/3. ábra).



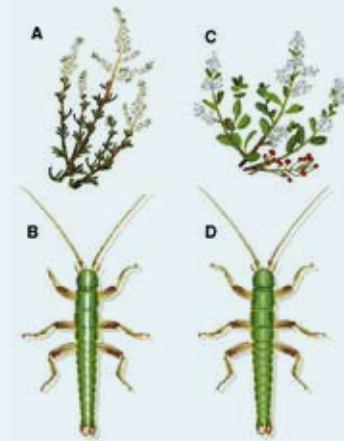
15.TA4/3. ábra. Az utánzó nyílméregbéka (*Ranitomeya imitator*) aposzematisz színezetének és mintázatának feltételezett diverzifikációs folyamata. A sárga és zöld a monomorfikus fenotípusok elterjedését és erős predációs hatást jelölnek. A közbülső fehér terület az átmeneti zóna, ahol több fenotípus is jelen van és alacsonyabb a ragadozás mértéke. A szürke szabálytalan folt az elterjedéseket korlátozó magas hegységet jelöl, amely a foltos fenotípus élőhelyét az átmeneti zónától elválasztja. A magaslati helyek kolonizációja az alacsonyabban fekvők felől történt (nyílak). Az átmeneti zóna fenotípusai genetikai drift eredményeként jöhetnek létre. Az új fenotípusok nagy része eltűnik (x) a foltos fenotípus elterjedési határára. A vörös vonal a szelekció, a kék a genetikai sodródás intenzitását jelöli [Chouteau és Angers (2012) nyomán módosítva].

15.TA4.2 A védelem földrajzi eloszlása

Az általános felfogás szerint a ragadozás vagy a herbivoria mértéke és intenzitása (Coley és Barone 1996), a fajok közötti verseny (Dobzhansky 1950), egyáltalán az evolúció sebessége (Wright és mtsai 2006) nagyobb a trópusokon, mint másutt. A kialakult képet támogatja például az a vizsgálat, melyben azt találták, hogy a trópusi növénycsaládok nagyobb számban tartalmaznak olyan fajokat, melyek alkaloidokkal rendelkeznek (Levin 1978) és ezek relatív toxicitása nagyobb, mint a mérsékelt égöviekéi (Levin és York 1978). Így azt várhatjuk, hogy a szélességi körök mentén az Egyenlítő felé haladva egyre hatékonyabb védelmekkel találkozunk. A **fogyasztás** oldaláról szemlélve a kérdést, sok adat támogatja ezt a felfogást (pl. a korall padokon tapasztalt herbivoria vagy ragadozás mértéke magas) és az is kimutatható, hogy a tengeri algák, vagy trópusi szárazföldi növények sokkal többféle és nagyobb hatékonyságú kémiai anyagot tartalmaznak. Következik-e ebből, hogy a **védelem** is mutat földrajzi eloszlást, a szélességi körök mentén haladva? Az eredmények ellentmondásosak.

A téma megkívánja azt a kiegészítést, hogy míg a védelmi hatékonyság földrajzi eloszlása ellentmondásos, az alacsony szélességi fokok felé bizonyítottan növekedő növényi fajgazdagság pozitíve korrelál a kémiai diverzitással és komplexitással, például a trópusokon ugyanannak a vegyület csoportnak több szerkezeti változata található meg, mint a mérsékelt égövön (Becerra 2015b). Ez valószínűsíti a többféle bioszintetikus útvonal létrejöttét is, de önmagában nem bizonyít nagyobb hatást a fogyasztókra, legfeljebb felveti ezek adaptív jellegét.

Megemlítjük, hogy a fenotípusos diverzitást a nyílméregbékákéhoz hasonlóan a ragadozás tartja fenn a *Timema cristinae* botosáska két alakja (csíkos és csík nélküli) között, melyek eltérő tápnövényfajokon élnek és mimetikusak. A két fenotípust a szétválasztó szelekció és a génaáramlás együttes hatása tartja lokális egyensúlyban. A paradoxonnak látszó megállapítás azt jelenti, hogy a **rejtőzés** szempontjából maladaptív egyedeket a madárragadozók rendszeresen eltávolítják, mert ezek a reprodukciós közösség (rekombináció) következtében állandóan keletkeznek azon a helyeken, ahol a két forma érintkezik (Farkas és mtsai 2013).



15/35. kép. A *Timema cristinae* (Timematidae) botosáska két változata és tápnövényeik. *Adenostoma fasciculatum* (Rosaceae) (A), melyen a csíkos változat (B), és *Ceanothus spinosus* (Rhamnaceae) (C), melyen a csík nélküli táplálkozik © doi: 10.1016/j.cub.2013.07.067

15.TA5 HIPOTÉZISEK A NÖVÉNYEK VÉDEKEZÉSÉRE

Az alább sorra kerülő hipotézisek kapcsolódnak a védelem evolúciós problémáihoz, melyekkel a 15.TA12-ben foglalkozunk. Első megközelítésre két alapvető kérdést tehetünk fel (Tuomi 1992): (1) lehet-e a védekezést optimalizálni, a védelmi anyagok optimális előállításával és fenntartásával (15.TA11), valamint (2) mennyiben képes a MNA-knak tulajdonított védekezés igazolni és magyarázni ezeknek a vegyületeknek az evolúciós időbeni megjelenését? Itt még annyit jegyzünk meg, hogy ebben az értelemben az optimalizáció az energia szétosztására vonatkozik a maximális rátermettség elérése érdekében. A növény szövetei (a rátermettség szempontjából) eltérő mértékben értékesek, a védelmet is e szerint kell megosztania. A második pont által felvetett részprobléma az, hogy vajon a forráselérhetőség hogyan befolyásolja a védelmi vegyületek termelését? „Minden” szempontot figyelembe vevő hipotézist nehéz alkotni, ezért az alábbi hipotézisek inkább csak a növényi védekezési stratégiák más-más fontos elemét emelik ki.

15.TA5.1 Szén–nitrogén egyensúly hipotézis

Ez az elmélet a **fenotípusos plaszticitást**, vagyis egyedek eltéréseit hangsúlyozza (Bryant és mtsai 1983). Egy adott védelmi fenotípus megjelenése a C/N aránytól függ. Témánk szempontjából az energia szétosztásánál a növekedés és a védelem között keletkezhet negatív korreláció. A növénynek el kell „döntenie”, hogy a védelembe, vagy a növekedésbe alokáli-e anyagokat. Azokban a növényekben, amelyeket a tápanyagelérhetőség korlátoz (sok fás faj, amely alacsony tápanyag ellátottságú helyen növekedik) **C-alapú védelem** (pl. a fenolok felhalmozása) jut érvényre. A növekedés lassú, a fotoszintézis viszont továbbra is intenzív, ezért elsősorban C-alapú vegyületek és szénhidrátok termelődnek, mert ilyen feltételek mellett a szén „olcsó”. Tápanyagban gazdag élőhelyeken más folyamatok kerülnek előtérbe: elsősorban **N-alapú védelem** (pl. alkaloidok, cianogén glükozidák stb.) alakul ki, mert ekkor a nitrogén az „olcsó” tápanyag.

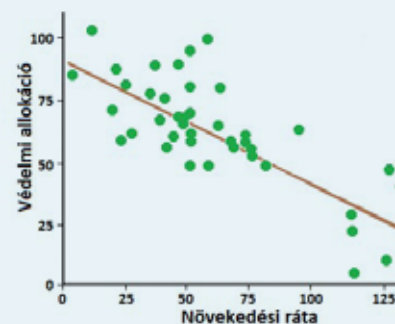
A hipotézist több vizsgálat próbálta igazolni kísérletesen, azonban az eredmények ellentmondásosak. Például az N-trágyázás és árnyékolás tápanyagszegény környezetben (tundrán) növelte a *Salix polaris* fűzfaj nitrogén tartalmát és csökkentette a teljes fenol mennyiséget, vagyis megfelelt a hipotézis feltételeinek (Dormann 2003), más esetben (Hyvärinen és mtsai 2003) azonban nem tudták alátámasztani az elképzelést. A hipotézis kritikájához lásd Hamilton és mtsai (2001) munkáját.

15.TA5.2 Forráselérhetőség hipotézis

Az előbbtől többek között abban különbözik, hogy a növény növekedésének sebességét (és a levelek élettartamát) **genetika-ilag** rögzült sajátosságnak tekinti. A védekezésbe fektetett energia mennyisége a genetikailag meghatározott növekedési sebesség függvényében változhat. Itt nem egyedek közötti, hanem fajok

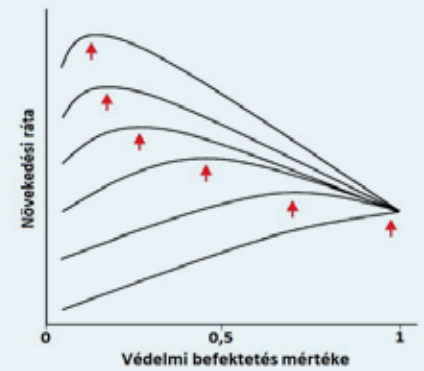
közötti védekezési különbségekről beszélhetünk (Coley és mtsai 1985). Amennyiben a források szűkösek, azok a növények jutnak előnyhöz, melyek lassú növekedésűek (mert a védekezés energiaigényes) és fordítva, gazdag források esetén a gyors növekedés előnyösebb (15.TA5/1. ábra). A **lassú** vagy **gyors növekedési** stratégiához kapcsolódó védekezés kapcsolódó védekezés mértéke a herbivor fajok számával mérhető. A gyorsan növekedő fajok

több herbivor lesz jelen, a lassan növekedőkön kevesebb. Fraser és Grime (1999) éppen ezt tapasztalta 12 őshonos angliai fűfaj és a zab levéltetű (*Sitobion avenae*) kapcsolatát vizsgálva: a gyors növekedésű fajokon (*Agrostis*, *Holcus*, *Lolium*, *Poa* és mások) 38, a lassúakon (*Festuca*, *Bromopsis* és mások) csak hat levéltetű egyed volt átlagosan. A hipotézis egy kombinációja (Coley 1987) összeköti a forráselérhetőséget az apparencia elmélettel (15.TA5.4). A forráselérhetőség hipotézisnek is van kísérletes bizonyítéka (pl. ilyet mutat a 15.TA5/2. ábra). Egy másik vizsgálatban a tipikusan lassan növekedő trópusi fafaj, az *Eusideroxylon zwageri* (Lauraceae), esetében Kurokawa és mtsai (2004) megkísérelték meghatározni a védelembe (kondenzált cersavakba és ligninbe) alokáli nettó produkció mértékét, összehasonlítva két másik, ugyanott növekedő, a Dipterocarpaceae családba tartozó fajjal. Az előbbi árnyékkedvelő és borneói vasfának nevezik, mert rendkívül tartós faanyagot képez. A vasfa kb. 35%-ot, a fénykedvelők



20-25%-ot fordítottak védelemre. A növekedés–védelem elsődleges szabályozói a citokininek, melyek kapcsolatban állnak herbivor rovarokkal és azok mikrobiális szimbiotáival (Giron és mtsai 2013).

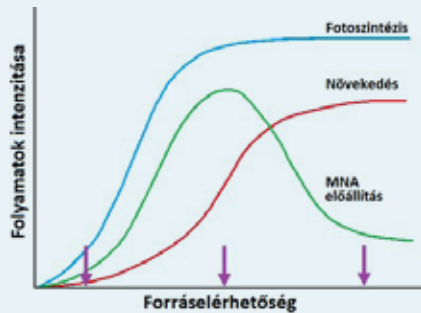
A hipotézis témakörében végzett 50 kutatás áttekintése alapján Endara és Coley (2011) azt a következtetést vonták le, hogy az eredmények



15.TA5/1. ábra. A forráselérhetőség hipotézis grafikus megjelenítése. Az inherensen alacsony maximális növekedési rátájú növényfajok magasabb védelmi szintet érnek el, mint a magasabb relatív növekedési rátával rendelkezők. A nyilak a maximális növekedési rátára mutatnak [Coley és mtsai (1985) nyomán módosítva].

támogatták a hipotézist, vagyis az inherensen lassan növekedő növényfajok többet investáltak a herbivorok elleni védelembe, mint a gyorsabban növekedők.

15.TA5.3 Növekedés–differenciálódás egyensúly hipotézis



15.TA5/3. ábra. A növekedés–differenciálódás egyensúly elmélet. A kék vonal a fotoszintézis intenzitását, a zöld a másodlagos növényi anyagok (MNA) előállításának intenzitását, a piros a növekedés mértékét mutatja. Az alacsony forráselérhetőség mellett (első lila nyíl) mindhárom lényegi folyamat (fotoszintézis, növekedés és MNA-k képzése) alacsony szintű. Közepes forrás szintnél (második lila nyíl) a növekedés kevésbé intenzív, mint a fotoszintézis viszont a védelmi vegyületek képzésének üteme jelentős. Bőséges források esetén (harmadik lila nyíl) a gyors növekedésbe fektet energiát a növény és ez jelentősen csökkenti a kémiai védelemre fordított energiárészt, ezért az MNA-k termelése visszaesik. A növekedés és fotoszintézis kölcsönhatás formájában alakítja az optimális ellenálló képességet [Herm és Mattson (1992) nyomán módosítva].

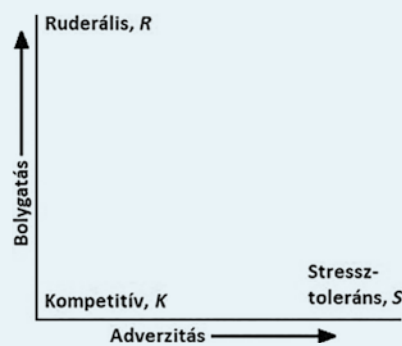
hogy sikeresen versenyezzen szomszédjaival, de közben nem képes megfelelő szintű védelmet képezni a herbivorok és patogének ellen, vagy gyengébb lesz a versenyben, de jobb a védekezésben. Ebben az értelemben ez egy **optimalizációs** modell is (15.TA5/3. ábra). Az ábrán az alacsony forráselérhetőség mellett mindhárom lényegi folyamat (fotoszintézis, növekedés és MNA-k képzése) alacsony szintű. Közepes forráselérhetőségnél a növekedés kevésbé intenzív, mint a fotoszintézis és jelentős a differenciálódás (a védelmi vegyületek) képzése. Bőséges forráselérhetőség esetén a gyors növekedésbe allokál a növény és ez jelentősen csökkenti a védelemre fordított energiát. Az elméletet részben a szén–nitrogén elmélet hiányosságai miatt dolgozták ki.

Ennél az elméletnél az a kétség merült fel, hogy vajon valamennyi növényi fiziológiai folyamatot fel lehet-e fűzni a növekedés–differenciálódás kapcsolatra? Donaldson és mtsai (2006) negatív korrelációt találtak a kémiai védelem (fenil glükozidák) és a növekedés intenzitása között az amerikai rezgő nyár (*Populus tremuloides*) esetében, ha a növények alacsony fertilitású talajon és versenyviszonyok között növekedtek.

Az elmélet negatív korrelációt tételez fel a **növekedési** és **differenciálódási** folyamatok között (Herm és Mattson 1992). Ez úgy értendő, hogy a növekedés sejt-szinten osztódást, megnagyobbodást, a differenciálódás pedig kémiai és morfológiai változásokat jelent, amelyek a sejtek éréséhez és specializációjához vezetnek. De negatív kapcsolatot tételeznek fel a növekedés és védelem között is, mert a másodlagos metabolizmus és a szerkezeti változások kényszerűen irányítanak el, többek között az új levelek létrehozása során. Ez „választás elé állítja” a növényt: vagy gyorsan növekedik,

15.TA5.4 Az apparencia, az élőhely minősége és a növényi ellenálló képesség összefüggése

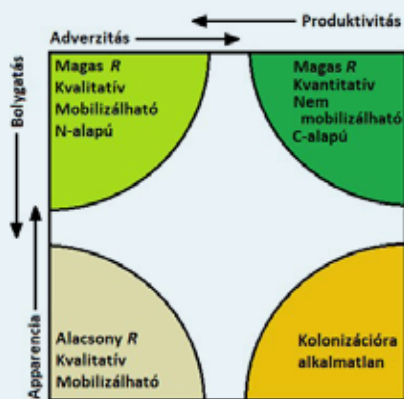
A növényi közösség meghatározó jelentőségű lehet herbivorok számára. A kapcsolat szempontjából döntő az **időbeliség** és a **térbeliség**. Az előbbi a stabilitásra utal, az utóbbi négy vonást emel ki: a biomassa mennyiségét és a növényi közösség szerkezetére utaló mutatókat, a strukturális diverzitást és az architektúrális komplexitást, a növények egyedi formájára vonatkozó jellegeket és a térbeli eloszlásukat. Ezek a vonások Southwood-nál (1977), az **élőhely templát** fogalmában öltönek formát, amelyek a fitofág rovar szempontjából fontos növényi vonásokat veszik figyelembe. Eredetében visszanyúlik a csak növényi életmenet stratégiákat tekintő Grime-féle (1979) stratégiákhoz [kompetitív (K), ruderális (R) és stressztoleráns (S)], melyeket koordináta rendszerben ábrázolva (15.TA5/4. ábra), a vízszintes tengelyen



15.TA5/4. ábra. A Grime-féle növényi stratégiák megjelenítése egy egyszerű koordináta-rendszerben. Ahol a környezet nem mutat kedvezőtlen abiotikus és biotikus hatásokat (nem adverz), ott a növények versengenek a forrásokért. Ha az adverzitás növekedik, szélsőséges esetben csak a stressztűrő fajok maradnak meg. A nem bolygatott élőhelyeken szukcesszió zajlik, melyben versenyben cserélik le a fajok egymást. Amennyiben a bolygatás növekedik, egyre több fugitív, efemer és magbankkal rendelkező faj telepszik meg és az élőhely ruderáliává válik [Grime (1977) nyomán módosítva].

felhasználásával] először Coley (1987), majd Feeny (1991) és alakították ki a **növényi ellenálló képesség élőhelyminőség hipotézisét** (15.TA5/5. ábra).

A Feeny-féle modellben azon a tengelyen, ahol Southwood élőhely templátjában az élőhely időbeli stabilitása található, az **apparencia** szerepel. Lényegében azonos vonásra utalnak. Az apparencia szó szerint „láthatóságot” jelent, a növényre értve az architektúrális komplexitásra utal (Feeny 1976, Rhoades és Cates 1976), ami nyilvánvalóan összefüggésben áll az élőhely időbeli stabilitásával, mert minél hosszabb az utóbbi, annál nagyobb architektúrális komplexitású (és valószínűleg strukturális diverzitású) növények alakulhatnak ki. Az apparencia, bár elsősorban vizuális ingerre vonatkozik, nem zár ki kémiai apparenciát



15.TA5/5. ábra. Az élőhely minősége, a növényi növekedési stratégiák és a komplex növényi védelem összefüggése. A védelem magában foglalja a „láthatóságot” (apparencia), az állandó (nem mobilizálható) és kiváltható (mobilizálható) védelmet A kémiai védekezés minősége egyrészt lehet N-alapú védelem és kvalitatív („minőségi”), mert csak alacsony koncentrációban jelenlévő, de hatásos vegyületekből áll, és fordítva, a C-alapú védelem, amikor nem mobilizálható módon, nagy mennyiségben képződnek („kvantitatív”) vegyületek. A környezet lehet produktív, mutathat kedvezőtlen körülményeket (adverzitás) és lehet bolygatott. Ahol a bolygatás maximális és a produktivitás alacsony, ott kolonizációra alkalmatlan helyek vannak. Az R a populációk növekedési rátája [Feeny (1991) nyomán módosítva].

ahol az adverzitás és a „zavarás” is nagyfokú (pl. sivatagos terület, jobb alsó sarok). A bal felső sarokban a produktivitás is magas és az apparencia is nagy. Itt hosszú életű, *K*-stratégista, sok esetben bonyolult architektúrával rendelkező fajok találhatók, amelyek – legalább is részben – mobilizálható, **N-alapú** (pl. alkaloid), kiváltható kémiai ellenálló képességgel rendelkeznek, amely közepes szintű. A bal alsó sarokban az apparencia alacsony, az adverzitás is kismértékű, de a bolygatás erős. Ez az *r*-stratégistáknak kedvez (efemer fajok), amelyek alacsony rezisztenciát mutatnak fitofágokkal szemben, a kémiai védelmük kvalitatív jellegű (mobilizálható). Valószínű, hogy a produktivitás és ellenálló képesség közötti korreláció a „herbivorkártétel” által a növényi rátermettségre gyakorolt árat tükrözi.

A kvalitatív és kvantitatív ellenálló képesség jelentősége a nem adaptált herbivorral szemben fontos. A tapasztalatok azt mutatják, hogy efemer, kvalitatív ellenálló képességgel rendelkező fajok, melyek alkaloidokat, szaponinokat stb. tartalmaznak, elsősorban a polifág herbivorok ellen mutatnak rezisztenciát, míg a specialisták ellenében azok hatásosak, melyek nagy mennyiségben tartalmaznak terpenoidokat, fenol vegyületeket stb. Természetesen ez nem jelenti azt, hogy e fajoknak nem lehetnek meg a maguk adaptált specialista herbivorjai.

Az elmélet kompaktsága és meggyőző ereje ellenére is kevés a bizonyíték, hogy általánosan érvényes legyen. A kvantitatív és kvalitatív védekezés eloszlása a fajok között nem olyan világosan

azon fajok esetében, amelyek kizárólagosan ezen az úton jutnak el a tápnövényükhöz.

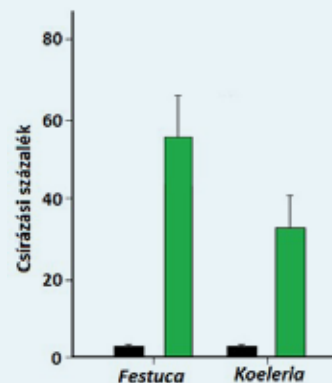
A növényi ellenálló képesség az egyes élőhelyek minősége szerint más és más lesz. Ahol az adverzitás foka nagy, ott a produktivitás alacsony, ezért a növény csak bizonyos típusú ellenálló képességgel rendelkezhet: ebben az esetben ez **szénalapú**. Példa a már említett sivatagi/félsivatagi területeken élő kreozotcserje (*Larrea*), amely terpeknében igen gazdag és a növény minden része állandóan tartalmazza. Az ábrán a jobb felső sarok mutatja a nem mobilizálható, kvantitatív jellegű, állandó kémiai ellenálló képességet, amely magas szintű. Szemben vele az egyik szélsőség a nem kolonizálható helyek,

elkülöníthető, mint ahogy az elmélet feltételezi. A kvalitatív védelem költségei sem csekélyek éppen a nitrogén befektetés következtében és az apparencia kvantifikálása (és mérése) sem egyszerű (Stamp 2003).

15.TA6 NÖVÉNYEK VÉDEKEZÉSE MÁS NÖVÉNYFAJOK ELLEN

Röviden említenünk kell az **allelopátiát**, egy korábban majdnem tudománytalan, de legalább is anekdotikusnak tartott jelenséget. Rice 1974-ben összegezte az akkori ismereteket az allelopátiáról, amit az egyik legnevesebb növényökológus, J.L. Harper (1975) bírált. Kritikájának középpontjában a kísérletek megbízhatósága állt, többek között azt állítva, hogy azt lehetetlen bizonyítani, miszerint a növények **nincsenek** hatással egymásra. Az azóta eltelt időszak műszeres fejlődése és alaposabb kísérleti tervezés eredményeként az allelopátia mára visszanyerte létjogosultságát (Inderjit és mtsai 1995, Fitter 2003).

Az allelopátia szinte a növénytermesztés kezdete óta megfigyelt jelenség. Bizonyos növényfajok szoros térbeli kapcsolatban (pl. gyökér–gyökér érintkezésben vagy egy másik faj lombzata alatt) gátolhatják egymás fejlődését. A hatás rendszerint aszimmetrikus. A folyamat során az egyik vagy mindkét növényfaj több száz vegyületet bocsát a gyökérszónában a talajba, melyek akadályozhatják a másik faj csírázását és növekedését. A vegyületek a saját fajú egyedekre nincsenek hatással. Fontos kritérium, hogy a vegyületek termelését és kibocsátását akkor is végzik, ha nincs más faj jelen (amenalizmus, **Bevezetés II**), vagyis nem más fajok egyedei által indukált válasz a vegyületek termelése! Allelopátia előfordulhat a forrásokért folyó interferencia versenyben, de egyéb okból is, vagy csak egyszerűen jelen van funkció nélkül, mert a gyökerekből természetes körülmények között is kijutnak anyagok. (A növénynek az autotoxicitás elkerülése érdekében is kell kibocsátania anyagokat.) Ide sorolják a lombzatról lemosódó anyagokat is; a diófa (*Juglans regia*) lombja az allelopatikus hatás klasszikus példája. A fa alatt gyepesíteni vagy növényeket termesztetni majdnem lehetetlen. A hatásban, amely tulajdonképpen védekezésként is értelmezhető, leggyakrabban fenol jellegű (kinonok, juglon) vegyületeket mutatnak ki. Érdemes az allelopátiát közösségökológiai szinten értékelni, mert a kölcsönös allelopátia bármely élőhelyen számos



15.TA6/1. ábra. Az invazív imola (*Centaurea maculosa*) által termelt katekin hatása a *Festuca idahoensis* és *Koeleria micrantha* magjainak a csírázására. A fekete oszlopok a katekinrel kezelt magvakat, a zöldek a kontroll magvakat jelölik [Bais és mtsai (2003) nyomán módosítva].



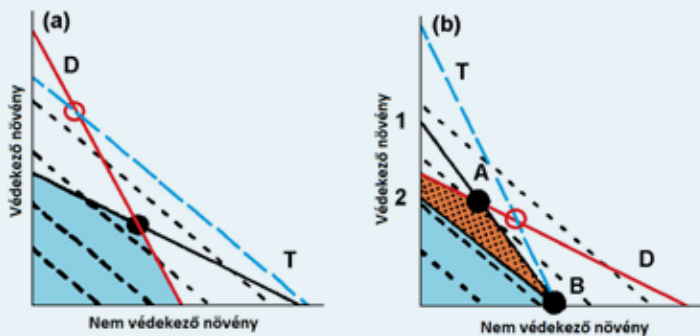
15/36. kép. A *Centaurea maculosa* (Asteraceae) imolafaj virágzata © Matt Lavlin

növényfajt érint és feltehető, hogy az invazív fajok közösségszerkezetet átalakító hatásában játszott szerepe is részben ennek tulajdonítható. Ezt bizonyítja Bais és mtsai (2003) vizsgálata az Európából USA-ba behurcolt *Centaurea maculosa* imola fajjal, amely katekint (flavonoid) termel a gyökér zónában. Ez a fitotoxin akadályozza helyi fajok (*Festuca idahoensis*, *Koeleria micrantha*) csírázását (15.TA6/1. ábra) és növekedését.

15.TA7 GERINCES HERBIVOROK TÁPLÁLKOZÁSA FIZIKAI VAGY KÉMIAI VÉDELEMSEL RENDELKEZŐ NÖVÉNYEKSEL

15.TA7.1 A növény fizikai védelmének hatása a herbivor optimális táplálékösszetételére

Alább a 16.TA8-ban ismertetett modell **fizikai védelemre módosított** változatát tárgyaljuk, melyben a növény fizikai ellenálló képességgel (pl. tövisekkel) rendelkezik (15.TA7/1. ábra) (Belovsky és Schmitz 1994).



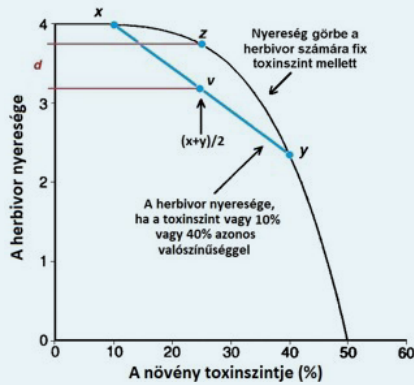
15.TA7/1. ábra. Herbivor optimális táplálékösszetétele fizikai védelemmel (pl. tövisekkel) rendelkező és nem védekező növényfaj fogyasztása esetén. (a) A nem védekező növényhez képest a védett növényből, védelem hiányában többet fogyaszt a herbivor. Az optimális (maximális energiafelvételt eredményező) táplálékösszetételt a piros karika mutatja. Amennyiben a védett növény védekezik, akkor egységnyi idő alatt kb. feleakkora mennyiséget tud felvenni belőle a herbivor. A lehetséges táplálékösszetételek a kék mezőn belül vannak és a fekete telt kör jelöli a maximális energiát nyújtó összetételt. (b) Herbivor optimális táplálékösszetétele abban az esetben, ha a növény kevésbé hatékony (1) vagy hatékony (2) fizikai védelemmel rendelkezik. Utóbbi esetben csak a nem védett növényt fogja fogyasztani a herbivor. Jelölések: kék szaggatott vonal az idő kényszer (T), amikor nincs fizikai védelem egyik növényfajnál sem, piros vonal az emésztési kényszer (D), a fekete folytonos vonal az idő kényszer (T), ha van védekezés, a fekete szaggatott vonalak a felvehető energia nullkínái, melyek az origótól távolodva növekvő energiafelvételt jelölnek, a piros karika az optimális táplálékösszetétel védelem hiányában, a fekete telt kör az optimális táplálékösszetétel védekezés esetén. Részletes magyarázat a szövegben [Belovsky és Schmitz (1994) nyomán módosítva].

A herbivor optimális táplálékösszetételét három kényszer határozza meg: az időtényező (T), ami a táplálkozásra fordítható időmennyiséget; az emésztési kényszer (D), az egy nap alatt felvehető és megemészthető növényi anyag mennyisége (pl. kg nedves anyag/nap); és a minimális energia (E) feltétlen megszerzése, amely a felvett növényekből nyerhető nettó energia mennyisége naponta. Minél több energiát vesz fel a herbivor annál hatékonyabb a táplálkozása. A modellben a növény tövisekkel rendelkezik, melyek miatt a herbivornak több idő kell táplálék felvételére fordítani. Kiindulási feltétel, hogy a **védett növény nagyobb energiartalmú, mint a nem védett**. A 15.TA7/1a. ábra azt az állapotot mutatja, amikor a „védekező” (V) növény (függőleges tengely) **még nem védekezik**. Látható, hogy értékesebb, mint az eleve „nem-védekező” (NV) növény, mert, ahogy a D -vonal mutatja, a herbivor kétszer többet eszik belőle. Ekkor időkényszer (T) még nem jelentkezik, ezért a kényszerek által megszabott maximálisan kinyerhető energia a piros folytonos és a kék szaggatott vonal metszéspontjánál van (piros kör az ábrán). Tételezzük most fel, hogy a V **növény védekezik**. Ekkor jut érvényre az időkényszer, mert a növényhez való nehezebb hozzáférés miatt a herbivor egységnyi idő alatt kb. fele annyi védekező növényt tud csak elfogyasztani. A folytonos fekete vonal a fekete pontnál metszi az emésztési kényszer (piros vonal) vonalát. Az optimális összetétel a kék trapezoidon belül lehet, a legnagyobb energianyereséget adó táplálékösszetételt a fekete pont jelöli ki.

A 15.TA7/1b. ábrán **különböző szintű** (1-es időkényszernél kisebb, a 2-esnél jelentősebb a védelem) fizikai védekezéssel rendelkező növény esetén láthatjuk az optimális (legnagyobb energianyereséget adó) táplálékösszetételt. Itt csak az időkényszer szabályozza a fogyasztást. Ha a V -növény nem védekezik, akkor a T (kék vonal) és D kényszerek metszéspontjában (piros kör) van az optimális összetétel. Ha 1-es szintű a védekezés, akkor a védekező növényből akár nagyobb is lehet (a nem védekező esethez képest) a herbivor fogyasztása (mert a V -növény sokkal jobb minőségű, mint az NV -növény). A hatékony fizikai védelem (2-es vonal) jelentősen nagyobb időráfordítást jelent a herbivor részéről, így az optimális összetétel, vagyis a maximális energiafelvétel a B pontra csökkenti az V növény fogyasztását, azaz a herbivor csak a nem védekező növényt fogja enni.

15.TA7.2 Változó rezisztencia vagy toxinszint hatása a fogyasztóra

A fenotípusos plaszticitás, egy adott helyzetben csak akkor előnyös, ha az az információ, amely fenntartja, **őszinte**. A növényi rezisztenciával kapcsolatos plaszticitás az indukálhatóság, az őszinte információ pedig a herbivor jelenléte. Ahogy azt korábban is láthattuk, a herbivoria magas valószínűsége fixálja azt a fenotípust, ami az adott ökológiai környezetben a legelőnyösebb a növénynek (Karban és mtsai 1999). A modellek és a tapasztalat azt jósolják, illetve bizonyítják, hogy a gazdaegyedek **változó rezisztencia szintje** (pl. a toxintartalom változása) nagyobb terhet ró a fogyasztóra, mint az **állandó szint** (Karban és mtsai 1997). (Egy



15.TA7/2. ábra. Az állandó és változó toxinszinttel rendelkező növényen táplálkozó herbivor nyereséggörbéi. Az x és y pontok a változó toxinszint szélső értékei által, v pedig az átlagos toxinszint által biztosított nyereség. A z pontban (v -nek megfelelő) átlagos fix toxinszint mellett realizált nyereség nagyobb, mint a változó toxinszintből származó nyereség. A különbséget d fejezi ki. Lásd a modell bővebb magyarázatát a 15.TA7.2 pontban [Karban és mtsai (1997) nyomán módosítva].

él (15.TA7/2. ábra). A növény toxinszintje 0-50 egység között változik a populációban, a legmagasabb szint pusztulást okoz. A nem változó toxinszint mellett a görbe lefutása mutatja a herbivor által elért nyereséget. Ha a növény/gazda egyed toxinszintje változik, például 50%-os valószínűséggel egyszer 10%-os, máskor pedig 40%-os toxinszinten áll fenn, akkor a modell szerint a két érték (az ábrán x és y) átlagán, vagyis 25% lesz a fogyasztó nyeresége. Látható, hogy ez a szint d értékkel kisebb, mint az állandó toxinszint mellett elérhető z pont. Ez az összefüggés, populációsztintre emelve, úgy hasznosítható a gyakorlatban, ha a rezisztens növények közé érzékeny egyedeket is elhelyeznek. A fogyasztó rezisztenciájának kialakulása ekkor lényegesen lelassul. Ha az állandó toxinszintet konstitutív, a változót pedig indukált rezisztenciának fogjuk fel, akkor felvethető a kérdés, hogy miért marad az előbbi fenn egyáltalán, hiszen hátrányok terhelik? Valószínű, hogy a forráselérhetőség és herbivor fogyasztás sajátos kombinációja indokolja az állandó védekezés fenntartását.

15.TA8 VÉDELMI ALLOKÁCIÓ TÖBBFÉLE VESZÉLY ESETÉN

Jokela és mtsai (2000) modellje esetében abból indulunk ki, hogy egy szervezet z részt alokál védelemre a forrásaiból, amit főleg a rátermettségből vesz el. A rátermettségi függvény az alokációtól függ, konkrétan

$$W(z) = e^{-\beta z},$$

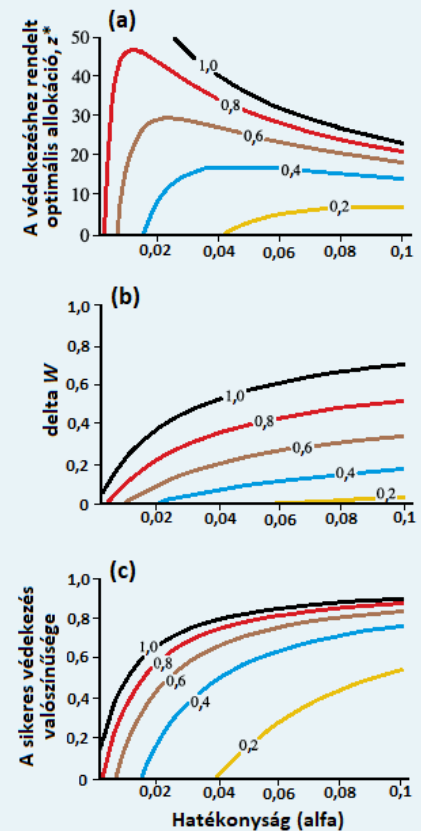
ahol W a rátermettség, z a védelemre alokált (energia-) mennyiség, β pedig egy paraméter. Az optimális alokációt

populációban nemcsak a növényegyedek térnek el aktuális toxintartalom tekintetében, de a termelés mértéke is változik a körülményektől függően és a génexpresszió eltérések következtében, mert kvantitatív genetikai tulajdonságról van szó.) Ennek azért van jelentősége a herbivorral vagy parazitával való kölcsönhatásban, mert a genetikai variabilitás minden evolúciós változás feltétele. A modell szerint kisebb nyereséghez juthat az a herbivor/parazita, amely változó toxinszintet produkáló egyedeken

a védelemre (z^*), mely maximalizálja a W rátermettséget, az alábbi egyenlet adja meg:

$$z^* = \frac{1}{\alpha} \ln \left[pd \left(1 + \frac{\alpha}{\beta} \right) \right],$$

ahol α a védelembe való alokáció hatékonysága, p a támadás valószínűsége, d pedig a veszély (ragadozónál egy sikeres támadás által okozott sérülés, patogének esetében a virulencia) átlagos szintje. Az összefüggés alapján a várható optimális alokáció a védelemre, a várható rátermettség az alokációk alapján és a védelem hatásossága az alokációk alapján a 15.TA8/1. ábra szerint alakul. Látható, hogy alacsony „kártétel” (d értéke alacsony) mellett nem érdemes a védelembe alokálni, különösen, ha annak a hatékonysága alacsony (15.TA8/1a. ábra), ekkor $z^* = 0$ és inkább a **tolerancia** a sikeres stratégia. Ha viszont a „kártétel” magas, akkor a hatékonyságtól (alfa függetlenül, mindig szükség van védelmi alokációra. Ahogy a sérülés növekedik, úgy csökken az alokációs képesség és eltűnik a tolerancia. Legnagyobb az alokáció, ha alacsony a hatékonyság és a „kártétel” valószínűsége nagy. A rátermettség (15.TA8/1b. ábra) növekedik a védelem hatékonyságának növekedésével; ellenben az alacsony hatékonyság – ha nagyobb (többféle) károsító hatásról van szó – növeli a védelmi befektetést és így a rátermettséget, de csak egy bizonyos határig (a rátermettség a maximális szintet telítési görbe szerint éri el). A sikeres védekezés (15.TA8/1c. ábra) viszont gyorsan emelkedik alacsony hatékonyságnál is és akkor mutat maximumot, amikor az optimális alokáció (15.TA8/1a. ábra) is magas. Ha a várható „kártétel” alacsony (pl. 0,2), akkor nagyobb hatékonyság mellett már csökkent optimális ráfordítás is elegendő.



15.TA8/1. ábra. (a) A védekezéshez szükséges optimális alokáció, (b) a rátermettség, delta W , és (c) a sikeres védelem valószínűsége a védelem hatékonyságának (alfa) függvényében. A delta W az optimálisan védett és a védelembe nem alokáló egyedek rátermettsége közötti különbség. A függvényekhez ugyanolyan támadási valószínűséget ($p = 1$) és azonos ráfordítási költséget ($\beta = 0,01$) valamint különböző szintű „károsodási” szinteket ($d = 0,2-1,0$) vettek figyelembe. További magyarázat a szövegben [Jokela és mtsai (2000) nyomán módosítva].

Összefoglalva: a támadási típusok sokfélesége inherensen csökkenti a védelmi hatékonyságot, ezért kritikusan fontos az optimális ráfordítás megállapítása és az olyan élőhelyeken, ahol sokféle támadás várható, többet kell fordítani a védelemre. A tolerancia növelése csak akkor jó stratégia, ha a védelem hatékonysága alacsony, de a „kártétel” is elfogadhatóan alacsony szintű.

15.TA9 PÉLDÁK A SZEKVESZTRÁLÁSRA



15/37. kép. Az *Eurytides marcellus* (Papilionidae) pillangófaj kifejlett hernyója. A fejtök mögött a protorakális szegmensből kitolható ún. osmeterium szerv látható, amely a családra jellemző és védelmi szerepet tölt be (repellens illatot bocsát ki)
© Donald W. Hall, Univ. Florida

Az Annonaceae családba tartozó *Asimina triloba* fákön táplálkozó *Eurytides marcellus* pillangófaj hernyói által szekvesztrált acetogének (viaszszzerű zsírsav derivátumok) az imágókat védik a rovarevő madarak ellen. Ezek az anyagok citotoxikusak (a mitokondriális oxidatív foszforilációt gátolják) [a rákterápia is használja őket (Martin és mtsai 1999)]. A tengeri nyúl (*Stylocheilus longicauda*) a fonalas cianobaktérium (*Lyngbya majuscula*, Oscillatoriaceae) elfogyasztásakor, többek között, apliziatoxinokat vesz fel, melyek a ragadozók ellen védik (Nagle és

mtsai 1998). Más fajok (pl. *Aplysia* sp.) esetében az indukált védelem formája egy sötétkék (tintaszínű) vegyület kibocsátása, amely nemcsak a ragadozók ellen véd a benne található fikocitróbin által, hanem a konspecifikus egyedeket is informálja a veszélyről (Derby és Aggio 2011). Ugyanezeknél a fajoknál a kibocsátott tinta rendkívül magas aminosav tartalmú, ezért a tapasztalat szerint a ragadozók elhagyják a zsákmányt és a



15/38. kép. Tintafelhőt kibocsátó tengerinyúl (*Aplysia* sp., Aplysiidae)
© G. Anderson

tintára összpontosítanak (fagomimikri jelensége). Más Opisthobranchia fajok különböző típusú mirigyekből a teljes terpén spektrumot (mono-, szeszkvi-, diterpén stb.) képesek a környezetbe juttatni védekezésül. A hazai faunából is ismert csüngőlepkék (*Zygaena* spp.) tápnövényeikből cianogén anyagokat tárolnak, de bioszintetizálni is képesek, emiatt a rovarevő madarak elkerülik a csüngőlepké fajokat.



15/39. kép. Párosodó csüngőlepkék (*Zygaena filipendulae*, Zygaenidae). A csüngőlepkék cianogén anyagokat tartalmaznak.
Fotó: Török János

15.TA10 A NÖVÉNYEK VÉDEKEZÉSE A PATOGÉNEK ÉS HERBIVOROK ELLEN

A növénytermesztéssel és állattenyésztéssel foglalkozók korán észrevették, hogy egy-egy növényállományban, vagy állatcsoportban mindig található egyedek, melyek kórokozókkal, parazitákkal szemben többé-kevésbé ellenállóak és tovább-szaporításra érdemesek. Az emberre vonatkozó hasonló ismeretek szintén az egyedek eltérő túlélésével kapcsolódtak össze. Figyelemre méltó, hogy sok közös vonás fedezhető fel a növény és állat válaszaiban a fertőzésekre és „kártételre” (Keith és Mitchell-Olds 2013). Napjainkban a géntechnológiai módszerek óriási változást eredményeztek a növényi ellenálló képesség mesterséges kialakításában.

15.TA10.1 Patogének elleni védekezés

A hiperszenzitív reakció az egyik alapvető védekezési mód a növényi szövetbe került baktériumok és mikrogombák ellen, melynek során a növényi szövet a kórokozó körül nekrotizálódik, elszigetelve azt a környező sejtektől. Ennek a folyamatnak az eredménye az ún. **szisztemikus szerzett rezisztencia**, amely az elsődleges fertőzést (immunizációt) követő újabb fertőzéssel szemben ellenálló képességet jelent. A patogénekre jellemző molekuláris mintázat felismerésével kezdődik, amit az erre szolgáló növényi receptorok végeznek. A receptorok egyik része a mikrobát jellemző molekuláris mintázatra érzékeny, vagyis a patogént érzékeli, a receptorok másik csoportja „kártételre” összefüggő veszélyt jelző molekuláris mintázatra érzékeny, vagyis figyelmezteti a növényt a „kártételre”. Például egy jól ismert folyamat a bakteriális flagellin molekulák detektálása. (A felismerést biztosító hasonló gének állatokban is előfordulnak). A fertőzés úgy zajlik le, hogy a virulens baktérium áthatol a felismerési mechanizmuson avirulens gén által kódolt effektor molekulák segítségével és elnyomja a védelmi jelzőrendszert. Természetesen erre a növény a rezisztencia gének aktiválásával válaszol. Például a búzában 33 kultivárspecifikus rezisztencia gén ismeretes, melyek a lokalizált sejthalált (hiperszenzitív reakciót) váltják ki. [A kultivár ember által előállított (nemesített, géntechnológiai módszerrel létrehozott) fajta.] Evolúciós mechanizmusa a gén–génért koadaptáció. A növény–patogén kapcsolat genetikai háttere az egyetlen vagy kevés gén hatása jellemző (a növény–rovar kölcsönhatásban viszont túlnyomóan a poligenikus rendszer működik). A fentiekkel szemben megfigyelhető az **indukált szisztemikus rezisztencia** létrejötte, amelyet nem patogénikus, hanem lényegében a növekedést elősegítő, a gyökér-szinten élő mikroba törzsek váltanak ki. Az első rezisztencia típusban a szalicilsav, a másodikban a jázmonsav a fő szereplő.

15.TA10.2 Herbivorok elleni védekezés

A herbivorokra vonatkozó növényi ellenálló képességnek három hatását különböztethetjük meg: **viselkedésszintű** és **életteni** hatást, valamint **toleranciát**.

- Az elsővel azokat a növényi tulajdonságokat jelöljük, melyek a fogyasztó szervezet viselkedését befolyásolják (pl. kémiai anyagokkal elriasztják, fizikai módszerekkel megakadályozzák egy viselkedésforma bekövetkeztét).
- A második a fogyasztóra gyakorolt fiziológiai hatást írja le (pl. alapvető tápanyagok hiánya, toxinok semlegesítése, hormonális hatások stb.).
- A tolerancia arra a növényi képességre utal, amelyet korábban már, mint kompenzációt említettünk, azaz, hogy az okozott veszteséget a növény elviselni képes súlyos következmény nélkül (15.TA2).

Ha a herbivorral szembeni ellenálló képességet több faj vagy **biotípus** (valamilyen tulajdonságban, pl. rezisztencia, kémiai anyagok mennyisége stb. eltérést mutató növényegyedek) mutatja, akkor nem specifikus, ún. **horizontális** hatásról beszélünk, míg ha csak egy faj egyetlen biotípusára vonatkozik az ellenálló képesség, akkor **vertikális** a hatás.

A növényi ellenálló képesség két alapvető mechanizmusa a **fizikai** és a **kémiai**. Amint arra a nevük is utal, az első olyan tulajdonságokkal kapcsolatos, amely a növényhez való hozzáférhetőséget (pl. tüskék, tövisek, szőrözöttség stb.), a fogyaszthatóság különféle szintjeit illeti (pl. a gramineák Si-tartalma stb.).

A kémiai ellenálló képesség a primer növényi anyagcsere produktumainak (cukrok, növényi fehérjék, keményítő stb.) hiányával vagy speciális, erős élettani hatású MNA-k jelenlétével kapcsolatos. Ritka kivételektől eltekintve nincs a vegyületek szerkezete és (valamilyen gátló vagy toxikus) hatása között összefüggés, vagyis hatásuk nem jósolható meg a vegyületek rokonsága alapján (Hartley és Jones 1998). Egy ilyen kivétel a réz-ion, amely meglepően széles körben (gombától emlősig) bizonyul táplálkozást vagy növekedést gátló hatásúnak azokban a vegyületekben, amelyeket ilyen célra állítottak elő. Azonban szinte bármely tápnövény körön kívül eső növényfajból származó anyag is ilyen választ vált ki táplálkozó herbivor rovaroknál, amennyiben ezekkel a táplálékát kezeljük. Minél szűkebb tápnövénykörben specializált egy herbivor, annál könnyebb találni viselkedését (táplálkozást, tojásrakást) gátló anyagot. A táplálkozás és a tojásrakás gátlása (deterrenca) lényegében azonos receptorfiziológiai alapon működik. Ez a jelenség szinte elhanyagolható jelentőségű a húsevő szervezetek esetében, bár ott is előfordul. Az élettani hatást kifejtők közé sorolhatók azok a nagy molekulájú és meglehetősen stabil anyagok, amelyek emészthetősége a herbivor számára csekély (cellulóz, lignin stb.). A növények által termelt anyagok azonban nem minden herbivorra egyformán hatásosak, ha hatnak egyáltalán: például a *Dictyota* tengeri barna alga több mint 20-féle terpenoidot termel, melyek a halfajok táplálkozását gátolják, azonban a felemás lábú rákok és puhatestű herbivorok (mesograsers) ellenállóak ezekre az anyagokra (Duffy és Hay 1994).

A kémiai oldal mellett, vagy azzal együttműködve, számtalan további tulajdonság segítheti a növényi védelmet a herbivorok ellen. Ilyen a csökkent tápláló érték; levelek szinkron képzése; gyors levélnövekedés; levélfenológia változtatása; szilárdító

szövetek növelése. Rendkívül specifikus védekezések közé tartozik a herbivor lefröcskölése terpénekkel (*Bursera*-fajok); a herbivorokra nézve toxikus fémek (Zn, Se, Ni) hiperakkumulációja, ami a szárazanyag 1%-át is elérheti a zárwatermők 525 taxonja esetében; toxikus gyümölcs és nektár, amely az illegitim magdiszpenzerek és beporzást nem végzők ellen irányul, de a valódiak ellen nem.



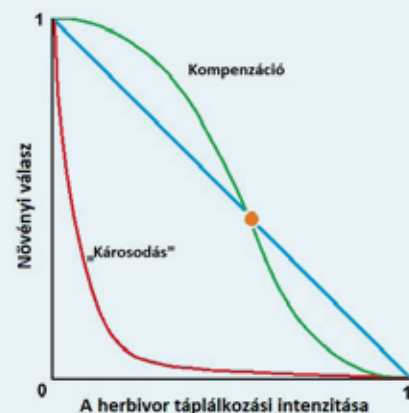
15/40. kép. Mexikó és Kalifornia száraz területein élő *Bursera*-fajok (*Bursera*aceae) a nyomás alatt álló levélerekből terpénsugarat lövellnek ki, ha a *Blepharida* levélbogárfajok © doi: 10.1073/pnas.2133013100

15.TA10.3 Kompenzáció és károsodás

A növényre gyakorolt hatások különféle módon tolerálhatók. **Kompenzáció** általában akkor fordul elő, ha a herbivor általi fogyasztás olyan alacsony, hogy nem okoz csökkenést a növény normális életfolyamataiban és a növény képes pótolni vagy nélkülözni az elvesztett vagy „károsodott” részeket (15.TA10/1. ábra).

A kompenzáció módzatai lehetnek (Crawley 1983):

- a herbivor csökkeni az alsóbb levelek árnyékoltságát, így a növény még növelheti is fotoszintetikus aktivitását. Az árnyéklevelek fotoszintetikus aktivitása csak mintegy 1/5-e a naplevelekéinek. Ha árnyéklevél kerül eltávolításra, ez esetleg még növeli is az egyensúlyt a fotoszintézis és respiráció között;
- a raktározott anyagok mobilizálásával az újranövekedés lehetővé válik, amiben különösen a raktározó szervek (pl. a gyökér magas szénhidrát tartalma) játszanak szerepet;
- a fotoszintetikus termékek eloszlása megváltozik a növényen belül, egy bizonyos hajtás/gyökér arány fenntartása mellett. Ha a hatás a hajtást éri, akkor oda, ha a gyökeret, akkor a gyökér felé áramlanak az anyagok;
- a herbivor hatás a növényen belül is lehet foltos, ekkor a súlyosabban érintett területre irányulhat az



15.TA10/1. ábra. Az ábrán a kék színű vonal azt a herbivordenzitást mutatja, amely mentén arányos (lineáris) volna a növényi válasz. A kompenzáció (zöld vonal) és „károsodás” (piros vonal) esetében egyaránt nem lineáris a kapcsolat, mert az első esetben a herbivor alacsony fogyasztását a növény egy ideig (narancssárga pont) képes kompenzálni, azonban egy adott herbivor denzitás (táplálkozási intenzitás) után már nem, ettől kezdve „károsodik” a növény. A „károsodás” során a növényi szövetvesztés aránytalanul nagy viszonylag alacsony herbivor táplálkozási intenzitás mellett is [Crawley (1983) nyomán módosítva].

anyagtranszport. Ugyanakkor olyan eset is ismeretes, amikor a kevésbé sújtott területre szállít többet a növény;

- a fotoszintézis levél területegységre eső intenzitásának megnövelése;
- a dormanciában lévő rügyek fejlődésének megindítása.

Tökéletes kompenzáció azonban ritka és az érintett növényi **szövet értéke**, valamint a hatás súlyossága és ismétlődése határozza meg a végső kimenetet. Például egy ismétlődő 60-70%-os defoliáció egy lágyszárú növényre nézve végzetes lehet.

A természetben tapasztalható különféle mértékű szövetvesztést a növények esetében az antropomorf „**károsodás**” kifejezéssel írjuk le. „Károsodás” (15.TA10/1. ábra) akkor keletkezik, ha:

- gyűrűs kéreglehántás jön létre, amit gerinces herbivorok okoznak, mert ez szinte kivétel nélkül a növény (fa) pusztulásával jár (a fotoszintetikumok szállítása megáll);
- a herbivor közvetlen hatása fokozódhat, mert a táplálkozás során kórokozókat is juttathat a növénybe;
- a herbivorია alapvetően megváltoztathatja a növények között gyakori (árnyékolás, gyökér stb. szinten folyó) versenyt;
- a herbivor nem változtatja meg a növényi habitust, de annál inkább a növény fiziológiai állapotát. A levéltetvek képesek ilyen hatást kifejteni. Természetesen a következmény észlelhető, pl. a gyökérnövekedés szinte teljesen elmaradhat a hatás ideje alatt.

15.TA10.4 Állandó és kiváltható védelem

A kétféle védelem elkülönítése egyes esetekben kevésbé indokolt, mert a konstitutív rezisztencia is több esetben indukálhatónak bizonyult. Számos növényben mindkettő egyidejűleg jelen van (15.2).

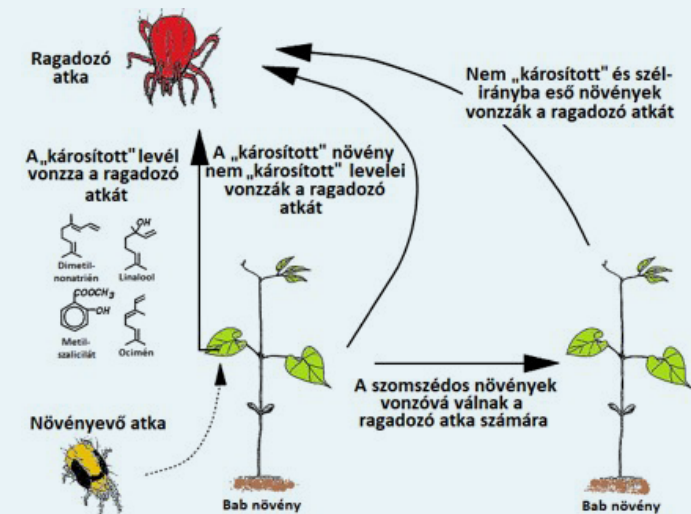
Mindkét védelem speciális esete lehet az ún. **asszociációs védelem**, amely azt jelenti, hogy a rezisztens növényfaj közelében vagy foltjában megtelepedő ehető növényfaj előnyt élvez az előbbi ellenálló képességéből, mert a herbivor elhagyja a foltot. A hatás létrejöhet a megrágott növényből származó illékony anyagok, vagy kevésbé fogyasztható növények megízlelése és visszautasítása eredményeként. A jelenség hatása jelentősebb az emlős herbivoroknál (pl. jávorszarvas) és kevésbé hatékony a fitofág rovarok esetében (ami az utóbbiak jóval kisebb testméretből is következhet). Amennyiben egy nem ehető, illetve ehető növény párosításánál a herbivorokat kizárták, az ehető faj növekedése csökkent, míg a herbivorok jelenlétében a csírázási mikrohelyekért kellett versenyeznie. De ez még mindig rentábilis az ehető faj számára, mert a nem ehető faj hiányában a herbivorok általi elfogyasztás költsége sokkal nagyobb volt (Hay 1986).

Az **állandó** („beépített”, konstitutív) védelem fajspecifikus tulajdonságot jelöl. Ez a folyamatosan nagy mennyiségben jelen lévő, a másodlagos metabolizmusban keletkező vegyületekkel

(pl. tanninok, flavonoidok stb.) kapcsolatos, vagy azokkal, melyek a növényi test, a sejtfal szilárdságát kölcsönzik (cellulóz, pektin, lignin stb.). A cellulóz, evolúciós értelemben, egy mesterien „kitalált” anyag, amelyet csak nagyon kevés szervezet képes lebontani, ezért szorulnak a herbivorok szimbioták tevékenységére, melyek képesek erre a bontásra. De állandó és indirekt védekezésnek minősíthetjük a sok növényfajjal szimbiota kapcsolatban élő endofita és mikorrhiza gombafajok által szolgáltatott védelmet is. Az előbbi a növénygazdához hasonlóan élettani hatású anyagokat, például alkaloidokat, termel. A gyermekláncfüvel (*Taraxacum officinale*) mutualista kapcsolatban élő vezikuláris–arbuskuláris mikorrhiza (*Glomus moseae*) megnöveli a gyökérfogyasztó ormányosbogár (*Otiorynchus sulcatus*) lárvá mortalitását és csökkenti a báltömegét (Gange és mtsai 1994).

Az **indukálható** (indukálható, mobilizálható) védelem az adaptív fenotípusos plaszticitás egy esete. Valamilyen külső behatás hozza létre és a legtöbb tengeri alga (pl. *Dicyota*, *Ascophyllum*) vagy édesvízi szubmerz (pl. *Myriophyllum*) és számtalan szárazföldi növényfaj esetében kiváltható. Aspecifikus növényi válaszról van szó (amit patogén, fitofág rovar és mesterséges sebzés egyaránt kezdeményezhet, azonban az utóbbi indukciós hatása jóval kisebb). Sok zöld alga órákon vagy generációkon belül képes a kolónia alakját megváltoztatni herbivorok hatására. Ha legalább 20 vízbőlha van jelen egy liter vízben, akkor nyúlványokkal ellátott algakolóniák (coenobiumok) jönnek létre (van Donk és mtsai 1999).

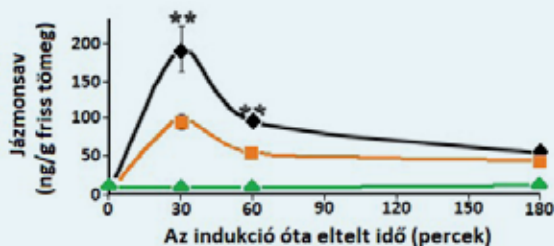
Patogének behatolásakor a sebzés helyén fitoalexinek jelennek meg, amelyek a hiperszenzitív reakcióban fontosak. Hiperszenzitív reakciót növényevő rovarok is kiválthatnak. A **herbivorok hatására** növényekben keletkező indukció további biokémiai folyamatai azonban jelentősen eltérnek. Keletkezésének általános sémáját a 15.TA10/2. ábra mutatja.



15.TA10/2. ábra. A növény és a természetes ellenségek komplex válasza a herbivorok hatására. A kiinduló pont a növényevő kétfoltos takácsatka (*Tetranychus urticae*) nedvszívogatása a babnövényen. A keletkező illanyagok a sérült növényhez vonzzák a ragadozó atkát (*Phytoseiulus persimilis*). Ugyanezek az illékony anyagok hatással vannak a növény még ép leveleire és a szomszédos sértetlen növényre is (felkészítés, érzékenyítés), egyben vonzzák a ragadozókat [Dicke (1999) nyomán módosítva].

Lehetséges például csak levélre lokalizált, de az egész testben szétterjedő (szisztemikus) válasz is (15.TA6).

A növényi indukált védelem megnövekedett készenléti állapotát védelmi „**érzékenyítésnek**” (priming) nevezzük (15.TA10/3. ábra). Azt jelenti, hogy több növényfaj, melyek



15.TA10/3. ábra. „Érzékenyítő” hatás kísérletes kimutatása. A fiatal kukorica növények kétféle kezelést kaptak: (1) előzetesen indukálták őket „zöld-illattal” (Z-3-hexenal, Z-3-hexen-1-ol és Z-3-hexenil-acetát tartalmú levegő), amit később kiegészítettek az apró jegyesmoly (*Spodoptera exigua*, Noctuidae) hernyókból származó 5 µg begyartalom levélre juttatásával (fekete rombuszok ±SE) és (2) csak 5 µg begyartalommal kezelték leveleket (narancssárga négyzetek ±SE). A kontroll növényeket a zöld háromszögek jelölik. A kezelések eredményeként jázmonsav keletkezett, amelynek a mennyiségét mérték. A csillagok szignifikáns különbséget jeleznek (a kontrollhoz képest). A sérült (megrágott) növénynek megfelelő helyzetben keletkezett illékony vegyületek „felkészítették” a védekezésre a növényt, majd a választ tovább fokozták a herbivorból származó anyagok [Engelberth és mtsai (2004) nyomán módosítva].

korábban érzékelték olyan illékony vegyületeket, melyeket szomszédságukban lévő és herbivorok által megtámadott növények bocsátottak ki, gyorsabban és erőteljesebben reagálnak védelmük aktiválásával és magasabb szintű ellenállást is mutatnak (Engelberth és mtsai 2004).

15.TA10.5 Rezisztencia és érzékenység

A parazitizmus fejezetben a fertőzésre érzékeny egyedeket „fogékonyak” neveztük. Eltekintve attól, hogy a herbivoria parazitizmusnak tekinthető, a herbivor hatásra ellenálló képességet nem mutató egyedeket a jelen tárgyalás során „érzékenyek” nevezzük.

A parazita adott esetben jelentős forrást von el, vagy értékes szövetet „károsít”. Amennyiben ezt az egyed fiziológiailag nem képes kompenzálni jelentős ráfordítás és következmények nélkül, akkor a rátermettsége csökken, ami miatt a populációban előbb-utóbb olyan genotípusok jelennek meg, amely az ellenálló képesség különböző fokozatait fogják mutatni. A hatékony rezisztencia fenntartása a partnerek ismételt találkozása következtében evolúciós időben mérve is ráfordítást igényel. Azonban az ellenálló képesség kialakítására történő ráfordítás nyilván nem lehet korlátlan, mert a szervezetnek számtalan más aktivitás között kell megosztania energiáját, tehát más tulajdonságok vonatkozásában is kényszerkompromisszumok (negatív korrelációk) alakulnak ki. Felvetődnek fontos kérdések:

(a) Természetes körülmények között miért nem magasabb a populációban az egyedek ellenálló képessége? Milyen kényszerek működnek ebben közre?

(b) Miért érzékenyek egyes egyedek, mások viszont rezisztensebbek ugyanabban a populációban, és miért nem fixálja a természetes szelekció ugyanazt a rezisztencia szintet az egész populációban?

A válaszok nem egyértelműek és nem könnyűek. Az első kérdésre a tulajdonságok közötti negatív korrelációban kereshető a válasz. Egy kísérletben, melyet az ecetmuslicával és parazitoidjával végeztek, a magas ellenálló képességgel rendelkező egyedek versenyképessége csökkent. Lehetséges tehát, hogy az egyedek természetes populációban sikeresebb stratégiát követnek, ha a fekunditást növelik és hatékonyabban (jobb versenyképességgel) merítik ki efemer táplálék foltokat, mint ha a parazitoid elleni rezisztenciájukat fokoznák. A második kérdéscsoport mögött a gazda–patogén közötti, a generációs idő hosszúk „lépéskülönbségből” eredő evolúciós aszimmetria és főleg a ellenálló képesség varianciája állhat (Gemmill és Read 1998). Az előbbi szerint a patogén generációs ideje jóval rövidebb a gazdáéhoz képest, ezért nagyobb esélye van a változásra. Az utóbbi pedig azt jelenti, hogy a populáció tagjai nem egyforma szintű és minőségű védelemmel rendelkeznek, ezért jelentős variancia mutatkozhat az ellenálló képességben. Gombabetegség (*Peronospora*) hatására a lúdfű rezisztens és érzékeny genotípusainál is negatív korreláció mutatkozott. A rezisztens növények versenyképessége kisebb volt, mint az érzékeny genotípusoké, ugyanakkor magasabb volt a magprodukciónak (Damgaard és Jensen 2002).

A **parazitafertőzés elkerülése** adaptív viselkedés lehet. Hogyan valósulhat ez meg például nagytestű, legelésző állatok esetében, amikor a növényállomány jelentős számban tartalmazhatja belső élősködők fejlődési alakjait? A legelésző állatok nem képesek érzékelni a parazita jelenlétét. Mivel fertőző és/vagy fejlődési alakok nagy számban távoznak az ürülékkel, a tapasztalatok szerint a legelő állatok elkerülik az ürülékkel borított helyeket. Emiatt feltehető, hogy a legjobb legelési helyek kiválasztása és a parazitáltság között negatív összefüggés áll fenn, mert a jobb minőségű táplálék felvételével járó előny egyben megnövekedett fertőzésveszélyt is jelent.

15.TA11 KÖLTSÉG ÉS NYERESÉG A NÖVÉNYI VÉDEKEZÉSBN

A rezisztencia kialakítása és fenntartása, ahogy más növényi allokációk is, valószínűleg **költségekkel** jár, bár a tanulmányok jelentős része nem tudta ezt kimutatni (Bergelson és Purrington 1996). A rezisztencia költségére az életmenet-komponensek közötti negatív kapcsolatokról következtethetünk. Ilyen például a növekedés és az ellenálló képesség ellentétes irányú változása, a konstitutív és indukált rezisztencia egymást (általában) kizáró jellege, és a rezisztencia megszűnése vagy csökkenése a fenntartó faktor (patogén, parazita, herbivor) hiányában, mert ekkor már

feltehetően felesleges költséget jelent. A növény védekezésében Cipollinni és mtsai (2014) négyféle költséget különböztet meg (egyreszletek magyarázatát lásd a pontok után):

- allokációs – fontos források létfontosságú folyamatok (pl. a növekedés) helyett a védelem felé irányítása (a nitrogén tartalmú alkaloidok előállítására és az egyidejű fehérjeszintézis közös prekursorokért vetélkednek). Mérések szerint az *Eucalyptus cladocalyx* faj a levél nitrogéntartalmának 15%-át allokálja konstitutív cianogén glükozidává (prunazinná),
- ökológiai – olyan negatív hatás, amely az ellenálló képesség következtében a környezet és a növény kapcsolatát érinti,
- „alkalomszerű” – rövid távú csökkenések a növekedésben védelmi anyagok előállítása miatt, és
- autotoxiciási költség – amely a növényi metabolizmusra ró nehézséget az előállított védelmi anyagok tárolása, lebontása és újratermelése következtében.

A kémiai rezisztencia közvetlen költségei a vegyületek szintézise, tárolása, szállítása és fenntartása. A **szintézis** költségét glükóz tömeg/MNA tömeg egységekben mérik. Például a nikotin az egyik legköltségesebb alkaloid: 1 g előállítása 3,62 g glükóz szintézisével ekvivalens. A **tárolás** az autotoxicitás elkerülését szolgálja, ehhez vakuolumok és speciális növényi szövetek fenntartása szükséges. A **szállítás** a floemban passzív módon „elsodródással”, a xylémbe transzportációval, esetleg specifikus szállító fehérjék aktív közreműködésével történik. Ilyenkor gyakran inaktív formába kerül a vegyület, például az instabil cianogén linamarin a stabil linustatin alakban szállítódik. A kész vegyületek „**fenntartása**” (lebontása és újratermelése) ellentmondásos folyamat: esetenként (terpenoidok, izoflavonoidok) 100 óra–100 nap nagyságrendű fél-élettartamokkal jellemezhetők, más vegyületeknél ilyen változások nem voltak tapasztalhatók (Gershenzon 1994). A vegyületek előállításának metabolikus költségei csökkenthetők katabolikus úton, például az öregedő levelekből való lebontással és elszállítással.

A védekezési költségek mérésének már említett problémája részben abból ered, hogy leggyakrabban a védekezés és rátermettség közvetlen viszonyában tételeznek fel negatív kapcsolatot, amit a legnehezebb megmérni, holott megjelenhet olyan fiziológiai folyamatokban, amelyek a védelemmel korrelálnak, de maguk nem töltenek be védelmi funkciót.

A tapasztalat azt mutatja, hogy az élőlények a közösségekben többféle, egyidejűleg ható veszéllyel néznek szembe, melyek jellegükben lényegesen eltérhetnek (pl. rovar és emlős herbivorok esetében). Emiatt a növények többfajta védelmi rendszert tartanak fenn egyidejűleg, még ha azok költségesek is. Például legalább kétféle védekezés található a *Piper*-, vagy más fejezetekből már megismert *Acacia* és *Macaranga* növényfajokon: kémiai anyagok és mutualista hangyák. Természetesen ezek között a kapcsolat fordított irányú. Hasonló helyzet alakul ki állatok, például a pajzsbogárfajok (*Cassidae* spp.) esetében is, ahol a nőstény nemcsak fizikailag védett, de védi a tojásait, a

kikelt lárvákat, sőt még a frissen imágóvá alakult utódait is. Ugyanazon növény különböző szervei között is fennállhat negatív korreláció védekezés típusai között. Például a vad burgonyák között a *Solanum berthaultii* a levelein trichomákkal, a gumóján pedig peridermális réteggel és a gumó belsejében proteínáz gátlóval védekezik a burgonyamoly (*Phthorimaea operculella*) hernyói ellen. Horgan és mtsai (2009) kimutatták, hogy a kétféle növényi szövet védekezési szintje között negatív korreláció van.



15/41. kép. Burgonyamoly (*Phthorimaea operculella*, Gelechiidae)
© Econex

15.TA12 AZ ÉLŐLÉNYEK VÉDEKEZÉSÉNEK EVOLÚCIÓS VONATKOZÁSAI

15.TA12.1 Általános összefüggések

Nem érdektelen annak ismerete, hogy a fizikai és kémiai faktorok, melyek szerepét ma elsősorban a védekezésben látjuk, eredetileg feltehetően nem erre a célra evolválódtak, azonban az evolúció során jelentős szerephez jutottak ebben a funkcióban is.

A növényi ellenálló képesség kialakulása a herbivorok ellen a klasszikus felfogás értelmében, a **koevolúció** során megy végbe. (Lásd részletes kifejtését a 17. fejezetben.) Ki kell azonban emelnünk, hogy mindazok a sajátosságok, melyeket a herbivorok és ragadozók szelekciós hatásai a növényi gazdában vagy a zsákmányban kiváltak, a **mikroevolúciós** (koadaptációs) változások közé tartoznak, és csak ritkán érintik a fajképződést. Koadaptációs folyamatok nemcsak a növény–herbivor kapcsolatra, hanem minden más fogyasztói (vagy akár egyes mutualisztikus) viszonyra is érvényesek.

A rezisztencia gének gyakran csoportokban találhatóak egy adott kromoszóma régióban. Ez a rezisztencia fennmaradását elősegíti, mert a rekombináció lehetőségét csökkenti és gének „elvesztése” kisebb valószínűségű. Egyes esetekben a **gécscsoport** különböző patogén genotípusok ellen képes rezisztenciát biztosítani. Így például a kukorica rozsdabetegsége elleni rezisztenciát biztosító 25 gén nagyobb része a 10-es kromoszóma egyetlen kis régióján található. Más esetekben a csoportokba rendeződött gének kettő vagy több patogén faj ellen is védelmet nyújtanak (Thompson 1994).

A gazdasági szempontból fontos élőlények és paraziták közötti gén–génért verseny „fenntartása” az embernek nem érdeke, ezért felvetődik, hogy vannak-e módszerek, melyekkel a szelekciós folyamat sebességét csökkenteni lehet. Gould (1991) szimuláció útján vizsgálta a problémát és azt találta, hogy az ellenálló növényfajta keverése érzékeny egyedekkel kb.

30%-ban, olyan mértékben relaxálja a kártevő általi szelekciós nyomást, hogy új, virulens biotípus megjelenése csak 500 generáció múlva esedékes. (Ezt az elméleti eredményt felhasználva, a génmanipulációs úton előállított ellenálló növényfajták vetőmagja közé tudatosan keverik érzékeny fajta magját is.) A fenti problémakörrel összefüggésben nem érdektelen megjegyezni, hogy a növényi kórokozók és gazdanövényeik kapcsolatát véve, ellenálló növényfajtákat a növény géncentruma környékén érdemes keresni, míg a rovarokkal szemben ellenállókat éppen a géncentrumtól távolabb. Ezt az összefüggést Vavilov már az 1930-as években kimutatta.

A parazita megváltozása nem szükségszerűen foglal magában genetikai változásokat. Lehetségesek ún. **ciklikus fenotipikus** válaszok is, melyek a rendelkezésre álló testfelületi antigén „fegyvertár” állandó változtatását jelentik és genetikai változásokat nem igényelnek. Az emberi álomkór (tripanoszomiázis) esetében például a parazita változtatható antigén spektrummal rendelkezik, amelynek módosulása mögötti biokémiai mechanizmusokat a gazda reakciói indukálják (Borst és Rudenko 1994). Hasonló „taktikát követ” több bakteriális kórokozó is, például a *Neisseria gonorrhoeae* vagy *Borrelia* fajok. Az előbbi egy nemi betegségért, az utóbbi a Lyme-típusú megbetegedésért felelős.

Mi történik az ellenálló képességgel, ha a fogyasztó nyomása megszűnik, vagy csökken? Több példa és kísérlet bizonyítja, hogy a szelekció csökkenti vagy eltünteti a tulajdonságot egy idő múlva (relaxáció). A fentiek alapján, konklúzióként akár az az elgondolkodtató, sőt paradox állítás is megtehető, hogy az indukált rezisztencia kiváltásával a herbivor/parazita lényegében növeli a növény/gazda rátermettségét.

15.TA12.2 A védelmi rendszerek speciális vonásai

Ismételten felhívjuk a figyelmet arra, hogy az egész fejezetben leírt kölcsönhatások **mikroevolúciós** változásokat jelentenek, melyek a fogyasztó és fogyasztott koadaptációjához vezethetnek. Természetes törekvés látható arra, hogy a változásokat **makroevolúciós** összefüggésekbe helyezték, ehhez azonban még kevés az ismeret.

Az aposzematikus mimikri evolúciója

A mimikri sokszor, de a Müller-féle különösen, aposzematikus jelleget jeleníthet meg, melynek evolúciójával a 17. fejezetben több helyen is (17.2.4, 17/10. ábra és 17.TA1.2) foglalkozunk, ezért itt csak az említett helyeken nem szereplő ismeretekre hívjuk fel a figyelmet.

Az aposzematizmus (valójában a **jelzések**) evolúciója hosszú ideje viták tárgya. Több tanulmány is kifejti, hogy a nyílméregbékák és más élőlények feltűnő színezete az ún. **őszinte** (honest) **jelzések** közé tartozik, mert pozitív korrelációban van a toxikusságukkal. (A jelzések őszinteségét a létrehozási és/vagy fenntartási költségek biztosítják.) Fisher (1930) szerint attól függően, hogy a zsákmány rokon

egyedekből álló csoportokban él-e (pl. ugyanabból a tojás csoportból kikelt hernyókról van-e szó) és az egyedek **fogyasztásra alkalmatlanok**, az egész csoport egy vagy két egyed elpusztulása árán védelmet nyerhet. A **rokonszelekció** (kin selection) e formája elősegíti először a csoportos életmód, majd utána az ehetetlen jelleg kialakulását. Ez azonban nem zárja ki az egyed azon lehetőségét, hogy kilépjen a csoportos életmódból, de megtartsa az ehetetlen jelleget. Ha ez az egész populációra érvényes, akkor az altruisztikus jelleg is érvényét veszti. A következő lépés a feltűnő, **figyelmeztető szín** bevonását jelenti. Ez természetesen előbb a nem színes egyedek eltávolításával jár, és ha a ragadozó támadása halálos, akkor a még csoportban élő egyedek között a színezet gyorsan szétterjed. A rokonszelekció hatása csak akkor csökken, amikor az aposzematizmus (ehetlenség és színezet együtt) már létrejött és az egyedek csak kisebb csoportokban vagy egyedül is élhetnek az aposzematizmus védelme alatt (Harvey és Paxton 1981). Vagyis a rokonszelekció nem állandó része a folyamatnak. Fisher elmélete jó kiindulás az aposzematizmus evolúciójához, azonban miután a ragadozók kellő tapasztalatot szereznek a figyelmeztető jelzésekről, az egész folyamat a Müller-mimikri komplexek evolúcióját segíti elő (Alatalo és Mappes 1996). Erre bizonyítékok is szolgálnak, például a *Heliconius* lepkefajok Müller-mimikri komplexének ehetetlen jellege rokonszelekció formájában alakult ki (Benson 1971). Egy újabb vizsgálat (Riipi és mtsai 2001), melyet naiv színcenegékkal és rejtőző, valamint aposzematikus jelekkel végeztek, azonban azt bizonyította, hogy bár az aggregáció nagyban segíti az „új” aposzematikus egyedek túlélését, viszont a rokonszelekció az aposzematikus szignál hatékonyságának kialakulásához egyáltalán nem szükséges.

Mindezen fejlődés ellenére az alapvető **paradoxon** azonban megmaradt: az egyed az élénk színezettel feltűnő lesz, de ritkasága miatt a ragadozóknak nincs lehetőségük megtanulni a kapcsolatot a színezet és a fogyasztásra alkalmatlanság között. Vagyis, bár a mintázat szelektíve előnyös, ha kellően gyakori, ellenben kezdetben nagy árat kell fizetni érte, ezért a zsákmánynak érdemes egyúttal rejtőzőnek is lennie. Genetikai sodródás segíthet azt a szintet elérni, amikor a ragadozók viselkedése megváltozik és a zsákmány „kiléphet” a rejtőző életmódtól. Vannak, akik magyarázatként Wright (1932) „adaptív táj” (shifting balance) elméletét vonják be, amely szerint egy megfelelő védettséggel rendelkező populáció ún. **adaptív csúcsra** juthat, mert a ragadozó viselkedése önmagában nem elegendő a nagy változásokhoz. Mások, a rejtőző állapotból, a figyelmeztető színezésben fokozatos változásokat előidéző, szelekció útján látják a kijutást, amelyben a diszkriminációs tanulás egy fajtája (az ún. „peak shift”) játszhat szerepet. Ez azt jelenti, hogy a ragadozók nem azt a szintet kerülik el, amelyet az ehetetlen jelleggel asszociáltak, hanem az annál élénkebbet, vagyis a szín felfelé tolódik a spektrumon (Gamberale és Tullberg 1996b). Egy elképzelhető alternatíva az, hogy a rejtőzés és a feltűnőség csak ugyanannak a stratégia kontinuumnak két szélső esete.

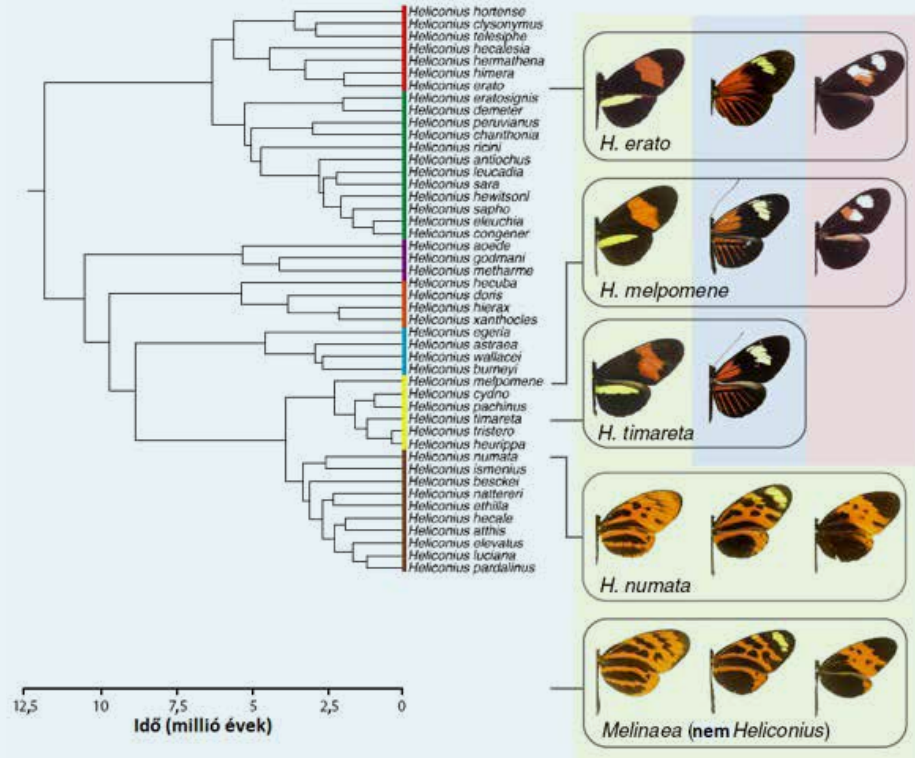
A mimetikus fajok nem szükségszerűen, de gyakran aposzematikusak. Ez a tulajdonság azonban nem követelmény, mert csak az a lényeges elem, hogy a ragadozó averziót fejlesszen ki tanulás útján a modellel szemben.

Az egyik legismertebb Müller-féle (vagy újabban kvázi-Bates-féle) mimikri a Nymphalidae családban és a Heliconiinae alcsaládban található. Az alcsaládba hat *Heliconius* és kilenc kisebb lepkegenus tartozik az újvilági trópuson. Diverzifikációjuk kb. 12 millió éves. A fajok által képzett mimikri kapcsolatokat a 15.TA12/1. ábra mutatja. A reprodukív izoláció a fajok között csak szélesen értelmezhető, mert hibridizálódnak, ezért lényegében szimpatrikus **genotípusoknak** tekinthetők, melyek szárnymintázatban és színben különböznek. A szelektív koefficiens egyes mimikri-fajtákra nézve magas és ezek evolúciós megjelenését legjobban a Wright-féle adaptív táj írja le. A polimorfizmus fenntartásában hasonló folyamatok működnek, mint a nyílméregbékáknál leírtak (migráció és szelekció által képzett egyensúly), melyben a genetikai sodródás is szerepet kap. A mimikri elsősorban hibridizáción és néhány kulcsfontosságú lókuszt megosztásán alapul rokonfajok között.

Növény–parazita kapcsolat evolúciós vonásai

Az „élővilág egysége” sztereotípiája hangsúlyosan jelenik meg a növényi védelemben. A patogének és herbivorok hatására keletkező jelző és védekezési mechanizmusok nagy része azonos vagy igen hasonló. Úgy tűnik, hogy a természet a legtakarékosabb módon oldotta meg a problémát és szinte alaptalan szétválasztani a két csoport elleni védelmet. A növényi kémiai védelemben szerepet játszó csaknem valamennyi anyag egyformán hatékony patogének és herbivorok ellen.

Az MNA-k jelentőségét a herbivorok elleni védelemben tekinthetjük a tradicionális felfogásnak, amely a kapcsolat bonyolultsága és az új eredmények következtében lassan megváltozik, és a súlypont áthelyeződik az **életmenet-sajátosságokra**. A vizsgálatok (pl. Agrawal 2011, Becerra 2015b) azt mutatják, hogy van evolúciós trend az MNA-k komplexitásában és új biokémiai útvonalak megjelenésében. Ellenben az evolúciós kényszerek az életmenet-tulajdonságokon erősebbek, mint amelyek a kémiai anyagokra hatnak. Emiatt inkább növényi **védelmi szindrómáról** van szó, ami az összes kovariáló védelmi tulajdonság együttes változását jelenti (Agrawal és Fishbein 2006). Egy közösségben a növényekre egyidejűleg



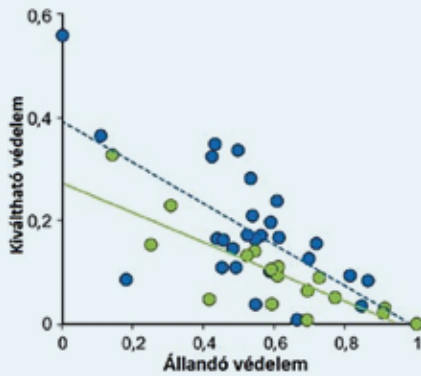
15.TA12/1. ábra. *Heliconius* lepkefajok mimikriének filogenetikai összefüggései. Mimikri előfordul a távoli rokon (pl. *H. melpomene* és *H. erato*), a közeli rokon (pl. *H. melpomene* és *H. timareta*), és *Heliconius numata* és a vele nem rokon (pl. *Melinaea*) fajok között. Az azonos színű háterek az egyes fajokhoz tartozó mimetikus alakok együttes geográfiai előfordulását jelölik. A filogenetikai fán a színes függőleges vonalak kláduszokat jelölnek [Merrill és mtsai (2015) nyomán módosítva].

több, eltérő specializáltságú herbivor fejti ki hatását különböző erősségű és ellentétes irányú szelekcióval.

Szelekciós hatása nem csak rovar, hanem emlős herbivoroknak is van. Kimutatásukra hosszú távú, rendszerint kizárásos kísérleteket végeznek. Ezalatt – a várakozások szerint – az ellenálló képesség csökken (relaxálódik) a folyamatos szelekciós nyomás hiánya következtében. Az angliai Silwood Parkban 34 éven keresztül kizárták az üregi nyulakat Poaceae és Caryophyllaceae családokba tartozó fajokból álló kvadrátokból. A begyűjtött magvakból nevelt növények tulajdonságait „közös kert” kísérletekben vizsgálták (Didiano és mtsai 2014). A négy növényfajból háromnál fedeztek fel jelentős evolúciós változásokat: legnagyobb mértékben a *Festuca rubra* fajnál, amelynél 9%-kal csökkent a tolerancia és 26%-kal a levélszám. Valamennyi faj magasabbra növekedett. Ezek a tulajdonságok a legeléssel kapcsolatosak, mert a fűfélék fokozott lombosodással és alacsony növekedéssel válaszolnak a herbivor hatására.

Állandó és kiváltható védelem

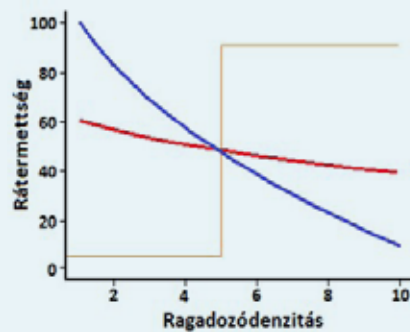
Nem könnyű eldönteni, hogy a kétféle védekezés közül melyik ősbibb (pleziomorf) és melyik származtatott (apomorf) evolúciós jelleg. Az bizonyos, hogy az ökológiai igények ebben



15.TA12/2. ábra. Az ábra szerint a burgonyafélék (*Solanaceae*) családja eltérő szaporodási rendszerű [öntermékeny (kék pontok) és fajtárs beporzású (zöld pontok)] növényfajainak védelmi rendszerei között negatív korreláció van. A növekvő mértékű állandó (konstitutív) védelem mellett egyre kevésbé jelentkezik a kiváltható (indukálható) védelem. Az állandó és kiváltható védelmek evolúciós alternatíváknak tekinthetők. Az illesztett egyenesek között a különbség szignifikáns [Campbell és Kessler (2013) nyomán módosítva].

vának tartják (15.TA12/2. ábra). Felvetődik a kérdés, hogy az indukálható védelem evolúcióját korlátozhatja-e a fenotípusos plaszticitás költsége? A probléma azért jelentkezik, mert a nem „károsított” növényben nem mutatkozik genetikai variáció a

is meghatározók lehetnek: az extraflórális nektáriumok indukálhatók az *Acacia* (Fabaceae) fajokban és ez az ősi evolúciós jelleg, mert konstitutív tulajdonsággá a hangyák védelmi funkciójával való összekapcsoltság alapján vált (Heil és mtsai 2004b). Más vélemények szerint fordítva (Agrawal 1999): a konstitutív az ősi, mert olcsóbb a növény számára indukált védelmet működtetni egy már meglévő kémiai arzenál hátterével. Makroevolúciós szempontból a kétféle védekezést alternatív



15.TA12/3. ábra. Grafikusán megjelenített modell, amely a védett és nem védett fenotípus várható rátermetségét (ebben az esetben a fekunditással becsülve) a növekedő predációs veszély függvényében fejezi ki. Az ún. indukciós küszöb modellt *Daphnia pulex* és ragadozója, *Chaoborus* sp. kapcsolata alapján készítették. A narancssárga sárga vonal a veszélyeztetettség küszöbvonal. Látható, hogy a nem védett fenotípus (kék vonal) előnyben van alacsony veszélyeztetettségűnél a védettel szemben (piros vonal). Amint azonban a ragadozó denzitása növekedik, található egy metszéspont (ahol a narancsszínű vonal metszi a másik két görbét és egyben ez a két görbe metszéspontja is), amelynél a veszélyeztetettség hirtelen megemelkedik. Ez a pont lehet a kiváltható védelem kezdete [Hammill és mtsai (2008) nyomán módosítva].

védelmi anyagokat (pl. glükozinolátokat) illetően, de azonnal jelentkezik, ha herbivor hatás alatt áll (akár 50%-kal több vegyület is termelődik). Mivel a „készenlében” álló növény, amely plasztikusan reagál, alacsonyabb rátermettséggel rendelkezik herbivor hiányában, mint a kevesebb genetikai variációt mutató, a fenotípusos plaszticitás költsége korlátozza a védelem evolúcióját (Agrawal és mtsai 2002). Általánosságban, ha a védelem fenntartása költséges, a növény akkor jut előnyhöz, ha a kiváltható védelmet alkalmazza, mert ez megtakarítást jelent,

ha a herbivor nincs jelen (Karban 2015). Az indukáló faktor minőségétől függően a kétféle védekezés kapcsolata lehet negatív, vagy pozitív.

Egy grafikus modell szerint (Hammill és mtsai 2008) az indukálható védekezés esetében a várt rátermetség egyaránt csökken a védett és nem védett fenotípusnál a mortalitási kockázat növekedésével. Azonban a nem védett fenotípus nagyobb rátermettséggel rendelkezik alacsony ragadozó veszélyeztetettségűnél, a védett pedig magasabb predációs veszély esetén. Az a kockázatszint, ahol az egyed az indukciót kezdeményezi, az **átkapcsolási pont**. Ekkor a várt rátermetség a nem védett és védett fenotípusoknál azonos (15.TA12/3. ábra).

Herbivor virulencia

Virulens az a kórokozó, amely nagy fertőző és megbetegítő képességgel rendelkezik. A két tulajdonság azonos szintje ugyanis nem szükségszerűen jár együtt. Egy kórokozó rendelkezhet magas fertőző, de alacsony megbetegítő képességgel, és fordítva! (11.TA5) Jelen esetben a virulenciát a herbivor tulajdonságának tekintjük.

Nem véletlen, hogy – kellő genetikai variáció birtokában – a virulencia is evolvál. Korábban láttuk, hogy a virulencia komponensei (fertőző és megbetegítő képesség) más-más szintűek lehetnek, ezért a szelekció eltérően befolyásolhatja evolúciójukat. A herbivoria esetében a virulencia intenzívebben vagy hatékonyabban támadó biotípusokban nyilvánul meg, azonban nem zárható ki – mint ahogy erre példák is vannak, – hogy a herbivorok (pl. levéltetvek) egyben patogén vektorok is legyenek, emiatt a virulenciában additív hatások jelentkeznek. Egyes modellekben (Jokela és mtsai 2000) a virulencia és a tolerancia is összefügg a növény optimális védekezésén keresztül. Amennyiben a virulencia növekedik, a védekezésre juttatott allokáció növekedik, de lesz egy olyan helyzet, amikor a hatékonyság már nem növelhető tovább. Ha a hatékonyság csökken, a virulens herbivor vagy patogén ellen a sikeresebb stratégia a tolerancia felé evolválás lehet.

Az ellenálló képesség mint ESS

A növény–herbivor viszony keretében említenünk kell az **asszociációs** ellenálló képességgel összefüggő evolúciós stratégiát. Tuomi és mtsai (1994) egy matematikai modellel valószínűsítik, hogy az **evolúciósan stabilis stratégiák** (ESS) logikája szerint egy olyan faj, amely a védelemben sokat investál, könnyen elveszítheti az evolúciós versenyt, mert a vele szüntőpikusan növekedő ehettő faj invazív stratégiájával lecseréli. Így a védekező fajnak, amely az együttélésből előnyt biztosít az ehettő fajnak, „figyelemmel” kell lennie a szomszédságra és csak annyi védelmet létrehozni, amely nem túlságosan kedvez a nem védekező szomszédnak. Ezért nem szabad egy növénynek olyan szintű védelemmel rendelkeznie, hogy elpusztítsa a herbivort. Az asszociációk az állatfajok körében (pl. együtt legelés) csökkentik az áldozattá válást.

Ellenálló képesség mint konvergens evolúció

Ismerünk olyan növényi védekezési stratégiákat, amelyek kontinuumot képeznek két szélső állapot között, melyek a „**megszökés**” és a **védekezés**. Az előbbi a gyors növekedés teszi lehetővé, nincs kémiai védelme, és azt az időablakot minimalizálja, amely alatt a növény nagyon sérülékeny. Jelentős szövetveszteség érheti a fiatal leveleket, mert magas a fehérje tartalmuk, azonban amint teljes méretüket eléri, annyira megkeményednek, hogy ez a további „károkat” megakadályozza. A második csoport levelei lassan növekednek, de megfelelően védettek vegyületekkel. Valószínű, hogy a gyors növekedés (megszökés) nem teszi lehetővé az egyidejű allokációt a kémiai védelemben. Érdekes módon ez a két védekezési szélsőség az összes trópusi területen megtalálható nem rokon fajok között, ami **konvergens evolúcióra** utal (Kursar és Coley 2003). Az időbeli megszökés másik módja az 3. fejezetből már megismert „makkos év” (masting) (3.TA2) váltakozása nem produktív időszakokkal/évekkel.

A ragadozó–zsákmány és a parazita–gazda kapcsolat evolúciós vonásai

Általános vélemény, hogy a ragadozók percepcionális és tanulási képességei – melyek rendszerint fejlettebbek, mint az áldozataikéi – jelentős evolúciós kényszereket helyeznek a zsákmányra és fenotípusos változásokat indukálnak. Az eredetileg a reprodukció szolgálatában álló anyagok (pl. a növényből felvett pirrolizidin alkaloidok, melyek feromonként vagy afrodisziákumként szolgáltak) éppen a szekvesztráció jóvoltából funkcionálhattak védelmi anyagokként is. A felvett anyagok egyszerű tárolásától, azok metabolikus átalakításán keresztül, alkotórészeik prekuzorként való felhasználásáig és fajspecifikus védelmi anyagok létrehozásáig, mindezt a színezet és a viselkedés vegyítésével, a zsákmány állatok a ragadozók szelekciós hatása alatt igen változatos védelmi mechanizmusokat alakítottak ki. A létrejött bonyolult kémiai és fizikai eszköztár másodlagosan újabb funkciókban is szerepet kapott (interspecifikus verseny, kölcsönösség stb.). Az evolúciós kölcsönhatás koadaptáció formájában zajlik és diffúz jellegű, mert egy-egy zsákmánynak rendszerint több ragadozója is van. Például a futási sebesség pontosan megjósolható a zsákmány sérülékenysége alapján, mégis alapvetően különbözik a ragadozó vadászati módszere szerint: az üldözéssel zsákmányoló ragadozók a sebességre, a lesből támadók pedig éppen a lassúságra szelektálnak. A karvaly (*Accipiter nisus*) hatására rejtőszínek és mintázat szelektálódik az erdei pinty (*Fringilla coelebs*) tojóknál, mert a

feltevésekkel ellentétben, nem a feltűnő színezetű hímeket, hanem a tojókat zsákmányolja nagyobb mértékben. Ennek oka az lehet, hogy az erdei pintyeknél a tojók több időt töltenek táplálékkereséssel, aktívabbak a talajszint közelében, mint a hímek, ami fokozza a detektálhatóságukat (Götmark és mtsai 1997). Erős pozitív szelekció jelentkezett az édesvízi tömzsi hólyagsíga (*Physella acuta*) morfológiájának megváltoztatására, ami a héjvastagság, ház méret és tömeg növelésével valósult meg, ha ragadozója, a *Procambarus acutus* (Cambaridae) rákfaj is jelen volt. A szelekció azonban szelektív módon működött: a kisméretű csigák növekedtek, a nagyméretűeknél pedig a ház ellenállóságát növelő tulajdonságok változtak (Auld és Relyea 2011).

A herbivor rovarok lárvái a növényeken a talajfelszín feletti és alatti részeken egyaránt, sőt a növényen belül is, számtalan entomopatogén [polihedrózis vírusok, baktériumok és mikrogombák (pl. *Beauveria bassiana*), endofita szimbionta gomba] szervezettel találkoznak. Az evolúció során több növényfaj hozott létre endoszimbiózist mikrogombákkal, amelyek hozzájárultak a növényi védelméhez (13.1.1) (Hartley és Gange 2009). A gomba által szolgáltatott védelem azonban függetlennek látszik a növény saját védelmétől.

Arbuckle és mtsai (2015) 857 kémiai védelemmel rendelkező békafaj filogenetikai vizsgálata során pozitív korrelációt találtak a kémiai védelem diverzifikációja és a speciáció között, amit úgy értékelnek, hogy a kémiai védelem és a feltűnő színezet növeli a makroevolúciós változásokat (fajképződést). A speciációs ráta a kémiaileg védett kládusokban kétszer magasabb, ami a koevolúcióból kölcsönzött „megszökés-és-radiáció” felfogást támogatja. Feltéve, hogy az utóbbi igaz, sajnálatos módon a szerzők azt nem vetik fel, hogy vajon a speciáció és a kémiai védelem független-e egymástól, valamint, hogy az ok-okozati viszony lehet-e fordított is: azaz a speciáció egyéb, például genetikai, szexuális szelekciós okokból eredően nagyobb mértékű és ez együtt jár a kémiai védekezés megváltozásával. Ugyanakkor a védett vonalak kihalási rátája háromszor nagyobb a nem védettekénél, ami miatt a nettó diverzifikációs ráta alacsonyabb lesz, mint az utóbbiaké, és ez ellentmondásban van az adaptív zónabeli nagyobb fajképződéssel.



15/42. kép. Tömzsi hólyagsíga (*Physella acuta*, Physidae)
© N yotaru

Táplálkozási stratégiák

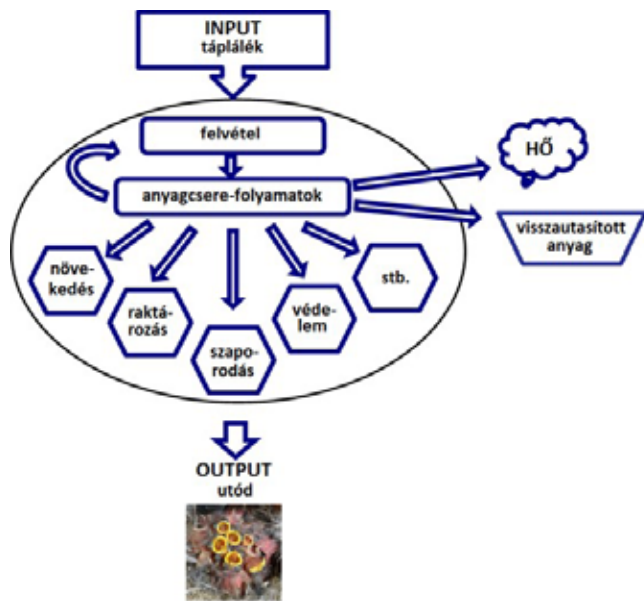
16.1 Bevezetés.....	384
16.2 Optimalizációs modellek	385
16.3 A predátorok tipizálása.....	385
16.4 A táplálékkeresés döntési szituációi	386
16.4.1 Az optimális tápláléktípus választása	386
16.4.1.1 Az optimális tápláléktípus-választás klasszikus modellje	387
16.4.1.2 Az optimális tápláléktípus-választás modelljének tesztelése	388
16.4.1.3 Nem csak az energia lehet fontos.....	389
16.4.1.3.1 Hollandiai seregélyek	389
16.4.1.3.2 Észak-amerikai jávorszarvasok	390
16.4.2 Az optimális folt választása.....	391
16.4.2.1 A marginális érték modell tesztelése	392
16.4.3 Az optimális keresőút választása.....	394
Támogató anyagok	
16.TA1 Az optimalizációs táplálékkeresési modellek főbb típusai	395
16.TA1.1 Statikus modellek.....	395
16.TA1.1.1 Determinisztikus modellek	395
16.TA1.1.2 Sztochasztikus modellek	395
16.TA1.2 Dinamikus modellek	396
16.TA2 Szűrőgető mikrofágok	396
16.TA3 Alternatív táplálékkeresési modellek: a prédaváltás és a kereső kép	397
16.TA4 A varjak csigatörése vajon optimalizáció?	398
16.TA5 Piroslábú cankók a tengerparton.....	398
16.TA6 Kényszerkompromisszumok a táplálékkeresésben: ragadozót figyelni vagy táplálkozni.....	399
16.TA7 Optimális táplálékkeresés és a rátermettség	399
16.TA8 Gerinces herbivorok és a növények kémiai védekezése	400
16.TA8.1 Az emésztést nehezítő kémiai anyagokat tartalmazó növényi szövetek fogyasztásának hatása a herbivor táplálékösszetételére	401
16.TA8.2 Növényi toxinok hatása a herbivor táplálékösszetételére	402
16.TA9 A memória szerepe a táplálékkeresésben: raktározók	402
16.TA10 Optimális keresőút: Lévy-mozgás	403
16.TA11 Központi helyhez kötődő táplálékkeresés	404
16.TA12 Csoportos táplálkozás: keresőhely választása	407
16.TA13 Csoportos táplálkozás: keresők és potyázók	408
16.TA14 „Több szem többet lát”: innováció a táplálékkeresésben.....	409
16.TA15 Az optimális keresési modellek kritikája.....	410

16.1 BEVEZETÉS

A heterotrof állati szervezetek a számukra szükséges energiát szerves anyagokból veszik fel, ahol az kémiai kötésekben tárolódik. Az energiahordozók mellett számos egyéb ásványi elemre vagy molekulákra is szükségük lehet a szervezeteknek.

Ezen anyagok megkeresését és felvételét leegyszerűsítve táplálékkeresésnek nevezzük. Különböző környezetekben különböző táplálékkeresési stratégiák szelektálódhatnak, melyek sikeressége egyben kulcsa lehet az egyedek evolúciós sikerességének is. A táplálékkereső viselkedésnek jelentős populációdinamikai hatása is van, nemcsak a predátor saját populációja, hanem a prédapopuláció szempontjából is, mellyel a 9. fejezetben foglalkoztunk részletesebben.

A táplálkozás és a kapcsolódó kutatási területek bemutatásához tekintsünk egy nagyon leegyszerűsített sematikus organizmus modellt (16/1. ábra). A szervezetbe belépő résznek



16/1. ábra. A szervezet sematikus input–output rendszere [Townsend és Calow (1981) nyomán módosítva].

Fotó: Török János

(input) a felvett táplálék (leegyszerűsítve a felvett energia) felel meg, a kilépő (output) részt pedig – szintén egyszerűsítve – az utódok jelentik. Bizonyos anyagok az ürülékkel, vizelettel, köpetekkel stb. szintén távoznak a szervezetből (a tágan értelmezett output részei). A bekerült anyagok lebomlanak, átalakulnak, újraépülnek és a szervezet számára felhasználhatóvá válnak. Az átalakított anyagokat (energiát) a szervezet a főbb fiziológiai folyamatokon (metabolikus, immun- és hormonális rendszer) keresztül különböző viselkedések (ezek többsége megfelel a 5. fejezetben ismertetett életmenet-komponenseknek) között osztja szét. Az átalakulások során az energia egy része nem hasznosul, és szintén távozik a rendszerből. Az input részrel a **táplálékkeresési elméletek** (optimal foraging theories, OFT),

az energia allokációjával az **allokációs elméletek** (optimal allocation theories), végezetül az output résszel a **reprodukciós elméletek** (optimal reproduction theories) foglalkoznak (a magyar kifejezéseknél eltekintünk az optimális jelzőtől). Az életmenet-stratégiák (5. fejezet) a három megközelítést együttesen vizsgálják.

A tágabb értelemben vett **táplálékkeresés** (foraging) a tényleges **keresési viselkedés** (searching) mellett magában foglalja a táplálkozóhely megtalálását (melynek költségét a ráfordítási, ún. **utazási idővel** (travel time) becsülik, a táplálék felvételét (feeding time), melynek része a táplálék „kezelése” (handling time) is, ezen kívül a tápanyagok emésztőrendszerben történő lebontását (digestion) és felszívását (absorption) is. A továbblépéshez nélkülözhetetlen néhány fontosabb fogalom rövid bemutatása: viselkedés, predátor, préda, stratégia, optimalizáció, optimalizációs modell.

Az állatok viselkedése olyan öröklött vagy tanult tevékenység, melyet az abiotikus és biotikus külső környezet és a belső fiziológiai folyamatok (sokszor együttesen ható) ingerei indukálnak. A viselkedési válasz általában összetett. Az 5.1-ben adjuk meg a viselkedés kiterjesztett értelmezését, melyet az ökológiai és viselkedésökológiai kutatásokban használunk. Ebben a fejezetben **minden táplálkozó állati szervezetet predátornak** tekintünk, függetlenül attól, hogy hűsevő, rovarevő, növényevő vagy esetleg szűrőgető életmódot folytat. Mivel a predátorok zsákmánykeresése analógnak tekinthető a parazitoidok gazdakeresésével, a parazitoidokra is alkalmazhatók a predátorok táplálékkeresésével kapcsolatos megállapításaink. Megjegyzendő, hogy még a növények táplálékkeresése is sok tekintetben hasonlít az állatok táplálékkereséséhez, ennek ellenére ehelyütt nem foglalkozunk a növényekkel. A zsákmány (préda) meghatározást szintén általánosan használjuk a következőkben.



16/1. kép. Csuszka (*Sitta europaea*, Sittidae)
Fotó: Török Miklós

europaea) a tavaszi időszakban gyakran találkozik a fatörzseken mozgó négy pettyes hernyórablóval (*Dendroxena quadrimaculata*), amely nevének megfelelően lombfogyasztó hernyókat eszik. A csuszka több erdei kismélys ragadozó (pl. menyét, *Mustella nivalis*) étlapján is szerepel. Így a csuszka és a hernyórabló is egyszerre lehet predátor és préda is. Általában a viselkedési stratégiákra (táplálékkeresés,



16/2. kép. Négy pettyes hernyórabló (*Dendroxena quadrimaculata*, Silphidae)
© Ujvári Zsolt, izettlabuak.hu

párvasztás, szaporodás vagy általánosabban életmenet) igaz, hogy a viselkedés örökletes részét tekintik a szorosan értelmezett viselkedési stratégiának. Sokszor a környezet, valamint a környezet és genotípus interakciójának együttes hatása által okozott viselkedési variancia jelentősebb lehet, mint a gének által kódolt lehetőség. Az optimalizáció a természet- és társadalomtudományokban ugyanúgy, mint a mindennapi életben, általánosan használatos megközelítési mód egy probléma megoldására. Közgazdászok és mérnökök dolgozták ki az alapokat. Az optimalizáció lényege, hogy a lehető legkisebb kiadás mellett, a lehető legnagyobb nyereséget (előnyt) kapjuk. Mindennapjainkban is velünk van az „optimalizáció”, életünk szerves része, például bármilyen vásárlásunk egy optimalizációs folyamat, mert általában a legjobb terméket akarjuk a legolcsóbban megvenni (5.TA2).

16.2 OPTIMALIZÁCIÓS MODELLEK

Az élőlények evolúciós sikere a rátermettséggel becsülhető, melynek becsléséhez általában kétféle megközelítést alkalmaznak. Az egyiket **következmény vizsgálatnak** (*a posteriori* megközelítés) hívják és ekkor egy hagyományos, komparatív módszerrel közel rokon populációkat hasonlítanak össze, amelyek eltérő vagy hasonló ökológiai körülmények között élnek. A másik módszer az **előfeltevés vizsgálat** (*a priori* megközelítés). Ez a megközelítés modelleket használ, előfeltevésekkel él, szimulációkkal dolgozik és feltételezi, hogy a természetes szelekció a nagyobb rátermettségű egyedeket részesíti előnyben és kiválogatódásuk egy optimalizációs folyamatnak tekinthető. A folyamat leírására gyakran használnak optimalizációs modelleket. Ezeket a modelleket úgy építik fel, hogy konkrét kényszereket és optimalizációs kritériumokat teszteljenek. Ha a modell predikciói nem teljesülnek a teszt során, akkor újakkal lehet azokat helyettesíteni. Fontos megemlíteni, hogy az optimalizációs modellek használatával nem lehet tesztelni, hogy az evolúció az állatok viselkedését optimalizálta-e vagy sem (Maynard Smith 1978). Ennek ellenére hatékony és elegáns eszközök, melyekkel megérthetjük az állatok viselkedésének evolúciós léptékű adaptációját. Mint minden modell esetében, alkalmazásuknak egyik legnagyobb előnye, hogy kvantitatív predikcióikkal tesztelhetővé tesznek biológiai problémákat. Egyesek előnyként mások viszont hátrányként emlegetik, hogy a modellek explicit feltételezésekkel dolgoznak (pl. a foltválasztási modellek feltételezik, hogy az állat egyszerre



16/3. kép. Közöséges trágyalégy (*Scatophaga stercoraria*, Scatophagidae)
© Anevrisme

csak egy folttal találkozhat). Segítségükkel az egyszerű döntésekből általános következtetéseket is levonhatunk. A seregély (*Sturnus vulgaris*) optimális „load” (a csőriben szállított táplálék mennyisége) nagyságát, a *Nemeritis canescens* fürkészdarázs gazdafoltban eltöltött optimális kereső idejét

és a trágyalégy optimális pázrasi időtartamát ugyanazzal a modellel írhatjuk le.

16.3 A PREDÁTOROK TÍPIZÁLÁSA

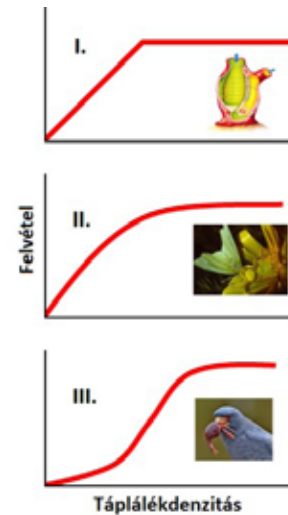
A predátorokat számos szempont szerint lehet táplálkozási típusokba sorolni. A fogyasztott táplálék sokfélesége alapján mono-, oligo- és polifágokat különíthetünk el. A mono- és oligofágokat specialistáknak, a polifágokat generalistáknak is nevezik. A táplálék típusát tekintve beszélhetünk karnivorokról, herbivorokról, omnivorokról, rendszerelméleti alapon pedig elsődleges fogyasztókra, másodlagos fogyasztókra, csúcsragadozókra, illetve lebontókra osztathatjuk őket.

A táplálékkeresés modellezésénél Holling (1965) tipizálását alkalmazták, mely az elérhető táplálék mennyiségének

függvényében osztályozza az egyedi predátor táplálékfelvételét. Holling a táplálék denzitására adott funkcionális válaszok alapján három fő típusba sorolta a predátorokat (16/2. ábra).

Az I. típusba (**I. típusú funkcionális válasz**) a szűrőkészülékkel passzív módon táplálkozó, gyakran helytülő (szesszilis) élőlények (pl. szivacsok, csalánozók, zsákállatok, kagylók, tengeri soksertéjű gyűrűsférgék egy része) tartoznak, amelyek vagy a vízben lebegő szerves anyagot (suspension feeders) vagy az aljzatra leülepedett törmelékot fogyasztják. Ezek az állatok a táplálék denzitásának növekedésével egyenes arányban egyre több táplálékot képesek felvenni. Elérve egy telítési értéket – amikor a szűrőkészülékük megtelik táplálék szemcsékkel, és csak a szűrés sebessége szabja meg a felvett mennyiséget –, a táplálékfelvétel nem nő tovább az elérhető táplálék mennyiségének a növekedésével, hanem állandó szinten marad. Vannak esetekben, amikor a felvétel csökkenhet is a denzitás növekedésével (16.TA2, Townsend és Calow 1981).

A II. típusba (**II. típusú funkcionális válasz**) azok az állatok tartoznak, melyek aktívan keresik a táplálékukat, és egy bizonyos időt eltöltenek az egyes táplálékdarabok kezelésével például feltörnek a diót, a csigák és a kagylók héját, leszedik a



16/2. ábra. Az egyedi predátor táplálékfelvétele egy adott zsákmánytípus környezeti denzitásának függvényében. Három jól elkülöníthető felvételi típus látható az ábrán. I. típus: a táplálékdenzitás növekedésével egyenes arányban nő a felvétel egy küszöbértékig, ezután a felvett mennyiség állandó marad. II. típus: a felvétel egy telítési görbe mentén változik. III. típus: szigmoid alakú a felvételi görbe. További magyarázat a szövegben [Holling (1965) nyomán módosítva].

bogarak szárnyfedőjét (a definíció a 16.4.1 pontban található). A II. típusnál a préda denzitásának növekedésével a felvétel egy telítési görbét mutat. Az I. típushoz képest az adott denzitásnál a felvett táplálék mennyisége kisebb, mert minden egyes megtalált táplálékdarab kezelése időt igényel, ami alatt nem folytatható a keresés. Ha egy percig tart egy táplálékdarab kezelése, akkor 10 perc alatt maximum 10 táplálék vehető fel, függetlenül attól, hogy a préda elérhetősége (denzitása) ennél jóval több táplálék felvételét tenné lehetővé. A legtöbb predátor denzitásfüggő táplálékfelvételét ez a válaszgörbe írja le.

A III. típusba (**III. típusú funkcionális válasz**) tartozó keresők válaszgörbéje szigmoid alakú. Ezeknél a predátoroknál fontos szerepet játszik a **tanulás-felejtés** mechanizmusa mind a keresésben, mind a kezelésben. Alacsony prédadenzitásnál a predátor kevesebb táplálékot vesz fel, mint a II. típusú válasz esetében. Ez azért történik, mert ekkor még nem tudja hatékonyan kezelni az adott prédatípust a gyakorlat hiánya miatt, vagy nem tanulta meg a préda rejtőzködési helyeit. A zsákmánydenzitás növekedésével egyre gyakrabban találkozik a prédával, megtanulja kezelni, és ezért erőteljesen megnő a préda fogyasztása. Amikor a zsákmány denzitása csökken, egyre ritkábban találkozik vele a predátor, egyre kevesebbet fogyaszt belőle, elfelejtődik a kezelési technika is, és ha hosszabb idő múlva újra találkozik ezzel a prédával, ismét tanulnia kell a hatékony kezelését. A III. típusú görbe is telítést mutat, amit szintén a kezelési idő limitáló hatása eredményez, mivel a leghatékonyabb kezelésnél is valamennyi kezelési időre szükség van. A később tárgyalandó keresési vagy kutatási kép (search image, searching image) és az alternatív tápláléktípusok közötti váltás (switching) szintén szigmoid válaszgörbét eredményez (16.TA3).

16.4 A TÁPLÁLÉKKERESÉS DÖNTÉSI SZITUÁCIÓI

A táplálkozás egymásba kapcsolódó viselkedések láncolatából áll. Az állat a fiziológiai állapotának függvényében dönt, hogy elkezd-e a táplálékkeresést vagy sem. A felvett energia függvényében a keresés vagy leállítódik, vagy folytatódik. A keresés közben az állatnak számos ponton kell dönteni. A három legfontosabb döntéssorozat megfelel a táplálékkeresési stratégiák három, sokszor egymástól függetlenül vizsgált területének. Bár a három döntési szituáció a legtöbbször nem választható el egymástól, didaktikailag érdemes külön tárgyalni őket. Mi is ezt a módszert követjük. A főbb döntési területek a következők:

- milyen típusú táplálékot fogyasszon a táplálkozó egyed, általánosabban, milyen legyen a táplálék összetétele (optimális tápláléktípus választása),
- milyen táplálékfoltban táplálkozzon a predátor, és mennyi időt töltsön ott (optimális folt választása),
- milyen útvonalon kell keresnie a táplálékot, hogy minél hatékonyabb legyen (optimális keresőút-választás)?

Az egyszerű döntési szituációkra épített és ezért könnyebben tesztelhető modellek mellett vannak olyanok, amelyek a fenti három területet együttesen vizsgálják. Ilyen például a **központi helyhez kötődő keresés** (central place foraging) problematikája, melynek kidolgozása Orians és Pearson (1979) nevéhez fűződik (16.TA11). A következőkben vizsgáljuk meg a döntési szituációkat egyszerű, determinisztikus modellek segítségével.

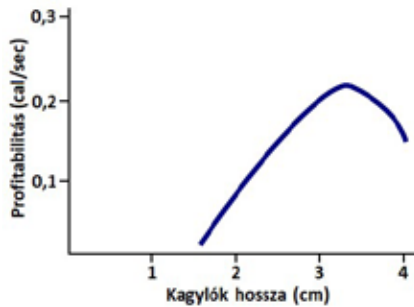
16.4.1 Az optimális tápláléktípus választása

Az obligát monofágok kivételével a predátor táplálkozása során többféle prédatípussal találkozik, amelyek életmódjukban, rejtőzködésükben, ízletességükben, hasznosítható energiatartalmukban nagyfokú eltérést mutathatnak. Ahhoz, hogy az állat dönteni tudjon a különböző típusok között, képesnek kell lennie különbséget tenni az egyes prédatípusok között. Ez egyben előfeltétele is a táplálékkeresési optimalizációs modelleknek. A predátorok diszkriminációs képességének bemutatására két példát említünk. Az egyikben szécinegék vizsgáltak az oxfordi egyetem kutatólaboratóriumában, és azt tapasztalták, hogy lisztkukacok (a közönséges lisztbogár, *Tenebrio molitor* lárvái) esetében átlagosan 50%-os különbségnek kell lenni két lisztkukac testtömegében ahhoz, hogy a cinegék képesek legyenek szisztematikusan elkülöníteni őket. A másik vizsgálatot kolibrikkal végezték, szintén laboratóriumi körülmények között. A kolibri táplálékdiszkrimináló viselkedése változott a cukor (szacharóz) oldatok töménységével. 0,25 M-os (M= mól, az anyagmennyiség egyik mértékegysége) koncentráció közelében 0,05 M-os különbséget is figyelembe vettek a táplálékválasztásokor. Töményebb, 0,5 M-os koncentrációnál az érzékenység 0,1 M különbség körül alakult, míg 1,0 M közelében ingadozó cukorkoncentrációnál 0,2 M-os cukoroldat különbségekre reagáltak a madarak. A préda minőségét a következőkben a préda profitabilitásával fogjuk jellemezni. **Definíció szerint egy adott préda esetében a profitabilitás az egységnyi kezelési időre eső nettó energiatartalom** (Royama 1970). **A kezelési idő a préda megpillantásától a lenyelésig eltelt időt jelenti, amely magában foglalja az üldözést, elpusztítást, kikészítést és lenyelést is** (Holling 1965). Amennyiben nem minden üldözés végződik sikeres elfogással (pl. a gepárd, *Acinonyx jubatus* vadászatai során), akkor a sikertelen üldözés idejét is bele kell számítani az adott prédára jellemző kezelési időbe.

Egy adott prédatípus esetén a kezelési idő függ a predátor típusától (korától, ivarától, tanulási képességétől stb.) ebből következően a profitabilitása is predátorfüggő érték. A predátor számára van egy minimális profitabilitási érték, ami megegyezik a predátor aktív metabolikus



16/4. kép. Parti tarisznyarak (*Carcinus maenas*, Portunidae)
© H Hillewaert



16/3. ábra. A tarisznyarákok táplálkozása szempontjából a kékagylók (*Mytilus edulis*) profitabilitása kezdetben nő a méretükkel (a héj hosszúságával), majd kb. 3,5 cm-es héjhossz után csökken a profitabilitás az egyre növekvő kezelési idő miatt. (1 cal \approx 4,2 J) [Elner és Hughes (1978) nyomán módosítva].

kagylók közül a profitabilitás alapján választ a tarisznyarák (16/3. ábra). A kisméretű kagylók profitabilitása alacsonyabb a kisebb energiatartalmuk miatt, a nagy méretű kagylók energiatartalma magasabb, ám a kezelési idejük (a vastagabb héj feltörése hosszabb ideig tart) is jóval hosszabb, így profitabilitásuk szintén alacsony. A tarisznyarákok leginkább a közepesen nagy méretű kagylókat fogyasztják.

16.4.1.1 Az optimális tápláléktípus-választás klasszikus modellje

E problémakör elméleti háttere MacArthur és Pianka (1966), Charnov (1976 a,b), Pulliam (1974), Schoener (1971) és Werner és Hall (1974) munkáihoz kapcsolható, melyek alapja a Holling-féle „korong egyenletek”. Determinisztikus modellről (16.TA1) lévén szó néhány előfeltevés szükséges a modell alkalmazásához:

- A préda értéke egy egyszerű, mérhető változóval leírható például a nettó energiatartalommal.
- A kezelési idő nem változik a táplálkozás során (pl. a tanulással nem csökken).
- Kezelés és keresés nem történhet egyszerre.
- A predátor a prédát azonnal felismeri, és nem hibázik (általában nem teljesül ez a feltétel).
- A prédaegyedekkel való találkozás randomizált és egymásra következő (szekvenciális, azaz nem egyidőben, hanem egymást követően találkozik a prédákkal).
- Az egységnyi kezelési időre eső energiakiadás azonos a különböző prédatípusoknál.
- A predátor a nettó energiafelvételi ráta maximalizálására törekszik.

Kiindulási alapunk tehát az, hogy a predátor úgy választ a különböző prédatípusok közül, hogy maximalizálja a nettó energiafelvételi rátáját (továbbiakban az energiát E -vel jelöljük). A nettó E -felvételi rátát megkapjuk, ha a táplálékfelvétel tiszta nyereségét (E_n) elosztjuk a teljes táplálkozási

energiaszükségletével. A keresési modellek szerint a predátor csak az ennél profitábilisabb prédát fogyasztja el. Természetesen ehhez az kell, hogy képes legyen felmérni és memorizálni az egyes típusok profitabilitási értékét. A parti tarisznyarák (*Carcinus maenas*) egyik gyakori táplálékállata az ehető kékagyló (*Mytilus edulis*, 5/11. kép). A különböző méretű

idővel (T). Figyelembe véve a keresési időt (T), a prédaspecifikus találkozási rátákat (λ_j), az egyes tápláléktípusok (j) nettó E -tartalmát (E_{nj}) és az egyes tápláléktípusok kezelési idejét (T_{hj}), (az utóbbi két változó írja le a profitabilitást) a következő alakban írhatjuk fel a nettó E -felvételi rátát:

$$\frac{E_n}{T} = \frac{\sum T_s \lambda_i E_{ni}}{T_s + \sum T_s \lambda_i T_{hi}} = \frac{\sum \lambda_i E_{ni}}{1 + \sum \lambda_i T_{hi}} \quad (1)$$

A következőkben arra vagyunk kíváncsiak, hogy csak a profitábilisabb tápláléktípus fogyasztása milyen feltételek mellett jelent nagyobb nettó E -felvételi rátát a kevert táplálék fogyasztásához képest. Ehhez az egyszerűség kedvéért vegyünk csak két prédatípust j -t és i -t. j legyen profitábilisabb, mint i . Ennek figyelembe vételével írjuk fel (1)-et úgy, hogy csak j fogyasztásával nagyobb az E_n/T , mint i és j együttes fogyasztásakor:

$$\frac{\lambda_j E_{nj}}{(1 + \lambda_j T_{hj})} > \frac{\lambda_j E_{nj} + \lambda_i E_{ni}}{(1 + \lambda_j T_{hj} + \lambda_i T_{hi})} \quad (2)$$

Az egyenlőtlenséget átrendezve a következőt kapjuk:

$$\frac{E_{ni}}{T_{hi}} < \lambda_j \left[E_{nj} - \frac{E_{ni} T_{hj}}{T_{hi}} \right]$$

vagy másként

$$\frac{1}{\lambda_j} < \frac{E_{nj}}{E_{ni}} (T_{hj} - T_{hi}) \quad (3)$$

Vegyük észre, hogy az egyenlőtlenségben már csak a λ szerepel, de λ_i nem. Vagyis a kereső döntése csak a profitábilisabb táplálékkal való találkozási rátától és a két tápláléktípus profitabilitásának különbözőségétől függ. A modell a következőket jósolja:

A profitábilisabb tápláléktípust a predátor sohasem utasítja vissza.

Az alacsonyabb profitabilitású préda visszautasítása minden vagy semmi alapon történik. A visszautasítás a profitábilisabb préda találkozási rátájától függ [pontosabb feltételeket a (3) egyenlőtlenség adja meg].

Az alacsonyabb profitabilitású préda visszautasítása nem függ a saját találkozási rátájától (λ_i nem szerepel az egyenlőtlenségben).

Az állatok legtöbbször nemcsak két prédatípus közül választanak, hanem sok különböző profitabilitású prédával találkoznak. A fogyasztást a táplálékok profitabilitási sorrendje és a találkozási ráták szabják meg. A kereső a legprofitábilisabb táplálékot mindig elfogadja, amikor találkozik vele, ha azonban a találkozási ráta csökken, akkor a sorrendben következő is bekerül a táplálékba. További változások a találkozási rátákban tovább szélesíthetik vagy éppen szűkíthetik a felvett táplálék sokféleségét.

16.4.1.2 Az optimális tápláléktípus-választás modelljének tesztelése

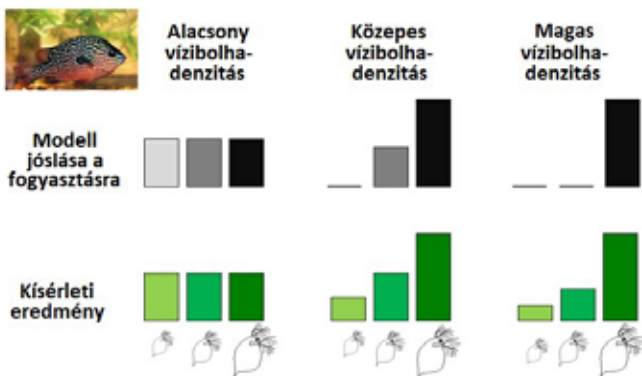
A modell elméleti kidolgozásával és algebrai leírásával szinte egyidőben elkezdődött a modell predikciónak tesztelése mind laboratóriumi, mind pedig szabadföldi körülmények között.



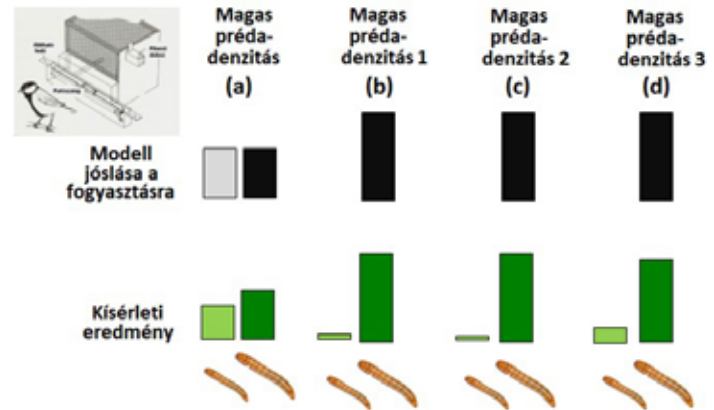
16/5. kép. Kékkopoltyús naphal (*Lepomis macrochirus*, Centrarchidae)
© Eric Engbretson, Division of Public Affairs

I) Klasszikusnak tekintett, ám számos szempontból támadható tesztelési kísérletet végzett Werner és Hall (1974), hogy megállapítsa a prédadenzitás hatását a kékkopoltyús naphal (*Lepomis macrochirus*) táplálékpreferenciájára. Prédaállatnak az óriás vízibolhát (*Daphnia magna*) választották, melynél

a kísérletben alkalmazott három méretcsoport (kis, közepes és nagy) profitabilitása a kezelési idők azonossága miatt (a halak egyszerűen beszippantják a vízibolhákat) a mérettel volt arányos. 350 l-es akváriumokban három kísérleti szituációt állítottak elő. Kis prédadenzitásnál 20 vízibolhát tettek mindhárom mérettartományból az akváriumba, közepes denzitásnál 200-at, nagy denzitásnál pedig 350 vízibolhát. A kísérlet eredményeként azt kapták (16/4. ábra), hogy alacsony denzitásnál nem szelektívek a halak, közepesnél a modell által jósolt fogyasztástól valamelyest eltértek, mivel a kis profitabilitású prédából is jócskán ettek. Nagy denzitásnál sem érvényesült teljesen a modell jóslása, vagyis a halak nemcsak a nagy profitabilitású prédát fogyasztották, hanem a kicsiből is ettek. A kísérlet végkövetkeztetése az volt, hogy a halak viselkedését elég jól leírja az optimális táplálékválasztás modellje. Az eltérésekért a mintavételt és a tévesztést okolták.



16/4. ábra. A kékkopoltyús naphal (*Lepomis macrochirus*) táplálkozása különböző méretű vízibolhából (*Daphnia magna*) alacsony, közepes és magas prédadenzitások esetén. Az oszlopok magassága a háromféle méretű vízibolha fogyasztásának arányát jelöli. Alacsony denzitásnál 20-20, közepesnél 200-200, magas denzitásnál 350-350 vízibolha volt a 350 literes akváriumban. Vízibolhák méretének jelölése – kicsi: szürke és halványzöld; közepes: középszürke és középzöld; nagy: fekete és sötétzöld. További magyarázat a szövegben [Werner és Hall (1976) nyomán módosítva].



16/5. ábra. Az optimális tápláléktípus választásának tesztelése széncinegével alacsony és magas prédadenzitások esetén. A széncinegék alacsony táplálékdenzitásnál nem válogattak a prédatípusok között, ugyanakkor, ha a profitábilisabb préda (nagyobb méretű/tömөгű lisztkukac) denzitása magas volt, akkor szinte kizárólag a profitábilisabb prédát fogyasztották. Az oszlopok magassága a kis és a nagy méretű lisztkukacok fogyasztásának arányát jelöli. Az (a) kísérletben mindkét prédatípus találkozási rátája alacsony, a (b), (c) és (d) esetében egyaránt magas volt a nagy lisztkukacokkal való találkozási ráta, de a (b) esetében a két tápláléktípus aránya megegyezett, a (c)-nél kétszer több volt a nagy lisztkukac, míg a (d)-nél a kisméretűből volt kétszer több mint a nagyból. Feltehetően a kis méretű lisztkukacok fogyasztását a tévesztés okozta a (b), (c) és (d) kísérletben [Krebs és mtsai (1977) nyomán módosítva].

O'Brien és mtsai (1976) ugyanezen eredmények magyarázatára egy alternatív modellt szerkesztettek, amely nem az *E*-felvétel optimalizációján alapult. O'Brienék összevetési (go for the largest) modellje feltételezi, hogy a halak csak az eléjük kerülő prédák méretét hasonlítják össze, és ez alapján **mindig a legnagyobbat választják**. Kis prédadenzitásnál ritkán találkoznak prédával, tehát nem is tudják összehasonlítani őket, így mindegyiket elfogyasztják. Nagy denzitásnál könnyebb az összevetés, akkor a nagyobb prédát választják, ám itt is előfordul, hogy látómezőjükbe egyszerre csak egyféle (pl. kis méretű) prédatípus kerül, akkor azok közül is lenyelnek egyet. Ez a választási mechanizmus ugyanazt a fogyasztási mintázatot eredményezheti, mint amit a kísérletben Wernerék kaptak. Összefoglalva azt mondhatjuk, hogy a kísérletben nem tudták biztosítani a predátor szekvenciális és randomizált találkozásait a prédával, ami előfeltétele a modellnek, ezért ez a kísérlet nem alkalmas az optimális tápláléktípus-választási modell jóslásának tesztelésére.

II) Krebs és mtsai (1977) oxfordi laboratóriumukban széncinegékkel vizsgálták a táplálékdenzitás preferenciára gyakorolt hatását. Kiküszöbölve O'Brienék találkozási rátával kapcsolatos problémáit egy futószalagot építettek be a röpdébe, és ezzel juttatták a prédákat a madarak elé. Így pontosan lehetett szabályozni a cinegék találkozási rátáját a különböző prédatípusokkal. Két prédatípust, nagy és kis méretű lisztkukacot használtak. A profitábilisabb lisztkukac tömege 69 mg, a kevésbé profitábilisé 33 mg volt. Méréseik szerint a kezelési idő (0,5 sec) megegyezett a két típusnál. A kísérleteket úgy tervezték, hogy a lisztkukacokat csak 0,5 sec-ig láthatták a madarak a futószalagon, ezalatt

kellott felismerniük, és dönteniük, hogy elfogyasztják-e vagy sem. Négy denzitáskombinációt alkalmaztak (16/5. ábra):

Kis denzitásnál (alacsony a találkozási ráta) mindkét típusból keveset adtak a madaraknak, de a relatív denzitások azonosak voltak.

Mindkét tápláléktípus denzitása magas (magas találkozási ráta) volt, és egymáshoz viszonyított arányuk is megegyezett.

Szintén magas volt a két tápláléktípus denzitása, de a profitábilisabb denzitása kétszer akkora volt, mint a kis méretű lisztkekacé.

A denzitások ebben az esetben is magasak voltak, de most a kis profitabilitású tápláléktípus relatív denzitása volt a nagyobb.

A cinegék fogyasztása jó megegyezést mutatott a modell által jóslottakkal, de a kisebb méretű lisztkekacéból akkor is fogyasztottak valamennyit, ha a profitábilisabbal való találkozás rátája magas volt (16/5. ábra *b*, *c* és *d* kísérlet). Sőt, amikor magas találkozási ráták mellett a kisméretű lisztkekacéból kétszer annyit (*d* kísérlet) adtak, mint a nagyból, a cinegék többet fogyasztottak a kis profitabilitású táplálékból a *b* és *c* kísérletben tapasztaltakhoz képest. A modell jóslásaitól való eltérést (ti. azt, hogy magas találkozási rátánál kizárólag a profitábilisabbat fogyaszthatja a predátor) Krebsék azzal magyarázták, hogy a cinegék nem tudják minden esetben a rendelkezésre álló rövid idő alatt elkülöníteni a kétféle prédátípust, vagyis a tévesztés okozza az eltéréseket.

Összességében a teszt-kísérletek azt mutatják, hogy az elmélet kvalitatív jóslásai helytállóak, de a kvantitatív értékekben sokszor tapasztalunk eltéréseket. Ezeket a predátorok érzékszervének felépítése (a felismerési stimulusok különbözhetnek), a tévesztés, a még csak kevéssé ismert tanulási folyamatok, illetve egyéb nem ismert mechanizmusok, „zavarások” (pl. figyelem megosztása a táplálékszerzés és a ragadozók elkerülése között) okozhatják. További tesztek is figyelembe véve arra következtethetünk, hogy a predikcióktól való eltérések a laborban kisebbek, szabadföldön nagyobbak.

Vannak olyan körülmények, amikor a keresésre fordítható idő korlátozott (pl. az árapály zónában). Ilyenkor azok a predátorok, melyek plusz energia felvételével növelhetik a rátermettségüket, a lehető legtöbb energiát próbálják felvenni adott idő alatt. Az így szerzett többlet energiát például a kényeszerű keresési szünetek átvészelésére vagy más rátermettségkomponensekbe allokálhatják. Schoener (1971) ezeket **energia maximalizálóknak** nevezi, és elkülöníti őket az **idő minimalizálóktól**. Ez utóbbiak extra energia felvételével nem tudják növelni a rátermettségüket (pl. az állandó fészekalj méretű madarak esetén), ezért arra törekednek, hogy a szükséges energiamennyiséget minimális idő alatt gyűjtsék össze. A fennmaradó időben például figyelik a ragadozókat, hogy növeljék túlélési esélyüket. Az optimális tápláléktípus választásának elemzésénél mindkét lehetőséget figyelembe kell venni.

Az eddigi modellek feltételezték, hogy a prédátípusok csak profitabilitásukban térnek el egymástól, de feltűnőségük, emészthetőségük, tápanyagtartalmuk stb. azonosak. Az alábbiakban nézzük meg, hogy a préda minősége és a predációs veszély hogyan befolyásolja a predátor táplálékválasztását.

16.4.1.3 Nem csak az energia lehet fontos

Az amazóniai esőerdőkben élő zöldszárnyú arapapagájokról (*Ara chloropterus*) közismert, hogy megszokott élőhelyüktől



16/6. kép. Brazíliai papagájok geofágiája (a képen négy faj látható)
© Brian Ralphs

akár 100 km-re is elrepülnek, hogy az általában a folyópartok közelében található agyagos partletöréseket felkeressék. Mindezt azért, hogy az elfogyasztott agyagsványok segítségével lekössék a táplálkozásuk (főleg a magas alkaloidtartalmú magok, éretlen gyümölcsök, levelek fogyasztása) során a szervezetükbe került mérgező anyagokat (Gilardi és mtsai 1999). Kísérletekkel kimutatták, hogy a papagájok által választott speciális agyagföldben olyan negatív töltésű kationok vannak, melyek hatékonyan kapcsolódnak a pozitív töltésű alkaloidák és más toxikus anyagok kötőhelyeire, semlegesítve azokat. Azon papagájok vérében, melyek egy bizonyos alkaloida mellett agyagot is ehettek, 60-70%-kal alacsonyabb volt az alkaloida szintje, mint az agyagot nem fogyasztó papagájokéban. A papagájok mellett az emlősöknél is megfigyelték a geofágiát: az afrikai elefántnál, lemurfajoknál, számos majomfajnál és az embernél (pl. a bolíviai aymara és az észak-amerikai hopi indiánoknál, valamint a szardíniai őslakóknál) is (Diamond 1999).

A gerinceseknél ismert, hogy a fiziológiai, biokémiai vagy a kémiai alapú védekező folyamatokhoz sokszor speciális vegyületekre (pl. karotinoidokra) vagy elemekre (pl. nyomelemekre) van szükség. Ezek megszerzése, felvétele felülírhatja a nettó energiafelvétel maximalizálásához szükséges keresőviselkedés optimalizációját, vagyis az optimális tápláléktípus modelljének jóslásai nem a modell hiányosságai miatt nem teljesülnek, hanem az egyéb szükségletek kielégítése miatt. Vizsgáljunk meg két esettanulmányt.

16.4.1.3.1 Hollandiai seregélyek

Joost Tinbergen (1981) a PhD disszertációjához az európai seregély (*Sturnus vulgaris*) táplálkozását vizsgálta a hollandiai



16/7. kép. Lószúnyog
(*Tipula* sp., Tipulidae)
Fotó: Deli Tamás!

lárva energiataralma jóval magasabb volt, mint a hernyóké, a madarak mégis főleg az utóbbiakat gyűjtötték. Annak ellenére tették ezt, hogy a lószúnyogok a közelebbi poldereken éltek, míg a hernyókért a jóval messzebb lévő sós-mocsaras területekre kellett repülniük. A 16/6. ábrán láthatjuk, hogy alacsony vagy átlagos fészkaljméret esetén a hernyók domináltak a fiókák táplálékában, míg a sok fiókát tartalmazó fészkeknél a nagyobb energiataralmú lószúnyogokra koncentráltak a szülők.

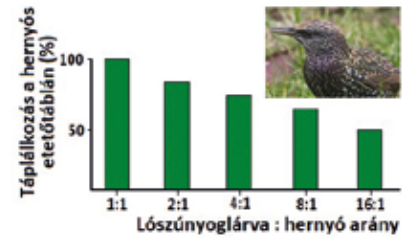
Tinbergen kíváncsi volt, hogy a kétféle táplálék elérhetősége, hogyan módosítja a madarak preferenciáját. Mesterséges etetőtálcákon külön-külön hernyókat és lószúnyogokat adott a madaraknak változtatva a két táplálék relatív arányát. Azt mérte, hogy a szülőmadarak mennyi időt töltenek el a két táblán táplálékkereséssel (16/7. ábra). Kezdetben a két tápláléktípust megegyező arányban kínálta a madaraknak, majd csökkentette a hernyók mennyiségét a lószúnyoglárvaéhoz képest. Annak ellenére, hogy a hernyók mennyisége már csak 16-od része volt a lószúnyogok mennyiségének, a seregélyek táplálékkeresési idejük felét mégis a hernyós táblán töltötték. Tinbergen a természetes fészkaljknál azt is megfigyelte, hogy ha a fiókák tápláléka főleg lószúnyogokból áll (nagy fészkaljak vagy rossz időjárás esetén, illetve kora reggeli időszakban), akkor nem képződik hártya a fiókák ürüléke körül ellentétben azzal, amikor hernyótáplálékot fogyasztanak. Így a szülőmadarak nem képesek az ürülékcsoportot eltávolítani a fészkekből. A felhalmozódó ürüléktől a fészkek átnedvesedik, ami megváltoztatja a fiókák hőháztartását (a fiatal fészkelő fiókák még változó

poldereken (mélyföldek, gátakkal védett tengerszint alatti területek). A fiókákat etető madarak nagyrészt két eltérő energiataralmú táplálékot, réti lószúnyog (*Tipula paludosa*) lárvaikat és egy bagolylepkefaj, a gyökérbagolylepke (*Cerapterix graminis*) hernyóját hordták a fészkeikhez. A lószúnyog-



16/8. kép.
Gyökérbagolylepke
(*Cerapterix graminis*,
Noctuidae)
© Svdmolen

testhőmérsékletűek), ezért sokszor annyira kihűlnek, hogy fejlődésük elmarad a többi fészkelőtől, sőt el is pusztulhatnak. Bár az ürülék hártya kialakításában szerepet játszó anyagot nem sikerült azonosítani, látható, hogy a seregélyek táplálék választását nemcsak a prédátípusok energiataralma, hanem egyéb speciális anyagtaralma is befolyásolja.



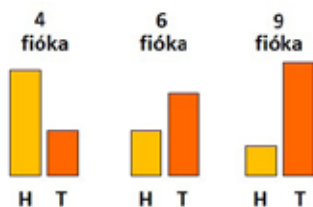
16/7. ábra. Joost Tinbergen az európai seregély (*Sturnus vulgaris*) fészkeidőjainak közelébe két-két etetőtáblát helyezett el, egyiket a réti lószúnyog lárvaival, a másikon a gyökérbagolylepke hernyóival. A seregélyek a hernyós táblákon még akkor is többet táplálkoztak, amikor a speciális tápanyagokat tartalmazó hernyókból csak 16-od annyi volt elérhető, mint az energiában dúsabb lószúnyoglárvaiból [Tinbergen (1981) nyomán módosítva].

16.4.1.3.2 Észak-amerikai jávorszarvasok

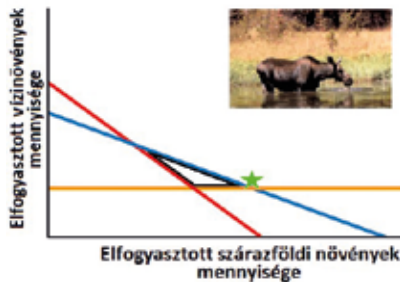
Észak-Amerikában élő jávorszarvasok (*Alces alces*) gyakran legelésznek az álló- és folyóvizekben; hasig vízben gázolva fogyasztják a vízínövényeket. Euráziában élő rokonaikra nem jellemző ez a viselkedés. A vízben-legalás háttérben az áll, hogy az észak-amerikai jávorszarvasok Na-igényük nagyobbik részét vízínövényekből fedezik. Belovsky (1978), amerikai kutató igen részletesen vizsgálta a jávorszarvas táplálkozását befolyásoló fiziológiai és külső környezeti tényezőket Michiganban. A jávorszarvasok táplálékát vízínövények mellett szárazföldi lágyszárúak, valamint a fásszárú növények levelei alkotják. Utóbbiakat összevonva két táplálékcsoportot különített el: vizit és szárazföldit.

Meghatározta a különböző korú és ivarú szarvasok energiaszükségletét, de a modellben egy átlagos tömegű (358 kg) szarvas napi minimális energiaigényét használta, ami 59 MJ (megajoule). Azt is kiszámította, hogy a naponta felvehető táplálék mennyiség maximálisan 33 kg lehet, nedves tömegben mérve (ami függ a táplálkozási időtől, a tápláléktípus térfogatától és a kérődzés által is befolyásolt bélrendszeren történő áthaladási időtől). Az egyszerűség kedvéért **bendőkényszernek** (általánosabban emésztési kapacitás kényszernek) nevezi ezt a korlátozó tényezőt. A szárazföldi növények energiataralma (száraz súlyra számolva) nagyobb, és alacsonyabb víztartalmuk miatt többet tudnak az állatok egyszerre elfogyasztani belőlük. A vízínövények energiataralma kisebb, több vizet tartalmaznak, viszont magas a Na-tartalmuk. A Na, a bendőkapacitás és az energiaszükséglet három kényszerként szabja meg a szarvasok táplálkozását (16/8. ábra). A kényszerek hatását az optimális tápláléktípus megoszlásra lineáris regresszióval becsülte Belovsky, ezért ezeket a modelleket **lineáris modelleknek** nevezi.

Tehát három kényszer szorítja korlátok közé a jávorszarvas táplálékösszetételét: az energia és a Na kényszerek alulról, a bendőkényszer felülről korlátozza a táplálékfelvételt (16/8. ábra).



16/6. ábra. A seregélyek (*Sturnus vulgaris*) a kisebb fészkaljak fiókáit nagyobb arányban etették a gyökérbagolylepke (*Cerapterix graminis*) hernyóival (H). A nagy fészkaljknál viszont inkább az energiában gazdagabb réti lószúnyogok (*Tipula paludosa*) lárvaival (T) táplálták a fiókákat. Az oszlopok magassága a két tápláléktípus fogyasztásának relatív arányát szemlélteti [Tinbergen (1981) nyomán módosítva].



16/8. ábra. A jávorszarvas (*Alces alces*) kényszerek szabta optimális táplálékösszetétele. A kényszerek modellbeni egyenesei által határolt fekete háromszög jelöli ki a lehetséges összetételkombinációkat. A zöld csillag a természetben tapasztalt összetételt mutatja. A tapasztalt összetétel egészen közel helyezkedik el a modell által jósolt lehetséges összetételekhez és azt mutatja, hogy a jávorszarvasok a maximális energia felvételre törekednek. A napi energiaszükséglet minimumát a piros, a bendőkényszert a kék, a Na-kényszert a narancssárga egyenes jelzi. További magyarázat a szövegben [Belovsky (1978) nyomán módosítva].

A herbivorok táplálékválasztását leíró modelleket számos kritikát kaptak (Hanley 1980, Hobbs 1990, Owen-Smith 1993a, b, Ward 1993). Ennek ellenére eddig több mint 50 fajnál, legalább 300 esetben alkalmazták ezt a megközelítést (Belovsky és Smitz 1994). A kritikák megkérdőjelezték a kényszerek lineáris függését, elhibáztak tartják a keresési cél (nettó energiafelvétel maximalizációja) megjelölését, és nem tartják elég érzékenynek a modellcsaládot. Az ellentábor azzal érvel, hogy a nem lineáris kényszerek alkalmazásával is hasonló kvalitatív jóslásokat kapunk, ugyanakkor az eddigi vizsgálatok 85%-ában az E -felvételi ráta maximalizációját lehetett kimutatni. Kétségtelen, hogy a modellek – bár egyszerűek –, mégis jól leírják a herbivorok táplálékválasztását, és didaktikusságuk következtében kiválóan alkalmasak a táplálkozási kényszerek bemutatására (lásd még 10.TA6.3.2).

16.4.2 Az optimális folt választása

Az 5. fejezetben láthattuk, hogy a populációk egyedeinek térbeli elhelyezkedését többféle eloszlással közelíthetjük. Bár a mintázatok léptékfüggőek, a kutatók többsége szerint természetes körülmények között a foltos (aggregált) eloszlás a leggyakoribb forma (6.1.1). A hatékonyan kereső predátorok is a táplálékfoltok után kutatnak, mert ezekben a nagyobb prédakonzentráció hatékonyabb felvételt tesz lehetővé. Ehhez



16/9. kép. Tavasz bársonylégy (*Bibio marci*, Bibionidae)
© Fritz Geller-Grimm

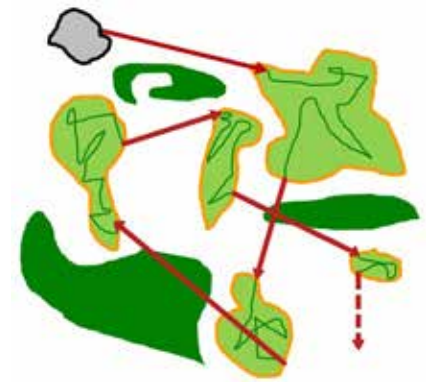
A jávorszarvas táplálékösszetételének a kényszerek által megszabott háromszögben kell lennie. A Michigan-tó környéki jávorszarvasok bendőtartalmát megvizsgálva az átlagos táplálékösszetétel (az ábrán zöld csillaggal jelezve) jól illeszkedett a modell által jósolt lehetséges összetételekhez. Belovsky szerint a tapasztalt összetétel arra utal, hogy az állatok a maximális energiafelvételre törekednek, ugyanis a tapasztalt összetétel a napi minimális energiaigénytől a lehető legtávolabb helyezkedik el a kényszerek által megszabott keretek között.

példák Török és Szlávecz (1986) közleményében található. A levéltű-kolónia vagy a galagonyabokor termése jól körülhatárolható foltot jelentenek a vizuálisan kereső predátoroknak, más foltok, például a talajban egy csomóban élő bársonylégylárvák, azonban sokkal nehezebben azonosíthatók.

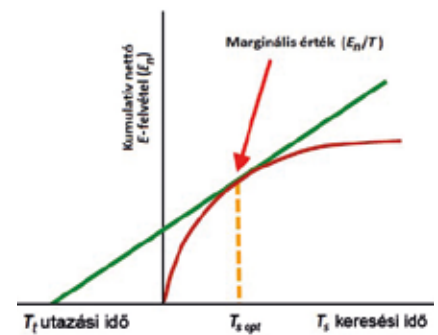
Foltosan elhelyezkedő táplálék esetében a predátornak optimalizálnia kell, hogy mennyi foltot látogasson meg a rendelkezésre álló táplálkozási idő alatt (16/9. ábra). Ehhez

valójában arról kell döntenie, hogy egy bizonyos foltban mennyi időt töltsön kereséssel, mielőtt egy másik foltot felkeres. A döntés attól függ, hogy a folt minősége hogyan változik az időben. Időben állandó minőségű foltok a természetben ritkán fordulnak elő, inkább csak elméleti jelentőségük van a modellezésnél és a laborkísérleteknél. A valóságban a foltok táplálékkészlete időben kimerül, vagy azért, mert a predátor elfogyasztja, esetleg tevékenységével elzavarja a táplálékot, vagy azért, mert a folt „vándorol el” a predátortól. A táplálkozással csökken a folt minősége, vagyis egyre kevesebb prédát talál a kereső, így el kell döntenie, hogy marad-e a foltban, és időt veszít, mert csak hosszabb idő múlva talál újabb táplálékot, vagy elhagyja a foltot, és egy új foltban folytatja a táplálkozást, amelyben rövidebb idő alatt talál táplálékot (vagyis a táplálékfelvételi ráta magasabb, mint az elhagyott foltban).

A foltos környezetben táplálkozó predátor nettó E -felvételének maximalizálására Charnov (1976a) készített egy modellt, amit **marginális érték** (Marginal Value, MV) **modellnek** nevezett. A rendelkezésre álló táplálkozási időt két részre bontotta, a foltok közötti utazási időre (travel time, T_t)



16/9. ábra. Sematikus táplálékkeresési útvonalak foltos környezetben. A világoszöld foltokban történik a keresés, a sötétzöld foltokat nem látogatja a kereső, csak áthalad rajtuk. A foltok közötti mozgást (utazási idővel jellemzik) a piros nyilak jelölik, a folton belüli keresést (keresési idővel jellemzik) a zöld zezugos vonalak mutatják.



16/10. ábra. A marginális érték (MV) modell grafikus megjelenítése. Egy átlagos foltban a kereső optimális keresési idejét ($T_{s,opt}$) az élőhelyre jellemző átlagos utazási idő (T_t) és az élőhelyre jellemző nettó energiafelvételi görbe jelöli ki. Az optimális keresési idő alkalmazásával az egységnyi T -re eső nettó energiafelvétel (E_s) maximális lesz ($T = T_t + T_{s,opt}$). További magyarázat a szövegben [Charnov (1976a) nyomán módosítva].

és a foltokon belül eltöltött keresési időre (searching time, T). Tekintsük a modell grafikus megjelenítését (16/10. ábra), és ábrázoljuk az idő függvényében a kumulatív táplálék- vagy E -felvételt. A kapott összefüggést egy telítési görbe írja le. A foltban töltött idővel az energiafelvétel növekedik, a pillanatnyi energiafelvételi ráta (a függvény meredeksége) viszont folyamatosan csökken. Amikor a predátor megérkezik a foltba, rövid idő alatt sok táplálékot vesz fel, ezért a felvételi görbe meredeken emelkedik. Később a folt kimerülése miatt egyre hosszabb időbe telik egy újabb préda megtalálása, ezért a felvételi ráta csökken, végül a teljes kimerülés után, akármennyi időt is tölt a kereső a foltban, nem talál újabb táplálékot. A 16/10. ábrán egy adott élőhelyre jellemző átlagos minőségű foltot és a foltok közötti átlagos utazási időt tüntettük fel. Fontos leszögezni, hogy a marginális érték modell az alábbi feltételek mellett érvényesül:

- A folttípust (a táplálék elérhetősége alapján) azonnal felismeri az állat.
- A foltok közötti utazási időket ismeri az állat.
- A nyereség görbe egyenletes, folytonos és csökkenő. Analóg modell alkotható nem folytonos görbére is (Kacelnik 1984).
- A keresésnek és az utazásnak az egységnyi időre eső E -kiadása megegyezik.

A predátor akkor viselkedik optimálisan, ha maximalizálja a nettó E -felvételi rátáját (E_n/T). Grafikusan az utazási idő kezdetétől kiindul és a felvételi görbét érintő egyenes segítségével kaphatjuk meg a maximális rátát. Az érintő pont függőleges tengelyre vonatkozó vetülete adja meg a nettó E mennyiségét, melyet az utazási idő és a keresési idő összegével osztunk (az érintő pont vízszintes tengelyre vonatkozó vetülete jelöli ki az átlagos foltra jellemző optimális foltban eltöltött időt). Ez lesz az élőhelyre jellemző (átlagos) E -felvételi ráta, vagyis a marginális érték (MV). Az E_n/T az érintővel kialakított háromszög α szögével (amely az érintő és a vízszintes tengely közötti szög) szemben fekvő, illetve a mellette fekvő oldal hányadosa, ami megfelel az α szög tangensének. A hányados akkor maximális, ha az α szög maximális, a viszont éppen az érintőnél maximális. A fentiek alapján a modell a következő jóslásokat teszi:

Ha ismerjük az utazási időt és a nyereség görbét, akkor a T_{sopt} (optimális keresési idő) megjósolható.

Ha több folt típus van egy élőhelyen, mindegyiket ugyanarra a marginális értékre (MV az élőhelyre jellemző érték) meríti ki az állat, vagyis akkor hagyja el a foltot, ha a felvételi ráta az élőhelyre jellemző ráta alá csökken.

A valóságban egy élőhelyen különböző minőségű foltok találhatóak, melyek különböző távolságokra vannak egymástól, sőt azonos minőségű folton belül két egyed felvételi hatékonysága is különbözhet. A modell feltételeinél már említettük, hogy az optimális viselkedéshez a predátornak ismernie kell az élőhelyre jellemző MV-t, a pillanatnyi felvételi rátát, amihez viszont ismernie kell az utazási időket és az élőhelyen előforduló foltok minőségét, és ezeket össze kell vetnie egymással.

Feltételezhető, hogy a legtöbb predátor képességeit meghaladja a fenti ismeretanyag begyűjtése és memorizálása. Valószínűleg ez okozza, hogy a természetes körülmények között végzett tesztkísérletekben sokszor jelentős eltéréseket tapasztalnak a modell által jóslott értékekhez képest. Bár az E -felvétel becslésére több kutató a nettó helyett a bruttó E -felvételt vagy egyszerűen a táplálék mennyiségét alkalmazza, a modell kvalitatív jóslásait e változók használata jelentősen nem befolyásolja.

A szerzők egy része az MV tesztelésénél a feladási időt („Giving Up Time”, GUT) használta. A Croze (1970) által bevezetett **feladási idő az utolsó táplálékutalálástól a folt elhagyásáig eltelt időt jelenti**, biológiailag pedig a predátor kitartását jelzi. Az MV a feladási idő reciprokával egyenlő. Egyes feltételezések szerint a gerinctelenek többségénél a GUT egy, a fajra jellemző rögzített, öröklődő érték, a gerinceseknél viszont feltételesen tanulási folyamatok eredményeként alakulhat ki, ezért a környezettől függően változhat. Gazdagabb foltokat tartalmazó környezetben kisebb, szegényebb foltokból álló élőhelyen viszont nagyobb lehet a feladási idő. Cowie (1977) szerint ezek a predátorok egy „csúszó memóriaablak” segítségével mérhetik az adott élőhely minőségét és ezen keresztül az alkalmazandó GUT-ot (vagy MV-t). A mechanizmus olyan lehet, hogy a predátor az utolsó meglátogatott n számú folt alapján becsüli meg a GUT-ot (vagy MV-t) és a következőkben meglátogatott szegényebb, illetve gazdagabb foltokkal való találkozás alapján nyert tapasztalat, bekerülve a memóriába, csökkenti vagy növeli a GUT-ot (vagy MV-t). Az újabb információk bekerülésével a régebbiek kiesnek a memóriából.

16.4.2.1 A marginális érték modell tesztelése



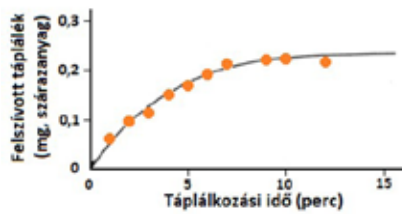
16/10. kép. Közönséges hátónúszópoloska (*Notonecta glauca*, Notonectidae) © Fotó: Déli Tamás

Cook és Cockrell (1978) az utazási idő és a foltban eltöltött táplálkozás idő összefüggését tesztelte a közönséges hátónúszópoloskánál (*Notonecta glauca*) laboratóriumi körülmények között. A poloskák a házi szúnyog (*Culex pipiens* f. *molestus*, a dalos szúnyog egyik alfaja) lárváira

vadásztak, és miután elfogtak egy lárvát, szívókájukkal nyálát juttattak a testébe, majd elkezdtek kiszívni a belső anyagokat. Az idő függvényében egyre nehezebb a kiszívás, mivel egyre kevesebb táplálék marad a lárvában. Vagyis ebben az esetben egyetlen szúnyoglárva viselkedik kimerülő táplálék-foltként, és a felvételi görbe



16/11. kép. Házi szúnyog (*Culex pipiens*, Culicidae) lárvája © Dahmana és Medlannikov (2020), doi: 10.3390/pathogens9040310



16/11. ábra Közönséges hátonúszópóloska (*Notonecta glauca*) táplálékfelvétele a táplálkozási idő (szívási idő) függvényében egy 0,2 mg-os szúnyoglárva (*Culex pipens* f. *molestus*) esetén. A pontok átlagokat jelölnek [Cook és Cockrell (1978) nyomán módosítva].

Hildrew és Townsend (1980) hálószővőtegzes-lárvánál (*Plectrocnemia conspersa*) becsülték a GUT-ot. Laboratóriumban 1,7 napnak adódott a feladási idő, ami napi 0,6 árvaszúnyoglárva (*Chironomus* sp.) elfogyasztását jelentette (tehát a marginális érték



16/12. kép. A *Plectrocnemia conspersa* (Polycentropodidae) tegzesfaj imágója © H Elven

0,6 lárva/nap volt). Természetes élőhelyükön vizsgálva a tegzeslárvákat a minimális napi fogyasztás 0,7 árvaszúnyoglárvának adódott, ami jól megegyezett a laborban mért táplálékfelvételi rátával. Ha a felvételi ráta nem érte el a fenti értéket a lárvák elvándoroltak az élőhelyről.

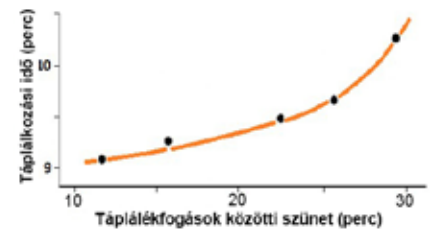


16/14. kép. Árvaszúnyoglárva (*Polypedium tamanigrum*, Chironomidae) © Cornette R és mtsai (2015), doi: 10.2108/zs140166

elhelyezkedő gazdaállatok, déligyümölcsmoly-lárvák (*Ephestia cautella* [jelenleg *Cadra*] (4/4b. ábrán) esetében. A Petri-csészében, fűrészpör közé rejtett lárvák képezték a gazdafoltokat. Cookék mérték a gazdafolt minősége és a foltban eltöltött keresési idő

közötti kapcsolatot, és azt tapasztalták, hogy ez jó egyezést mutat az MV modell jóslásával. Gazdagabb foltban tovább keres a fürkészdarázs. Megfigyelték azt is, hogy a parazitátlan lárvák száma a gazdag és a szegény foltokban is ugyanannyi maradt (16/13. ábra). Ez indirekt bizonyítéka annak, hogy a különböző folt típusokat a fürkészek ugyanolyan marginális értékig merítik ki. A parazitoid foltban való viselkedésének leírására Waage (1979) egy egyszerű, mechanisztikus modellt javasolt („olfaktorikus elhagyási küszöb” modell). Ennek lényege, hogy a folttal való találkozás után a fürkészdarázs lassabban mozog, a folt szélén pedig megnő a visszafordulás gyakorisága. Ez a viselkedés a foltban maradáshoz, pontosabban a folt belüli keresést segíti elő (10.TA1.1). A foltban töltött idővel csökken a gazdaállat illatára vonatkozó érzékenység, és ezzel arányosan csökken a visszafordulások valószínűsége is. A sikeres parazitálás növelte az illatra való érzékenységet. Ha hosszú időn keresztül nem talált az állat parazitálható gazdát, az illatérzékenysége az elhagyási küszöb alá esett, és elhagyta a foltot. Az elhagyási küszöb független volt az előzőleg meglátogatott folt minőségétől és az adott foltban parazitált lárvák számától, csak a parazitátlanul maradt gazdamennyiség szabta meg. Ez eredményezte azt, hogy a marginális érték minden foltban állandónak bizonyult.

Cowie (1977) az oxfordi Edward Gray Institute laboratóriumban szécincégekkel tesztelte, hogy miként függ a foltban eltöltött keresési idő a foltok távolságától, vagyis az utazási időtől. Egy röpdébe mesterséges fát helyezett, melynek ágaira műanyag petri-csészéket erősített. Ezek képezték a táplálékfoltokat, mivel bennük lisztkukac



16/12. ábra. A táplálékfogyások közötti szünet (utazási idő) és a táplálkozási idő (foltban eltöltött keresési idő) közötti kapcsolat a közönséges hátonúszópóloska (*Notonecta glauca*) szúnyoglárvákkal (*Culex pipens* f. *molestus*) történő táplálkozása esetén. A pontok átlagokat jelölnek [Cook és Cockrell (1978) nyomán módosítva].

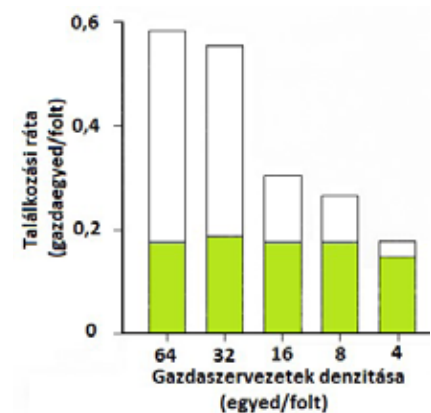


16/13. kép. Lakócsöves tegzeslárvá (Trichoptera) Fotó: Deli Tamás

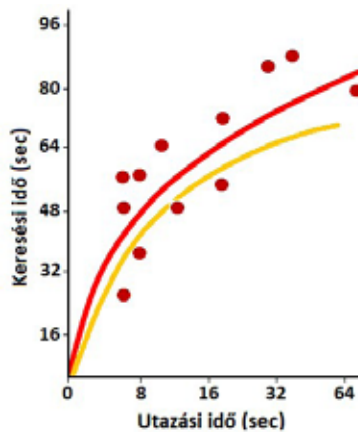
A parazitoidok gazdakeresése hasonlóan modellezhető, mint a predátorok prédakeresése. Cook és Hubbard (1977) a *Nemeritis canescens* [jelenleg *Venturia*] fürkészdarázs viselkedését vizsgálta foltosan



16/15. kép. *Venturia canescens* (Ichneumonidae) fürkészdarázs tojásrakás közben Jena A Johnson, https://i5k.nal.usda.gov/bio_data/905593



16/13. ábra. A fürkészdarázsak a különböző gazdadenzitású foltokat ugyanannál a találkozási rátánál hagyták el. Ez állandó feladási időre (GUT-ra) utal. Az oszlopok magassága a foltban történő keresés kezdetekori találkozási rátát, a zöld színű részek magassága pedig a folt elhagyásakor mért találkozási rátát mutatja [Cook és Hubbard (1977) nyomán módosítva].



16/14. ábra. Cowie (1977) az oxfordi egyetem laboratóriumában széncinegékkel (*Parus major*) tesztelte az MV modell utazási idő és a táplálékoltban eltöltött keresési idő közötti kapcsolatra vonatkozó predikcióját. Hat cinege egy-egy rövid és hosszú utazási idővel jellemezhető élőhelyen táplálkozhatott. A piros pontok egy-egy cinege átlagos (hat ismétlésből számolt) keresési idejét mutatják. A narancsszínű grafikon az MV modell bruttó energiafelvétel alapján becsült összefüggését mutatja, a piros színű grafikon pedig a nettó energiafelvétel alapján készült. A nettó energiafelvétellel becsült optimális összefüggés nem tért el szignifikánsan a mérési adatoktól [Cowie (1977) nyomán módosítva].

volt elrejtve fűrészpörban. Minden petricsészét letakart egy szövettarabbal. A könnyen felfedhető foltok a rövid utazási időket imitálták, vagyis ezek jelentették a jó minőségű foltokat. A rosszabb foltok modellezéséhez a „foltok közötti távolságokat” úgy növelte, hogy a foltokat takaró szövettarab eltávolítása sokkal nehezebb volt, és ezért hosszabb ideig tartott (hosszú utazási idők imitálása). A teszt eredményei egyezést mutattak az MV modell jóslásaival (16/14. ábra). Amikor a bruttó energiafelvétel (narancssárga színű grafikon) helyett a modellbe beépítette az utazás és a keresés energiakiadását, vagyis a **nettó energiafelvétellel** becsülte (piros

színű grafikon) az utazási és keresési idő közötti összefüggést, akkor sokkal **jobb egyezést kapott** a kísérletben mért és a modelltől számolt optimális értékek között.

A jó és a rossz foltok elkülönülése sokszor nem nyilvánvaló, az utazási idők és a foltminőségek folyamatosan, ám sokszor nem egyirányúan változhatnak. A Cowie (1977) által felvetett, és fentebb már említett „csúszó memóriaablak” hipotézis szerinti mechanizmus alkalmas lehet a táplálékkereső viselkedés optimalizálására gyorsan változó keresési feltételek mellett is.

A fenti klasszikus laboratóriumi kísérlet mellett szabadföldi vizsgálatokban is megpróbálták tesztelni az MV modell jóslásait. Carlson és Moreno (1982) hantmadárnál (16/26. kép), Kacelnik (1984) seregélynél vizsgálta az utazási idő és a „load size” („prédafuvar”, a csőrben egyszerre szállított táplálék mennyisége) közötti kapcsolatot. A madarak mindkét vizsgálatban mesterséges etetőkről hordhatták a táplálékot a fiókáknak. Az első esetben a „prédafuvar” folytonos, a másodikban diszkrét változóként szerepelt. Ennek ellenére mindkét teszt eredménye jól egyezett a modell által jósolt összefüggéssel, vagyis hosszabb utazási időhöz nagyobb „prédafuvar” tartozott. A központi helyhez kötődő táplálékkeresés jellegzetességeit a 16.TA11-ben részletesebben is tárgyaljuk.

16.4.3 Az optimális keresőút választása

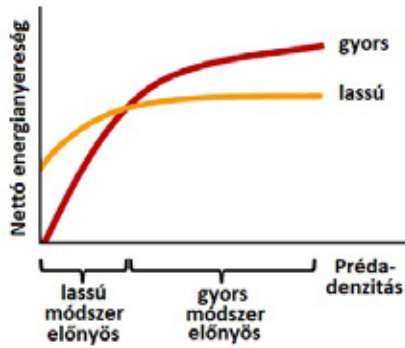
Az optimális tápláléktípus és a foltválasztási modellekhez képest az optimális keresőúttal kapcsolatos vizsgálatok száma jóval kevesebb. Első lépésben közelítsünk általánosan a táplálékkereső mozgásokhoz.

16/1. táblázat. Az „ül és vár” és az „utánjáró” típusú predátorok táplálkozási és életmenet-jellegzetességei [Huey és Pianka (1981) adatai alapján].

Táplálékkeresési típus		
Jellemzők	„Ül és vár” módszer	„Utánjáró” módszer
Táplálék aktivitása	mozgékony	inkább helytülő
Táplálék érzékelése	vizuális	vizuális, olfaktorikus, akusztikus, taktilis
Ragadozó típusa	„utánjáró”	„Ül és vár” és „utánjáró”
Sebezhetőség	kicsi (rejtőzködés miatt)	nagy (aktivitás miatt)
Relatív utódtömeg	nagy	kicsi
Naponta fogott táplálék mennyisége	nagy	kicsi
Napi anyagcsere-ráfordítás	alacsony	magas

Huey és Pianka (1981) kétféle vadászati (aktivitási) típust különített el (16/1. táblázat). Az „ül és vár” (sit-and-wait) típusú predátorok (pl. karolópók, imádkozó sáska, hangyalesólarva, horgászhal, hantmadár, szürke légykapó) keveset mozognak, inkább rejtőzködnek, és lesből kapják el táplálékukat. Az aktívan kereső ún. „utánjáró” (widelly foraging) predátorok (pl. farkaspók, bőrfutrinka, tonhal, fekete rigó, egerészölyv, farkas) sokat mozognak, fejlett érzékszerveik segítségével aktívan keresik a prédát. A „ül és vár” típusú predátorok főleg mozgékony („utánjáró”) prédát fognak el. A kevés mozgás miatt a napi energiaszükségletük alacsony, így a napi táplálékfelvétel szintén alacsony. Ragadozóik aktívan kereső, „utánjáró” predátorok, de a velük való találkozási ráta alacsony, éppen a mozdulatlanságuk (sokszor rejtőzködésük) miatt. Az „utánjáró” predátorok zsákmányállatai lehetnek „ül és vár” és „utánjáró” típusok is. Ők maguk, az aktív keresés miatt, fokozottabb anyagcserével rendelkeznek, ezért a naponta felveendő táplálék mennyisége az előző típushoz képest magas. Fokozott mozgásuk miatt gyakrabban találkozhatnak ragadozóval és válhatnak zsákmánnyá. Ragadozóik egyaránt lehetnek „ül és vár” vagy „utánjáró” típusúak. Az aktívan kereső nőstény egyedekben a fejlődő peték vagy utódok lassíthatják a mozgást, és csökkenthetik a ragadozóik előli menekülés lehetőségét, ezért a relatív utódtömeg ennél a típusnál kisebb, mint az „ül és vár” módszerrel keresőknél.

Az „utánjáró” típusnál durva kategorizálásként kétféle, lassú és gyors keresőmozgás különíthető el. Egy egyszerű ökonomikus modell segítségével vizsgáljuk meg, hogy a táplálék denzitásának függvényében melyik mozgástípust mikor „kell” alkalmazni. A 16/15. ábrából látható, hogy kis zsákmánydenzitás mellett a gyors mozgás energiakiadása a nyereséghez képest nagyobb, mint a lassú mozgásnál, ezért a modell



16/15. ábra. A lassú és a gyors mozgású táplálékkeresés nettó energianyeresége (a táplálékból nyert energia és a keresésre fordított energia különbsége) az elérhető prédamennyiség függvényében.

szerint a predátor a kisebb veszteség miatt a lassú mozgást fogja alkalmazni. Egy küszöbdenzitás felett energetikailag már megéri gyors mozgással keresni, mert az energianyereség így nagyobb lesz, mint a lassú mozgás esetében.

A keresőútvonal optimalizálásának problematikájával kezdetben entomológusok foglalkoztak elsősorban parazito-

toidok gazdakeresését vizsgálva (Pyke és mtsai 1977). Először inkább empirikus vizsgálatok születtek (Laing 1937), melyek megegyeztek abban, hogy a meanderező (kanyargós, kígyó-szerű, ide-oda) mozgás jellemzi a keresőútvonalakat (lásd még 16.TA10 és 10.TA1.1).

Feltételezések szerint (Pyke és mtsai 1977) a randomizált keresésnél hatékonyabb az irányult keresés. Az irányultságot már csak azért is feltételezhetjük, mert az állati szervezetek többsége hát-hasi (dorzoventrális), illetve feji-farki

(kraniokaudális) differenciációt mutat, ami feltételezi néhány kitüntetett mozgásirány meglétét. A vízben lebegő életmódot folytató gömb alakú szervezeteknél valószínűleg nincs kitüntetett mozgásirány: minden irányba egyforma valószínűséggel mozognak. A kétoldali és sugaras szimmetriát mutató és vizuálisan kereső szervezetekre kidolgozott (kétdimenziós mozgási) modellekben a keresés irányultságát (directionality, D) 0 és 1 közötti számmal szokták jellemezni. Ez kifejezi, hogy a randomizált mozgástól ($D = 0$) mennyire tér el a ragadozó. D számítása legegyszerűbben úgy lehetséges, hogy az előre irányuló mozgás valószínűségéből (P_e) kivonjuk a hátrafelé irányuló mozgás valószínűségét (P_b) feltételezve, hogy a jobbra (P_j) és a balra (P_b) irányuló mozgás valószínűsége azonos, vagyis szimmetrikus a keresőt. Ha a predátor egyenesen előre mozog, akkor a $D = 1$ ($P_j = 0$, $P_b = 0$, $P_e = 1$, $D = P_e - P_b$), ha randomizáltan keres, akkor $D = 0$ ($P_j = 1/4$, $P_b = 1/4$, $P_e = 1/4$, $P_e = 1/4$). A mozgás irányultságát befolyásolja a táplálék eloszlása és denzitása (Smith 1974a, b), illetve a vizsgált élőhely kiterjedése (Pyke és mtsai 1977), valamint számos olyan tényező (pl. a predátor érzékelőképessége, elfogás utáni mozgásirány-változtatás, tapasztalás, a táplálékforrás megújulásának sebessége), amit ritkán vesznek figyelembe a modellépítésekben.

A poszméhek viráglátogatásánál az elméletileg (modellek alapján) elvárható egyenes vonalú mozgást ($D=1$) az elérhető nektármennyiség jelentősen módosíthatja. A nektárgyűjtők által gyakorta látogatott, ezért már kevesebb nektárt tartalmazó virágfoltok esetében, a poszméhek mozgása inkább (82%-ban) előre felé mutatott és ritkább volt a visszafordulás (12%). A nektár elérhetősége alapján gazdagnak tekinthető foltokban viszont a visszakanyarodások gyakorisága megnőtt (53%), vagyis az irányváltogatások szaporodása növelte a foltban maradás valószínűségét. Az utóbbi esetben a virágok közötti repülési távolságok is csökkentek (Waddington és Heinrich 1981).

16.TA1 AZ OPTIMALIZÁCIÓS TÁPLÁLÉKKERESÉSI MODELLEK FŐBB TÍPUSAI

16.TA1.1 Statikus modellek

A statikus modellek lényege, hogy az állat döntése nem függ az előző döntése következtében kialakult állapotától.

16.TA1.1.1 Determinisztikus modellek

Egyszerű, kevés változóval dolgozó algoritmusok alkotják, ezért elterjedtek ezek a modellek. Csak előre meghatározott (a táplálékkeresés során nem változó) feltételek mellett érvényesülnek a modellek jöslásai. Például, feltételezik, hogy a kereső

predátor ismer bizonyos információk birtokában van. A „tudás” azt jelenti például, hogy egy parazita darázs illatanyagok segítségével érzékeli, hogy mennyi parazitátlan gazdálárva van még a foltban, és ezt az információt memorizálja is. Laboratóriumi körülmények között ezek a modellek jól jelzik előre az állatok viselkedését, de természetes körülmények között számos eltérés van a megfigyelt és a modellek által jósolt viselkedés között.

16.TA1.1.2 Sztochasztikus modellek

A legtöbb élőlény környezete heterogén, és benne előre nem megjósolható változások történnek. A táplálékot kereső élőlény viselkedése folyamatosan változhat a környezet változása következtében. Ennek következtében nem úgy viselkedik, ahogy egy adott környezetben optimális lenne. A táplálékot kereső élőlény nem rendelkezik azzal a „tudással”,

amit a determinisztikus modellek feltételeznek. Mintát kell vennie, hogy információhoz jusson, például táplálékolt minőségét nem ismeri (ahogy ezt a determinisztikus modell elvárja) hanem a táplálékkeresés egyben mintavételezés is. Ebben az esetben pont a mintavételezés miatt a kereső hosszabb ideig marad egy táplálékoltban, mint a determinisztikus modellek által jósolt időhossz.

A modellekben szereplő változók általában valószínűségi változók, melyek relevánsak lehetnek a megoldandó kérdéssel kapcsolatos véletlenszerű folyamatok kimenetelének becslésére.

16.TA1.2 Dinamikus modellek

Míg a statikus modellek nem veszik figyelembe az állapot pillanatnyi állapotát, addig a dinamikus modelleknél az állapot aktivitása függ a pillanatnyi és az azt megelőző állapotaitól. Például a kereséssel töltött relatív idő függ az éhségérzetétől és attól, hogy már régóta táplálkozik, vagy csak most kezdte el a keresést. A dinamikus programozás a viselkedésokológiában a múlt század 80-as éveiben jelent meg a dinamikus modellek optimalizációs problémáinak megoldására (Mangel és Clark 1986, Ma és mtsai 2003). Ez a numerikus technika az idő és a szervezet állapotának függvényében próbálja megtalálni az optimális viselkedési döntéseket, melyek maximalizálják az egyed rátermettségét. Minden időpontban (intervallumban) az összes állapot rátermettséggel való kapcsolatát kiszámolja, és megvizsgálja, hogy melyik állapot adja a következő lépésben várható maximális rátermettséget. Az így meghatározott legjobb döntésekből egy döntési mátrix állítható össze, amelyből megjósolható az a viselkedés, amely várhatóan a legnagyobb rátermettséget eredményezi.

Az optimalizációs modellek építéskor az alábbi lépéseket kell megtennünk:

1. **Biológiai problémánkat (kérdésünket) explicit módon kell megfogalmaznunk.** Lehet általános vagy konkrét kérdésünk, ami meghatározza, hogy a tervezett modellünk generális vagy speciális lesz.
2. Meg kell határozni a kérdésünkkel kapcsolatos **alternatív stratégiakészletet.** Néha nyilvánvalók az alternatívák, máskor viszont olyan változattal is számolnunk kell, amelynek ugyan megvan a biológiai realitása, de még senki nem figyelte meg létezését.
3. **Meg kell szabni az optimalizációs feltételeket.** Például, indirekt rátermettségbecslésnél feltesszük, hogy a természetes szelekció maximalizálni fogja a nettó energiafelvételi rátát, ami a több táplálék következtében több utódot eredményez, és így a rátermettség nagyobb lesz (5.3).
4. **Össze kell vetnünk a különböző stratégiák egyenlegeit** (pay offs) (közös nevezőre hozott előnyeit és hátrányait, egyenlegeit).

5. Kísérletes vagy természetes adatsorok felhasználásával specifikálnunk kell a **rátermettségfüggvényeket** (ezek írják le, hogy a stratégiakészlet változásával az egyenlegek hogyan változnak). Például sokszor az egyedi optimalizáció miatt az egyenlegekkel nyert rátermettségfüggvények nem becsülik reálisan a stratégiák sikerességét. Az általános modelleknél ez nem jelent nagy problémát, mert ott már a görbék alakja is megfelelő információt nyújt.
6. Analitikus vagy numerikus módszerekkel meg kell keresnünk az **optimális megoldást.** Legtöbbször ez a rátermettségfüggvény differenciálásából és a maximum megkereséséből áll.
7. Végül **tesztelnünk** kell a modell predikcióit.

16.TA2 SZÜRÖGETŐ MIKROFÁGOK

Elsősorban a vízi élőhelyeken találunk olyan élőlényeket, melyek nem keresik a táplálékot, hanem a vízből szűrik ki (suspension feeders) vagy az aljzatról veszik fel (deposit feeders). Ilyenkor Holling I. típusú funkcionális válaszgörbéje írja le, hogy hogyan változik a felvett táplálék mennyisége az elérhetőség függvényében. A mikrofágok között vannak helytűlők (zsákállatok, szivacsok stb.) és aktívan mozgó (tengeri soksertéjű gyűrűsférgék) is. Legtöbb esetben a tápláléktípusoknál (részecskékénél) a méret és az emészthetőség számít. Például, a viszonylag nehezen emészthető növényi rostokhoz képest is sokkal rosszabban emészthetők a kovamoszatok. A kezelési idő viszont nem releváns változó. A fitoplankton esetében a mérettel nő az energiatartalom, a szerves üledék részecskékénél viszont fordított az összefüggés. A kisebb méretű szemcsék felülete relatíve nagyobb, ezért sokkal több baktérium telepszik meg rajtuk, így az egységnyi részecsketömegre eső energiatartalom sokkal magasabb, mint a nagyobb szemcsékénél. (A továbbiakban az energiát E -vel jelöljük a támogató anyagokban is.)

Lehman (1976) valamint Lam és Frost (1976) egymástól függetlenül egy egyszerű modellt vezettek be annak vizsgálatára, hogy a szűrőgető vízi szervezeteknél milyen feltételek mellett maximális a nettó E -felvétel. A modell alapján a nettó E -felvételi rátát a következő módon kapjuk meg:

$$Q = \sum \lambda_i D_i E_i F - \sum (1 - \lambda_i) D_i R_i F - b F^2,$$

ahol a Q a nettó E -felvételi ráta (az asszimilált E értéke csökkentve a szűrés és arészecskék visszatartásának energiájával), i a részecske típusa, λ_i az elfogadott részecske aránya ($1 - \lambda_i$) a visszatartott részecskék aránya), D_i az i részecske denzitása a közegben, E_i az i típusú részecskéből kinyerhető E , R_i az i részecske visszatartásának energiája (tartalmazhatja a szűrés energiáját és a szűrőkészülék elkészítésének,

javításának energiáját a taxon típusától függően), és F a szűrési (filtrációs) ráta.

A szűrésre fordított E arányos a merítési térfogattal (b) és a szűrési ráta négyzetével (F^2). A hatványkitevő fejezi ki, hogy a részecskék felszínén keletkező turbulens vízáramlás megnehezíti a szűrést. A részecskék visszatartására fordított energia függ a visszatartott részecskék arányától, a részecskék denzitásától, a visszatartás energiájától és a szűrési rátától.

A kérdés az, hogy az F szűrési ráta és a λ_i elfogadási arányok milyen értékei mellett maximális a Q ? A kiszűrt táplálék mennyisége akkor éri el a maximumot, amikor a



16.TA2/1. ábra. Holling I-es funkcionális görbéjének (piros vonal) realitás alakja (kék vonal). A szűrőgető állatoknál az optimális szűrési ráta egyenes arányban nő a részecskék denzitásának növekedésével a maximális szűrési kapacitás eléréséig. Ennél nagyobb denzitásnál a feltorlódozó részecskék csökkentik a szűrési hatékonyságot és a táplálékfelvétel csökken [Lehman (1976) nyomán módosítva].

szűrőkészülék kapacitása a maximumon van (16.TA2/1. ábra). Ezután csökkenni kezd a szűrés hatékonysága; minél jobban eltömődik a szűrőkészülék, annál kisebb lesz a szűrési hatékonyság. A kiszűrt mennyiséget a szűrőn való átjutás mellett az emésztés sebessége is befolyásolja.

Tegyük fel, hogy kétféle részecskével táplálkozhat a szűrőgető állat. Az 1-es részecskének, a könnyebb emészthetősége

(és nem a nagyobb mérete) miatt, nagyobb az E -tartalma, mint a 2-es típusé. A denzitások ugyanakkor. Hogyan változik a szelektivitás a visszatartás költségének függvényében? Az optimális tápláléktípus választásának modellje feltételezi, hogy a profitábilisabb, itt az 1-es táplálékrészecskét, mindig elfogyasztja a predátor, nem utasítja vissza. Ez nemcsak a makrofágoknál (16.4.1.1 pont), de a mikrofágoknál is érvényes feltétel. A kevésbé profitábilis 2-es táplálékrészecske elfogadási rátája itt sem a saját denzitásától, hanem az 1-es részecske denzitásától függ, de ellentétben a makrofágokkal, itt az elfogadás/visszatartás nem minden vagy semmi alapon történik. Ha nő a visszatartás költsége, akkor a kevésbé profitábilis részecske elfogadása nő. Magas visszatartási költségűnél mindkét típus, sőt a nem emészthető részecskék is áthaladnak a garaton és bekerülnek a bélrendszerbe.

16.TA3 ALTERNATÍV TÁPLÁLÉKKERESÉSI MODELLEK: A PRÉDAVÁLTÁS ÉS A KERESŐ KÉP

Gyakran tapasztalható, hogy a táplálkozó egyedek a gyakoribb táplálékot előtérbe helyezik a ritkábban előforduló

táplálékkal szemben, vagyis választásuk a prédátípusok relatív frekvenciájától függ. Ezt a frekvenciafüggő preferenciát Murdoch és Oaten (1975) nevezte el **váltásnak** (switching). Lényege, hogy a prédadenzitás növekedésével, tanulás vagy más fiziológiai folyamatok eredményeként, a predátor predátoralálási (felderítési, kezelési) hatékonysága jelentősen megváltozik, és ez váltást eredményez a táplálékfelvételben. A korábban fogyasztott, ritkábbá váló táplálékról a predátor átvált a gyakoribb, könnyebben felfedezhető vagy könnyebben kezelhető prédátípusra. A váltással történő táplálkozás lényege tehát, hogy a prédátípus választása nemcsak a profitábilisabb típusal való találkozási rátától függ (mint az optimális modellnél), hanem az összes elérhető prédátípus relatív gyakoriságától.

A táplálékkeresésnél az optimális és a váltás modellek mellett szerepet kaphat a **kereső** vagy **kutatási kép** (search image vagy searching image) alapján történő táplálékválasztás is. Luuk Tinbergen (1960) megfogalmazása szerint a kutatási kép egy észrevehető változás a predátor képességében, hogy **felismerjen egy közönséges (gyakori) és jól rejtőzködő prédát**. Hollandiai fenyesekben költő színcinegék táplálkozását vizsgálta, és azt vette észre, hogy ha egy lepkefaj jól rejtőzködő hernyójának gyakorisága/biomasszája jelentősen megnő, akkor a cinegék azt a hernyót kezdik hordani a fiókáknak. A magas denzitásnál erre a prédátípusra „koncentrálva” hatékonyabb táplálékfelvételt érnek el a madarak. Tinbergen valóban azt gondolta, hogy a hernyó megjelenési képe a gyakori találkozások eredményeként rögzül (kialakul a kép agyi vetülete), és a kép alapján keresi a tápláléktípust a cinege. Ezért nevezik ezt a viselkedést kereső vagy kutatási „kép” segítségével történő táplálékkeresésnek. Annak ellenére, hogy az adott tápláléktípus denzitása még magas volt, a cinegék más, éppen növekvő biomasszájú rejtőzködő hernyóra váltottak át és azzal etették fiókáikat. A váltással történő táplálkozáshoz képest itt nem a relatív gyakoriságok arányának változásakor történik a típusok közötti váltás, hanem már korábban. A kutatási kép bekapcsolásában tehát a prédadenzitás növekedése játszik szerepet, megszűnése (kikapcsolása) viszont nem függ a denzitástól. Tinbergen (1960) a kikapcsoló mechanizmust azzal próbálta magyarázni, hogy a cinegék ezzel a technikával próbálják a tápanyagtartalom szempontjából monoton táplálkozást elkerülni. Ez a kikapcsolási mechanizmus nem eléggé tisztázott, és további vizsgálatokra szorulna. Ennek ellenére más kísérletek is azt mutatták, hogy a kutatási képnek szerepe lehet a valóságos táplálékkeresési mechanizmusokban (Dawkins 1971, Krebs 1973, Pietrewicz és Kamil 1981). Krebs (1973) felhívja a figyelmet arra, hogy mivel a kutatási kép is preferenciát eredményez, feltétlenül el kell különíteni az egyéb preferenciát okozó viselkedési (főként tanulási) formáktól, továbbá felveti, hogy a tinbergeni koncepció feltételezi, hogy a predátorok randomizáltan keresnek, ami számos más vizsgálat szerint nem realizisztikus feltétel.

16.TA4 A VARJAK CSIGATÖRÉSE VAJON OPTIMALIZÁCIÓ?



16/16. kép. Amerikai varjú (*Corvus caurinus*, Corvidae)
© Nebrot

Az Atlanti-óceánészak-amerikai sziklás, homokos, partmenti szakaszain az amerikai varjak (*Corvus caurinus*) a levegőből a sziklákra ejtik a 3-4 centis csigákat (*Thais lamellosa* [jelenleg *Nucella*]), hogy feltörjön a csigahéj, és a „puha testet” elfogyaszthassák. Zach (1979)

vizsgálatai szerint a varjak ökonomikus döntéseket hoznak, hogy a lehető legkisebb *E*-kiadással a lehető legtöbb energiát tudják kinyerni a csigákból.

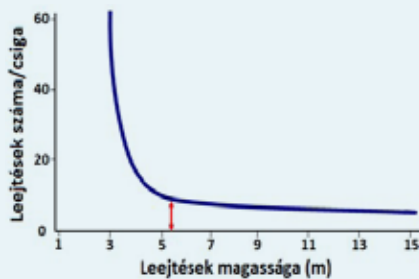
A csigák sikeres feltörése függ a csiga méretétől és az ejtés magasságától, valamint az aljzattól, amire esnek a csigák. A varjak a magasabb *E*-tartalom miatt a nagyobb csigákat választják. Ezeket a csigákat átlagosan 5,2 m magasból ejtik a sziklákra (a homokon és a füves részeken a csigahéjak



16/17. kép. Tüskéscsiga (*Nucella lamellosa*, Muricidae)
© Dave Cowles,
<https://inverts.wallawalla.edu/>

nem törnek össze), így néhány (átlagosan kettő) ejtés után feltörnek (16.TA4/1. ábra). Ha a csigahéj nem tör fel, akkor ugyanazt a csigát ejtik le újra, mivel egy új nagyobb méretű csiga keresése jelentős *E*-befektetést igényelne. A megfigyelések szerint volt olyan varjú, amelyik hússzor is megkísérelte összetörni ugyanazt a csigát. Jóval magasabbról leejtve egy nagyobb csigát biztosabb a feltörés, de a felrepülés *E*-kiadása is jelentősebb. Zach számításai szerint a varjak csigánként kb. 1,5 kcal (6,3 kJ) nettó *E*-nyereséget könyvelhetnek el. Ha közepes és kis csigákkal próbálkoznak, akkor példányonként

kb. 0,3 kcal (1,3 kJ) veszteséggel zárnának. Zach számításai azt mutatják, hogy a varjak táplálkozási viselkedése az időegység alatti nettó *E*-nyereség maximuma mellett eredményezi, ami intuitíve a rátermettségük növekedésével járhat. Magyarozatként alternatív hipotézisek is felvethetők például a nagyobb csigák bizonyos mikrotápanyagokban gazdagabbak, vagy



16.TA4/1. ábra. Minél magasabbról ejtik le a varjak a nagyobb (kb. 4 cm-es héj hosszúságú) tüskéscsigákat (*Thais lamellosa* [jelenleg *Nucella*]), annál ritkábban kell leejteni őket, hogy a héjuk eltörjön. Zach (1979) számításai szerint 5,2 m az optimális magasság. Ilyen magasról ejtve a feltöréshez 4-5 ismétlés kell [Zach (1979) nyomán módosítva].

a magasabbra repülés nagyobb predációs veszéllyel járhat. Maradva az energetikai megközelítésnél Plowright és mtsai (1989) részletesebb modellekkel kimutatták, hogy 22 m is lehet az optimális magasság a nagy csigahéjak összetörésére. Egyértelműen kijelentik, hogy a varjak csigatörése nem jó példa a táplálékkeresés optimalizációjára. Ugyanakkor, ha a kezelési időket beépítjük a modellbe, jobb egyezést kapunk a modell előrejelzései és a megfigyelt értékek között. A sikertelen felrepülés utáni keresés („kezelési idő”) költsége csökkentheti a modelljeik által prediktált nagy felrepülési magasságot. Nem a felrepülési magasság energetikai optimalizációja a kulcs, hanem az, hogy ha magasabbról ejtik le a csigaházat, akkor ugyan biztosan összetörnek, de a darabkák igen nagy körzetben szétszóródnak és megkeresésük jelentős időt és energiát követel. Sőt azt is felvetik, hogy ilyenkor más varjak elorozhatnak néhány falatot, ami a táplálék felvehető *E*-tartalmát csökkenti. Lehet, hogy akkor mégis valamilyen *E*-optimalizációt figyelt meg Zach?

Hasonló viselkedés a hazai dolmányos varjaknál (*Corvus cornix*) is megfigyelhető. A madarak a közönséges dió (*Juglans regia*) magját burkoló csonthéjat törik fel bizonyos magasságból beton vagy más felületre való ejtésükkel, több próbálkozással. Azt azonban még nem vizsgálták, hogy ráfordítás–megtérülés szempontból vajon optimális-e a viselkedésük egy ilyen nagy *E*-tartalmú táplálék esetében.

16.TA5 PIROSLÁBÚ CANKÓK A TENGERPARTON



16/18. kép. Piroslábú cankó (*Tringa totanus*, Scolopacidae)
© C Müller

(1977) a piros lábú cankók (*Tringa totanus*) táplálkozását tanulmányozta angliai tengerpartok iszappadkáin. A cankók főleg a nagy méretű és egyben profitábilis (*Nereis* és *Nephtys* genusba tartozó) soksertéjű gyűrűsférgeket fogyasztották. A fogyasztás mértéke csak a nagy méretű férgek denzitásától függött. A kis méretű férgek fogyasztása nem függött saját denzitásuktól, viszont fordítottan aránylott a nagy méretű férgek denzitásához. Az eredmények jól egyeztek az

Az optimális tápláléktípus választásra kidolgozott modell tesztelésénél a laboratóriumi kísérletekhez képest a szabadföldi vizsgálatok száma, főleg metodológiai nehézségek miatt, jóval kisebb (Kamil és Sargent 1980, Pyke és mtsai 1977, Townsend és Calow 1981). Goss-Custard

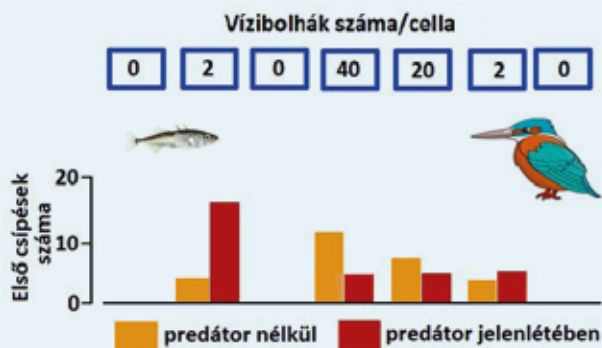


16/19. kép. Soksertéjű gyűrűsféreg (*Nereis* sp., Polychaeta)
© A Semenov

optimális modell jóslásaival (16.4.1.1), de a kis méretű férgek teljes visszautasítása ebben az esetben sem érvényesült.

16.TA6 KÉNYSZERKOMPROMISSZUMOK A TÁPLÁLÉKKERESÉSBEN: RAGADOZÓT FIGYELNI VAGY TÁPLÁLKOZNI

Természetes körülmények között a táplálékot kereső egyedek számos inger éri, melyek többségét mérlegelni kell és



16.TA6/1. ábra. A predációs veszély (jégmadár, *Alcedo atthis* jelenléte) megváltoztatja a háromtüskés pikó (*Gasterosteus aculeatus*) táplálkozó viselkedését. Ha nincs jelen predátor, akkor a pikók leggyakrabban a táplálékban gazdag cellákat csipegették, ha viszont az akvárium felett egy jégmadár sziluettje mozgott, akkor főleg a kevésbé gazdag, és bizonyos mértékig szeparált foltban csipegették [Milinski és Heller (1978) nyomán módosítva].

döntéseket hozni velük kapcsolatban. Az egyidőben zajló többszörös döntési situációkat speciális modellek (16.TA1) segítségével próbálják megérteni. A legegyszerűbb esetben nem a természetben, hanem laboratóriumban és nem sok, hanem csak két változót tesztelnek, ahogy ezt Milinski és Heller (1978) tette. Háromtüskés pikók (*Gasterosteus aculeatus*) (8/4. kép) táplálkozását vizsgálták egy gyakori ragadozójuk, a jégmadár (*Alcedo atthis*) jelenlétében és hiányában. A ragadozó jelenlétét a jégmadár sziluettje imitálta. Hét kis üvegcellában vízibolhákat (*Daphnia magna*) helyeztek el a tüskés pikók akváriumába. Három cellában nem volt *Daphnia*, a többi pedig 2-40 vízibolhát tartalmazott (16.TA6/1. ábra). Amikor nem volt jelen a predátor, a pikók leggyakrabban a leggazdagabb táplálékfoltot tartalmazó cellákat csipegették, amikor viszont jelen volt a predátor (az akvárium fölé jégmadár sziluettet lógattak) főleg a szegényebb és a többi foltoktól elszigeteltebb cellát keresték fel, és azt csipegették. A viselkedés leírásához figyelembe vették, hogy a predátor figyelése csökkenti a táplálkozásra fordított időt, másrészt a predátor jelenléte erőteljesen növeli a predáció kockázatát, ezért a pikók csökkentették a táplálékkeresés intenzitását. Feltehetően a halak a kisebb *Daphnia*-denzitásnál a predátorra és a táplálékra is képesek szimultán figyelni.

Egy másik kísérlet természetesebb körülmények között, szabadföldi, de mesterséges tavakban zajlott. A halaknak a predációs nyomás függvényében itt is dinamikusan kellett táplálékkeresésüket változtatni. Werner és mtsai (1983) a Michigan-i Kellogg Biológiai Állomáson különböző méretű kékkopoltyús naphalak (*Lepomis macrochirus*) mikroélőhely-választását tanulmányozta. A több hónapig tartó kísérletből kiderült, hogy ha nincs predációs veszély, akkor a különböző méretű naphalak hasonló gyakorisággal fordultak elő az eltérő táplálékdenzitású tórészletekben. Ha viszont a kisebb méretű halakra vadászó pisztrángsügér (*Micropterus salmoides*) jelen volt, akkor a kis méretű naphalak a kisebb táplálékdenzitású, de biztosabb rejtőzködési lehetőséget nyújtó, vegetációval sűrűn benőtt tórészleteket választották. A pisztrángsügérnek táplálékot nem jelentő nagy méretű halak viszont a legmagasabb táplálékdenzitással rendelkező nyíltabb helyeken keresték a táplálékukat.



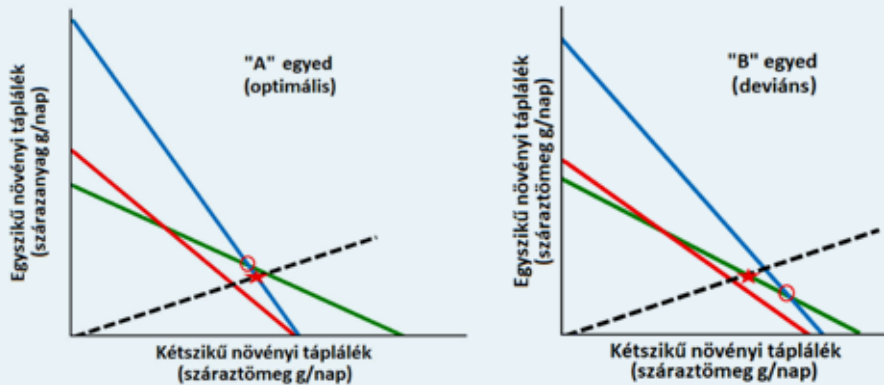
16/20. kép. Pisztrángsügér (*Micropterus salmoides*, Centrarchidae) © C & C Robertson

16.TA7 OPTIMÁLIS TÁPLÁLÉKKERESÉS ÉS A RÁTERMETTSÉG

A táplálékkeresési viselkedés optimalizációs megközelítése szerint a táplálkozó egyed a legnagyobb nettó E -nyereség elérésére törekszik. Evolúciós értelemben a maximális nettó E a rátermettség növekedésében nyilvánul meg. Metodikailag nagyon nehéz a viszonylag rövid ideig vizsgálható keresési hatékonyságot a rátermettség változásával összefüggésbe hozni. Általában feltételezik, hogy az optimálisan keresők rátermettsége nagyobb, mint a nem optimálisan kereső egyedeké. Ritchie (1990) a kanadai ürgénél (*Spermophilus columbianus* [jelenleg *Urocitellus*]) sikerrel kapcsolta össze a táplálékkeresést a rátermettséggel, amit az utódszámmal becsült. Ez volt az első vizsgálat, amely becsülte a táplálékkeresés hatását a rátermettségre. Montana állam északnyugati részén található Bölény Rezervátumban a kanadai ürgék szinte kizárólag a préri lágyszárú növényeivel táplálkoznak. A növényzet foltos szerkezetű, az elkülönülő foltokban vagy egyszikű vagy kétszikű növényfajok találhatók. A nyári szaporodási periódusban a kolóniákban élő ürgék föld alatti kotorekukban, amelyben az alomvetés történik, vészlik át a legforróbb, dél körüli órákat. Összesen 109 ürgét jelöltek meg egyedi azonosítókkal. Június elején (1-2 héttel az elválasztás után) végezték a táplálékkeresési megfigyeléseket. A hároméves kísérlet során Ritchie mérte

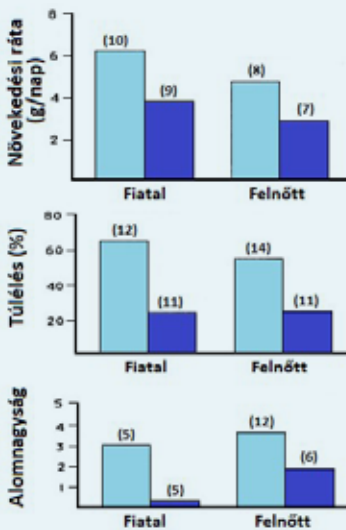


16/21. kép. Kanadai ürge (*Urocitellus columbianus*, Soturiidae) © Martin Pot



16.TA7/1. ábra Két fiatal kanadai ürge (*Urocyon columbianus*) táplálékösszetételének eltérése a Belovsky-féle lineáris modell által becsült optimális összetételtől. Az „A” egyed 165 g-os, 270 percig táplálkozik naponta és minimálisan 609 kJ/nap energiára van szüksége. A modell szerint, ha optimálisan keres, akkor táplálékának 38,4%-át teszik ki az egyszikűek. A „B” egyed 130 g-os, és 315 percig táplálkozik naponta, és a kevésbé energiadús egyszikűekből 25,1%-ot kellene fogyasztania. Ténylegesen az „A” egyed 35,6% a „B” egyed 30,4% egyszikűt fogyaszt. Bár a különbség nem látványos, de a „B” egyed egyszikűfogyasztása szignifikánsan nagyobb a modell által jósolt értéknél (deviáns egyed), míg az „A” egyed fogyasztása statisztikailag nem tér el a prediktált aránytól (optimális egyed). Jelölések: kék egyenes = maximális emésztőrendszeri kapacitás, zöld egyenes = aktivitási idő, piros egyenes = minimális energiaigény, fekete szaggatott egyenes = a két tápláléktípus aránya az elfogyasztott táplálékban, piros karika = maximális energiát nyújtó összetétel, piros csillag = megfigyelt táplálékösszetétel [Ritchie (1990) nyomán módosítva].

az állatok testtömegét, napi aktivitási idejét, a felvett táplálék mennyiségét és megosztását a két fő típus (lásd alább) között. A külső változók közül becsülte a léghőmérsékletet és a vegetáció víztartalmát az egyes foltokban. Laboratóriumban tartott ürgeknél az emésztőrendszer kapacitását is vizsgálta az egyes egyedek testméretének függvényében. Irodalmi adatok alapján számolta a testtömegfüggő napi *E*-szükségletet (aktív metabolikus ráta).



16.TA7/2. ábra. Eltérések három rátermettség-komponensben (növekedés, éves túlélés és alomnagság) az optimálisan (világoskék oszlop) és attól eltérő módon (deviánsan, sötétkék oszlop) kereső kanadai ürge, fiatal (egy-két éves) és felnőtt (legalább hároméves) egyedeinél. Az optimális keresők minden összehasonlításban szignifikánsan jobban teljesítettek, mint a deviáns keresők. A növekedés és az alomnagság esetében az oszlopok magassága az átlagértéket mutatja (zárójelben az egyedszám látható) [Ritchie (1990) nyomán módosítva].

Belovskyhoz (1978) hasonlóan, Ritchie is lineáris regressziós megközelítéssel becsülte az optimális táplálékösszetételt (a 16.TA7/1. ábra fiatal egyedek lineáris regressziós modelljét mutatja). Az emésztési kapacitás, az aktivitási idő és a minimális (hibernálási) *E*-igény kényszerekként jelölik ki, hogy a kétféle tápláléktípusból milyen

mennyiségeket vehetnek fel az ürgek. A lehetséges arányok halmazát tekintve (a három kényszer által határolt háromszög) a maximális *E*-nyereség az *E*-egyenestől a legtávolabbi pont, ami még a háromszögön belül található. Ritchie a kor- és az ivarkategóriák külön elemzése minden kategóriában két típusú ürget különített el: az „optimálisan kereső” ürgek táplálékösszetétele nem különbözött szignifikánsan a modell által jósolt optimális összetételtől, míg a „deviáns” ürgek táplálékösszetétele szignifikánsan eltért az optimálistól. A rátermettséggel kapcsolatos változók közül az egyedi tömegnövekedési rátát, az

éves túlélést és az alomnagságot (utódszám) mérte. Az optimálisan keresők mindhárom rátermettség-komponens esetében szignifikánsan jobban teljesítettek, mint a deviánsok (16.TA7/2. ábra). Ritchie egy durva becslést is adott a rátermettségre, melyet az éves túlélés és az évenként produkált nőstény utódok alapján becsült egy parciális élettáblából. Azt is figyelembe vette, hogy a deviánsok bizonyos része optimálisan keresővé vált az egyes években. Az így becsült rátermettség az optimálisan keresők esetében hatszor nagyobb volt, mint a deviánsoknál!

Összességében kijelenthető, hogy (legalábbis ezen vizsgálat alapján) az optimális táplálékkeresés nagyobb rátermettséggel párosul.

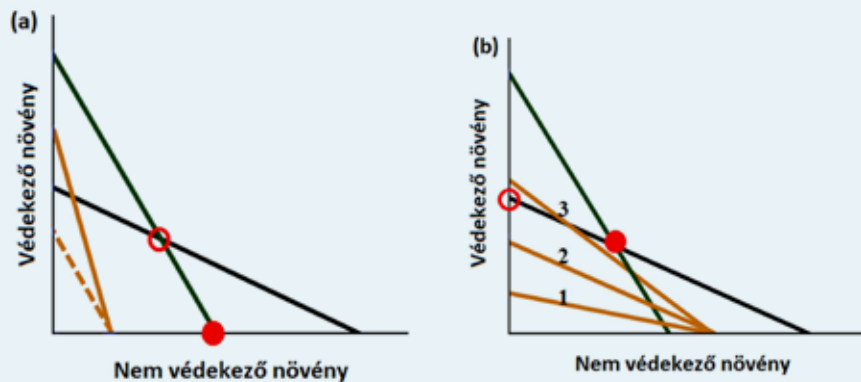
16.TA8 GERINCES HERBIVOROK ÉS A NÖVÉNYEK KÉMIAI VÉDEKEZÉSE

A 15.TA7.1-ben bemutattuk, hogy a növények fizikai védekezése hogyan befolyásolhatja a nagytestű herbivorok táplálkozását. A 16.4.1.3.2 pontban megismert lineáris modelleket alkalmazva Belovsky és Schmitz (1994) megvizsgálta, hogy az optimális táplálékösszetételre hogyan hat, ha a védekező növény olyan másodlagos anyagcsere termékeket állít elő, melyek

1. csökkentik a növényi szövetek emészthetőségét (ha jelen vannak ezek a vegyületek, akkor a herbivor egységnyi idő alatt kevesebb *E*-t tud kinyerni a felvett táplálékból), vagy
2. közvetlenül toxikusak a herbivorra.

16.TA8.1 Az emésztést nehezítő kémiai anyagokat tartalmazó növényi szövetek fogyasztásának hatása a herbivor táplálékösszetételére

Bizonyos növényfajok által termelt tannin bizonyítottan csökkenti az adott növényből a herbivor által kinyerhető tápanyagok asszimilációját, ugyanakkor nem toxikus a herbivorra (McArthur és mtsai 1993). Az emésztést csökkentő vegyületek két módon fejthetik ki hatásukat: a) az emésztési hatékonyságot csökkentik vagy b) a táplálék tápértékét csökkentik. A 16.TA8/1. ábra (a) része egy olyan

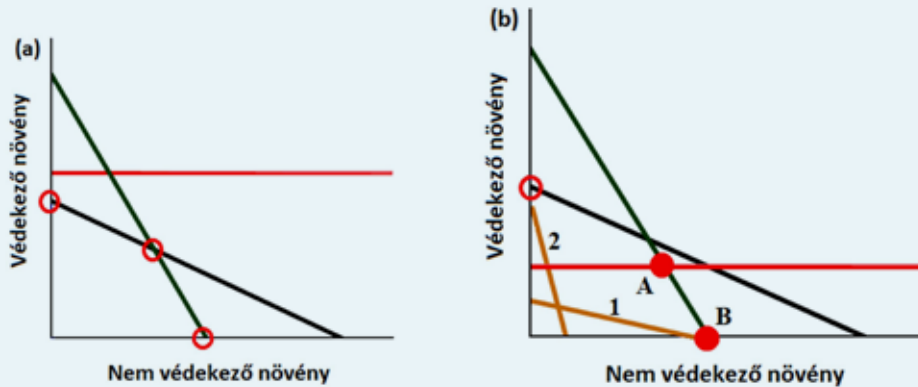


16.TA8/1. ábra. Emésztést csökkentő másodlagos növényi anyagcseretermékek hatása herbivor emlősök optimális táplálékösszetételére. A lineáris grafikus modellben kétféle tápláléktípus szerepel: védekező és nem védekező növény. (a) Amikor nincs hatása az emésztést csökkentő anyagoknak, az energiakényszert a szaggatott barna vonal jelzi, és az optimális táplálékösszetételt (vagyis a maximális energiafelvételt) a piros karika jelöli. Hatékony védelmet adó vegyületek esetében (védekező növényből nagyobb mennyiséget kell fogyasztani egységnyi energia felvételéhez, mint a nem védekezőből) az energiakényszert a barna folytonos vonal jelöli. Ekkor az optimális táplálékösszetételt úgy éri el a herbivor, hogy csak nem védekező növényt fogyaszt (piros pont). (b) A védekező növény védekezési hatékonyságának növekedésével egyre többet kell fogyasztani belőle ugyanannyi energiafelvételéhez (melyet a növekvő számok jelölnek). Az 1-es energiakényszernél a modell csak védekező növény fogyasztását jósolja (mert jóval magasabb az energiatartalma, mint a nem védekezőnek), ha kétszeresre nő a védekezési hatékonyság, akkor csökken a védekező és nő a nem védekező növény fogyasztása. A maximális energianyereséget adó összetételt a piros pont jelöli. További növelése a védekezési hatékonyságnak (3-as egyenes) már nem befolyásolja az összetételt. A fekete egyenesek két, (hasonló hatások miatt) egymással felcserélhető kényszert, a táplálkozási időt és az emésztési kapacitást jelölik [Belovsky és Schmitz (1994) nyomán módosítva].

lehetőséget mutat be, amikor az emésztést csökkentő anyagokkal védekező növény sikeresen ellenáll a herbivorok fogyasztásának. A már korábban megismert (16.4.1.3.2) lineáris modellt alkalmazzuk a herbivor táplálékösszetételének becslésére. Három kényszer szorítja keretek közé a herbivor optimális táplálékösszetételét. A táplálkozásra rendelkezésre álló idő (T) és az emésztési rendszer kapacitása (D) felülről korlátozza a védekező és a nem védekező növényből elfogyasztható mennyiséget (ebben az esetben a két kényszer felcserélhető a hasonló hatásuk miatt). A harmadik kényszer egy alsó kényszer, a minimálisan szükséges E mennyiségét jelenti (E). Tegyük fel, hogy ugyanakkora E -mennyiség megszerzéséhez a védekező növényből többet kell fogyasztani, mint a nem védekezőből, vagyis energetikai szempontból a nem védekező

növény jobb minőségű. Amikor a védekező növény által termelt kemikáliák nem csökkentik az emésztési hatékonyságot, az E -kényszert a szaggatott, okker színű vonal, az optimális (maximális E -felvétel) táplálékösszetételt a piros karika jelöli. Hatékony védekezésnél a folytonos, okker színű vonal mutatja a minimális E -felvételhez szükséges elfogyasztandó mennyiségeket. A maximális E -felvételhez tartozó összetételt pedig a piros pont adja meg. Mindkét esetben az optimális táplálékösszetételt a felső kényszerek által meghatározott területen belül a maximális E -felvétel, vagyis a minimális E -kényszervonaltól legtávolabbi pont jelöli ki. Világosan látható, hogy a növény védekezése annyira hatékony, hogy a herbivor nem is fogja fogyasztani a védekező növényt.

Ennél a megközelítésnél abból indultunk ki, hogy a nem védekező növény energetikai szempontból jobb minőségű, mint a védekező növény. Az okker színű szaggatott vonal jelzi, hogy ugyanannyi E kinyeréséhez kevesebbet (bár nem sokkal) kell a nem védekezőből fogyasztania a herbivornak. Az ábra (b) részén energetikai szempontból fordított a helyzet, a védekező növényből kinyerhető E ugyanis jóval nagyobb, mint a nem védekező növény fogyasztásával nyerhető E , amit jól szemléltet az 1-sel jelzett (okker színű) E -vonal meredeksége. Ebben az esetben az optimális összetételhez, vagyis a maximális E kinyeréséhez (piros karika) csak a védekező növényt fogja fogyasztani a herbivor. Az okker színű vonalak növekvő számozása mutatja az emésztést csökkentő kemikáliák növekvő hatását. Ha 1-ről 2-re nő a hatása a vegyületnek (kétszer annyit kell fogyasztani a védekezőből, hogy ugyanannyi energiát nyerjen, mint az 1-es vonal esetében), akkor csökken a védekező növény fogyasztása és az optimális összetétel a piros körrel a piros pontra vándorol. Ha 2-ről 3-ra nő a hatás, akkor a piros pont már nem mozdul el, mert a másik két kényszer hatására mindig ez a pont mutatja a legnagyobb E -felvételt. A modell szerint a 2. egyenes mutatta hatáshoz szükséges mennyiség felett nem érdemes az emésztést csökkentő vegyület termelését növelni, mert az hatékonyabb védekezést már nem jelent a növény részére.



16.TA8/2. ábra. Toxikus (mérgező) másodlagos növényi anyagcseretermékek hatása az emlős herbivorok optimális táplálékösszetételére. A toxikus hatású mennyiség (piros egyenes) alatt fogyasztható a védekező növény, felette teljes a visszautasítása. (a) Amikor a két, felülről korlátozó kényszer (táplálkozási időt és emésztési kapacitás) előbb korlátozza a táplálékfelvételt, mint a toxintartalom, akkor az optimális táplálékösszetételt (piros körök) a védekező és a nem védekező növény relatív energiataralma (az energiakényszer meredeksége) szabja meg. (b) Erős toxin esetén, már kisebb mennyiségű védekező növény fogyasztásakor is megjelenik a toxikus hatás. A védekező növény toxinkorlát alatti fogyasztásának mértékét az energiakényszer meredeksége befolyásolja a táplálkozási idő és az emésztési kapacitási kényszerek által megszabott lehetőségeken belül. Az 1-es esetben a védekező növény energiataralma többszöröse a nem védekező növényének, ezért csak ezt a típust fogyasztaná a herbivor (piros karika). A toxintartalom miatt azonban csak annyi védekező növényt fogyaszt a herbivor, hogy még ne jelentkezzen a toxikus hatás (A jelű piros pont). Ha az energiakényszert a 2-es egyenes írja le, akkor nem érdemes a védekező növénynek toxint termelnie, mert alacsony energiataralma miatt anélkül sem fogyaszt belőle a herbivor (B jelű piros pont). További jelölések a 16.TA8/1. ábrán található [Belovsky és Schmitz (1994) nyomán módosítva].

16.TA8.2 Növényi toxinok hatása a herbivor táplálékösszetételére

Egyes kutatók szerint a toxinokkal való növényi védekezés a leghatékonyabb módszer a herbivorok ellen (Ehrlich és Raven 1964). A toxinok hatását viszonylag egyszerű beépíteni Belovsky lineáris modelljébe, mert bizonyos toxinszint fogyasztása vagy elpusztítja a herbivort, vagy jelentős rátermettség csökkenést okoz nála. A védekező növényből egy bizonyos toxinszint eléréséig fogyaszthat a herbivor, afölött azonban nem. A hatás független a nem védekező növény mennyiségétől, ezért a toxin kényszer-vonal párhuzamos a vízszintes tengellyel. Ha a két felső kényszer előbb korlátozza a herbivor táplálékfogyasztását, mint a védekező növényből származó toxin, akkor a növény védekezése nem tekinthető hatékonynak (16.TA8/2a. ábra), és nem befolyásolja az optimális táplálékösszetételt. A piros körök bármelyike lehet az optimális összetétel annak függvényében, hogy a két növény *E*-tartalma hogyan viszonyul egymáshoz. Ha a toxin hatása már kisebb mennyiségű védekező növény fogyasztásakor megjelenik, akkor hatékonyságát a növényekből kinyerhető *E* szabja meg (16.TA8/2.b ábra). Ha a védekező növény energetikailag sokkal jobb, mint a nem védekező (1-es okker színű vonal), akkor a herbivor annyira csökkenti a védekezőből a felvételt, hogy éppen a toxikus szint alatt legyen a fogyasztása, és így alakul ki az optimális összetétel (A jelű piros pont). Ha a védekező a toxin hiányában is rossz minőségű (*E*-szegény) táplálék (2-es okker színű vonal), akkor a toxinnak nincs különösebb hatása, mert annak

hiányában sem fogyaszt belőle a herbivor. Ha van toxin, ha nincs, az optimális összetétel ugyanott található (B jelű piros pont). Mint említettük, a legjelentősebb növényi védekezési módszernek tekinthető toxinok gyakran előfordulnak a növényekben, de a fenti modellek szerint nem biztos, hogy hatékony védelmet nyújtanak a herbivorok ellen. A védekezés sikere függ a többi potenciális tápláléknövény minőségétől és elérhetőségétől.

A 15. fejezetben tárgyalt fizikai, valamint az itt ismertetett különböző hatékonyságú kémiai védekezésekkel kapcsolatos 188 esettanulmány túlnyomó többségében (kb. 85%-ában) a herbivorok a tápanyag vagy *E*-felvétel maximalizálására törekedtek

(Belovsky és Schmitz 1994), és csak két esetben (kifejlett hímek táplálkozása a szaporodási időszakban) lehetett biztosan kimutatni, hogy minimális időt igyekeztek tölteni a táplálkozással (idő minimalizálók), hogy a fennmaradó időben más tevékenységgel foglalkozzanak (pl. predátor figyelése vagy szaporodási partner keresése). A fizikai és kémiai védekezési típusok hatása kontextus függőnek tekinthető, mert nemcsak a védekező növény tulajdonságaitól (tápanyagtartalom, védekezési mód stb.), hanem az adott élőhelyen elérhető alternatív tápnövények tulajdonságaitól is függ. Bizonyos környezetben az egyik típusú védekezés, míg más környezetben egy másik típusú növényi védekezés lehet hatékony a herbivorokkal szemben.

16.TA9 A MEMÓRIA SZEREPE A TÁPLÁLÉKKERESÉSBEN: RAKTÁROZÓK

Közismert, hogy a szezonális élőhelyeken a táplálékban szűkösebb időszakra egyes fajok egyedei élelmet raktároznak. A mérsékelt és a tajgaövben a rezidens (nem vonuló) fajok, például az európai mókus, a güzüegér vagy a madaraknál a szajkók, csuszkák és egyes cinegefajok magvakat rejtenek el a téli időszakra. Az amerikai fenyőszajkó (*Nucifraga columbiana*) (6/36. kép) egyedei fejenként 3 ezer különböző helyre akár 30 ezer fenyőmagot (*Pinus* spp.) is eldugdosnak a talaj felső, párcentis rétegébe, hogy télen és az azt követő tavasszal elegendő táplálékhoz jussanak. Néha a következő költés fiókáit is részben ezekkel etetik (Vander Wall 1990). A szubarktikus régióban élő



16/22. kép. Lappföldi cinege
(*Poecile cinctus*, Paridae)
© Estormiz

lappföldi cinegék (*Poecile cinctus*) 100-500 ezer (!) apró magot is elrejtenek, ráadásul mindegyiket más-más helyre (Pravosudov 1985, Brodin 1994). Ellentétben az amerikai szajkó több hónapos (akár egész éves) raktározásával a cinegék a magraktárt legfeljebb néhány napig vagy hétig használják, majd újakat készítenek. Ezt a táplálékot feltehetően a téli éjszakák túléléséhez szükséges

zsírtartalékok képzéséhez használják. Ez a viselkedés akkor maradhat fenn, és jelenthet rátermettségbeli előnyt, ha az egyedek emlékeznek a raktározási helyekre, különben az elrejtés *E*-igénye költségként jelentkezik az ilyen viselkedést nem mutató egyedekhez képest. Brodin és Ekman (1994) egy szellemes kísérlettel bizonyította, hogy a táplálékot raktározó kormosfejű cinege (*Poecile montanus*) egyedei emlékeznek a raktárak helyére. A színes gyűrűkkel egyedileg jelölt cinegék a téli időszakban Brodinék által kihelyezett napraforgómagokat rejtettek el a táplálkozóterületükön. Néhány kiválasztott egyednek radioaktív izotóppal (^{35}S) jelölt magokat adtak (20 db-ot fejenként), ezeket rejthették el. A cinegecsapat minden egyedének egyik farktollát eltávolították előidézve, hogy új tollat növessenek. Az új toll kifejlődése után, kb. 60 nap elteltével, újra befogták a madarakat, és megvizsgálták az új tollak kénizotóp-tartalmát. A kén fontos alkotórésze a tollnak, a táplálékkal felvett kén beépül a növekvő tollakba. Ez történt a napraforgómagvakban található kénizotóppal is. Az elrejtett magokat, így az izotóppal jelölteket is a csapat bármelyik tagja megtalálhatja véletlenül. Ha az elrejtők valóban emlékeznek a helyekre akkor ők nagyobb valószínűséggel találják meg az általuk elrejtett magvakat. A kénizotópos magokat ötször nagyobb valószínűséggel találták meg a magot elrejtő egyedek, mint a csapat többi tagja. Laboratóriumi kísérletek sokasága mutatta ki, hogy a táplálékot raktározó fajok térbeli memóriája kiváló (Sherry és mtsai 1981, Balda és Kamil 1992). Balda és Kamil (2006) összehasonlító kísérletei arra is rávilágítottak, hogy a magrejtők térbeliséggel kapcsolatos kiemelkedő emlékezőképessége nem mindig tapasztalható más jellegű memorizálásoknál (pl., ha színekre kell emlékezni). Az emlősökre és a madarakra egyaránt igaz, hogy a hippocampus relatív (az agy teljes térfogatához viszonyított) mérete jelentősen nagyobb a táplálékot rejtő fajoknál, a nem raktározó fajokhoz képest (Krebs 1990, Roth és mtsai 2010). Nemcsak fajok között variálhat a hippocampus mérete, hanem egy faj populációi között is lehetnek jelentős eltérések. Kemény téli körülmények (rövidebb nappalok vagy alacsonyabb



16/23. kép. Kormosfejű cinege
(*Poecile montanus*, Paridae)
© M Szczepek

hőmérséklet) között élő kanadai cinegékénél (*Poecile atricapillus*) a hippocampus relatív térfogata 15-20%-kal nagyobb, mint az enyhébb telekhez szokott délebbi populációk egyedeié (Roth és mtsai 2011). Sőt, a hippocampus mérete egy egyednél is változhat szezonális élőhelyen. Amikor szükség van a táplálékraktárak kialakítására (kemény tél), akkor megnövekszik, amikor nem kell a táplálékot tartalékolni (nyáron), akkor viszont csökken a mérete (Clayton és Krebs 1994, Sherry és Hoshoooley 2010), ami erős indikáció arra is, hogy az agyi neuronok fenntartása költséges folyamat lehet.



16/24. kép. Kanadai cinege
(*Poecile atricapillus*, Paridae)
© Alan D. Wilson,
www.naturespicsonline.com

16.TA10 OPTIMÁLIS KERESŐÚT: LÉVY-MOZGÁS

A múlt század végétől a mozgásmintázatok leírásához sokan a Lévy-folyamatot kezdték használni. Jól érzékelteti ezt, hogy 1996 és 2012 között másfélszáz cikk született a kereső mozgásokról, amelyekben figyelembe vették a Lévy-folyamatot mint lehetséges mechanizmust. (Lévy-mozgás, Lévy-séta, Lévy-repülés és más szinonimák is ismertek a folyamatra, csak apróbb különbségek vannak közöttük.)

A Lévy-mozgás a valószínűség-elméletben használt fogalom, melyet Paul Lévy (1886-1971) francia matematikusról neveztek el. Egy olyan folyamatos idejű sztochasztikus mozgás, melyben az egymást követő mozgások véletlenszerűek és függetlenek (Lévy 1937).

A Lévy-mozgásra jellemző, hogy minden elmozdulási hossz (lépés) a Lévy valószínűségi eloszlás szerint választódik ki (kivéve, ha a predátor sikeres, és élelmet talál, ami a mozgást leállítja). A különböző lépéshosszak (l) eloszlását $a(l) = al^\mu$ sűrűségfüggvény írja le, ahol az a alkalmas konstans (a valószínűségek összegét 1-re normalizálja), a μ kitevő értéke 1 és 3 között változhat (Viswanathan és mtsai 1999). Természetesen más alternatív modellek is ismertek, ahol a lépéshosszak például Poisson, negatív exponenciális, Gauss, gamma eloszlásúak (Pyke 2015).

Shlesinger és Klafter (1986) hangyák mozgásának leírására használta a Lévy-mozgást (korábban főleg fizikusok használták a diffúziós mozgások leírására). Kimutatták, hogy ez az eloszlástípus jobban leírja a hangyák gyorsabb mozgását, mint a Brown-mozgás. Ezt az úttörő cikket követően számos organizmus mozgásának leírására alkalmazták a Lévy-mozgást.

A Lévy-mozgás alkalmazásának vannak előfeltételei: a környezetnek homogénnek kell lennie, valamint a kereső állat ne emlékezzen a korábbi mozgásaira és a táplálékkal való találkozásaira. További feltétel, hogy a keresőnek legyen egy „belső” mechanizmusa, amivel a keresőmozgás „lépéshosszát” a Lévy-eloszlás szerint állítja elő. Kimerülő és nem kimerülő (állandó minőségű) táplálékkészlet esetében a modell eltérő eredményt

szolgált. Az eredményeket befolyásolja a táplálék denzitása is, amennyiben az, a kereső érzékelőképességéhez viszonyítva jelentősen variál.

A modellezésekből az derült ki, hogy a táplálékkereső szervezetek mozgása akkor tekinthető optimálisnak (táplálék-felvételi ráta ebben az esetben legmagasabb), ha a Lévy-eloszlás μ paraméterének az értéke 2 körüli. Konkrétabban, ha a készlet kimerülő, akkor az optimális μ értéke közelít az 1-hez (ilyenkor az irányultság gyakorlatilag nem változik, egyenes előrehaladás történik). Ha viszont nincs kimerítés, és a táplálék denzitása alacsony (a percepció [észlelés] terület nagyságához képest), akkor a μ optimális értéke 2 körüli, ha magas a táplálék denzitása, akkor az optimális μ érték 3-hoz közelít.

Reynolds (2012) valamint Schultheiss és Cheng (2013) szerint függetlenül a μ kitevő értékeitől az állatok mozgása jól leírható a Lévy-féle módszerrel. Ugyanakkor meg kell említeni, hogy az élő szervezetek mozgásának leírásakor az alábbiakat feltétlenül figyelembe kellene venni.

1. A Lévy-mozgás feltételezi, hogy a környezetek nem különböznek egymástól, vagyis egy adott helyen a környezet ugyanolyan, mint az, ahová a kereső a mozgás után eljut. Ismereteink szerint a környezet még mikroskálán is jelentős varianciát mutathat, vagyis a keresési környezet folyton változhat.
2. A Lévy-mozgás feltételezi, hogy minden elmozdulásnál az irány random módon választódik ki a lehetséges 360 fokon szóródó elmozdulásokból. Ugyanakkor az élőlények többsége fej-farok orientált, ami a mozgás irányának randomizáltságát jelentősen befolyásolhatja. A megfigyelések és kísérleti tapasztalatok szerint az egymás utáni mozgások irányultsága nem független egymástól.
3. A Lévy-mozgással kereső egyedeknél feltételezik, hogy nem használják a memóriájukat, ami azt jelentené, hogy a keresők nem képesek azonosítani táplálékfoltokat, így azokat nem tudják hatékonyan kiaknázni, pedig a táplálékegyedek leggyakoribb eloszlástípusa az aggregált (foltos) eloszlás.

Pyke (2015) számos, a Lévy-mozgást tesztelő kísérletet elemzett, és megállapította, hogy csak néhány teszt támogatta az elképzelést. A megfigyelések többségénél a vizsgálati térlépték, a mozgások sebessége (gyors-lassú) és dimenzionalitása (sokszor háromdimenziós a mozgás), a lépéshossz, a percepció hatótávolsága, a döntéshozási folyamat és a mozgások típusa (táplálékkeresés, vonulás) külön-külön vagy együttesen megkérdőjelezi az elmélet gyakorlati használhatóságát.

16.TA11 KÖZPONTI HELYHEZ KÖTŐDŐ TÁPLÁLÉKKERESÉS

A táplálékkereső egyedek többnyire nem fogyasztják el azonnal a talált táplálékot, hanem egy adott helyre, például a fészekben

nevelkedő fiókáikhoz vagy egy élelemraktárba vagy egyéb helyre viszik. Egy adott helyről induló és oda visszatérő táplálékkereső viselkedést **központi helyhez kötődő keresésnek** (Central Place Foraging, CPF) nevezik (Orians és Pearson 1979). A CPF-fel kapcsolatos megfigyelések, kísérletek és modellek arra keresik a választ, hogy a kereső egyed hogyan választ táplálékfoltot, tápláléktípust, és mennyi táplálékkal fog visszatérni a központi helyhez. Kevésbé gyakran ugyan, de felmerülhet az a kérdés is, hogyan kell a foltos élőhelyen kiválasztani a központi helyet? Mindegyik kérdésnél figyelembe kell venni a táplálékfoltok minőségét (az elérhető táplálék denzitását, illetve az adott táplálékkal való találkozási rátát), a keresési viselkedés hatását a prédadenzitásra, az utazás és a pihenés E -(vagy idő-)kiadását, a tápláléktípus profitabilitását, a kompetitorok/predátorok/paraziták keresőre, illetve a táplálék elérhetőségére gyakorolt hatását. Ezekhez a döntésekhez számos információt kell ismerni és raktározni, hogy a kereső egyed maximalizálhassa a nettó E -nyereségét, ami feltétele, hogy növekedjen a rátermettsége.

A CPF alapegysége a **fuvar** vagy **körút**: odaút (központi helyről a táplálékfolthoz), keresés a foltban, visszaút (táplálékfolttól a központi helyre). Mindhárom tevékenység E -kiadással jár, és a visszaút kiadása nagyobb a szállított táplálék tömege miatt, mint az odaúté. Csak a foltban történik E -felvétel. Orians és Pearson (1979) szerint központi helyhez kötődő vagy ahhoz nem kötődő keresésnél ugyanazok a szabályok érvényesek, mert mindkettő lényege a nettó E -felvétel maximalizálása (ami nagyobb rátermettséget eredményez).

Az 1980-as, 90-es években a CPF modellekkel kapcsolatban számos kiegészítő, tesztelő és alternatívákat felsorakoztató kutatás született. Egyesek (McLaughlin és Montgomerie 1989) kiterjesztették a modellt egyszerre több központi helyhez (multiple central place foraging, MCPF) kapcsolódó keresésre, mások hiányolták, hogy alig van olyan teszt, amely kvantitatív megegyezést talált a predikciókkal. Ugyanakkor számos, az elméletet támogató kísérlet is ismert (Andersson 1981, Carlson és Moreno 1982, McGinley 1984, Carlson 1985), ezek többsége viszont csak kvalitatív megegyezést mutatott a predikciókkal. A problémák miatt Aronson és Givnish (1983) alternatív hipotézisekkel veti össze az optimalitáson alapuló CPF modelleket.

A szerzők Andersson (1981) rozsdás csuk (*Saxicola rubetra*) hímek táplálékkeresésére vonatkozó adatait felhasználva kimutatták, hogy az optimalizációs megközelítés mellett több alternatív (null)hipotézis (melyek hiperbolikus, hatványkitevős és normál adateloszlást mutatnak) is hasonlóan jó illeszkedéssel magyarázhatja a kapcsolatot az

egységnyi területre eső keresési idő és a központi helytől való távolság között. Megint mások megkérdőjelezi egyes előfeltételek általánosságát (Lifjeld 1989), például előfordulhat, hogy a keresés és a kezelés E -kiadása nem azonos, akkor a nettó vagy a



16/25. kép. Rozsdás csuk (*Saxicola rubetra*, Turdidae)
Fotó: Török Miklós

bruttó E -maximalizálók prédaválasztása eltérő lesz. Fagerström és mtsai (1983) szerint az MPL modellekben a maximális E -felvételre törekvés mellett figyelembe kellene venni egyéb kényszereket is, mint amilyen a keresők fizikai/fiziológiai kapacitása, a keresésen kívüli, egyéb tevékenységre (pl. a territórium védelésére) fordítható idő maximalizálása vagy a predációs veszély miatti fészeklátogatások minimalizálása. Nagyobb figyelmet érdemelne a kereső saját igénye és a központi helyen lévő „fogyasztók” igénye közötti E -allokáció tanulmányozása (Carlson 1985). Wetterer (1989) azt is megfontolandónak tartja, hogy a modellekben vegyük figyelembe a központi helyhez hordott nagyobb táplálékmenyiség visszautat növelő hatását.

Orians és Pearson (1979) központi helyhez kapcsolódó táplálékkeresésnél külön modellezte az olyan keresőket, melyek egy fuvarnál csak egy prédát szállítanak (single prey loaders, SPL) és azokra melyek egyszerre többet is szállítanak (multiple prey loaders, MPL). Az alábbiakban nézzük meg mi jellemzi ezeket a modelleket.

SPL típusú keresők

Energetikai szempontból az egyetlen prédát szállítóknál is előnyös lenne több préda szállítása, de az első préda már lehetetlenné teszi (pl. nagy mérete miatt) több szállítását. Általában egy prédát szállítókat a nappali ragadozó madarak, a baglyok vagy a kisebb termetű emlős ragadozók (16.TA11/1. kép). Lessels és Stephens (1983) szerint az SPL táplálékkeresési modell az optimális tápláléktípus (16.4.1) kérdés kiterjesztett változatának tekinthető. Lessels és Stephens (1983) kiküszöbölve Orians és Pearson (1979) modellépítésének hiányosságait, felhívják a figyelmet, hogy ebben az esetben is a maximális E -felvételre törekszik a kereső, de nem a foltban eltöltött keresési időt optimalizálja (mivel csak egyetlen táplálékdarabot



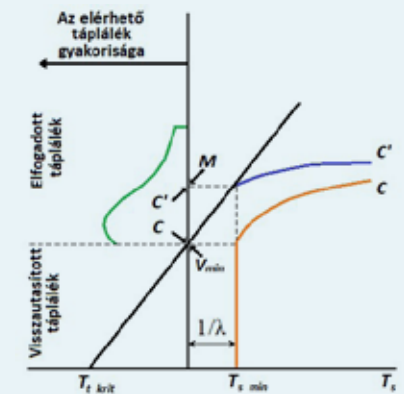
16.TA11/1. kép. Példa a központi helyhez kötődő keresésre: egy szervál (*Leptailurus serval*) kalapácsfejű madarat (*Scopus umbretta*) visz a kotorékában (központi hely) rejtőző kölykeinek a kenyai Maasai Mara rezervátumban (az SPL keresők egy prédát visznek a központi helyhez).

Fotó: Török János

visz a központi helyhez, és azt mindenféleképpen meg kell keresnie), hanem a préda minőségét, melyet az utazási idő, a prédátípusok relatív gyakorisága és az átlagos prédaabundancia szab meg. A modell alkalmazásának feltételei: a keresés randomizált, a prédákkal való találkozások szekvenciális, a kockázatok (pl. ragadozók általi veszély) hasonlóak a központi helyen, az utazás során és a keresés alatt is. A kereső saját E -igényét a keresés kezdetekor elégíti ki, azután keresi a táplálékot, amit a központi helyhez szállít. Az SPL modellben a keresést meghatározó fontos változó a minimálisan elfogadható prédaérték (C), amit általában energiával, néha tömeggel jellemeznek (16.TA11/1. ábra). A kereső akkor tér vissza a központi helyre, ha a talált préda értéke egyenlő vagy nagyobb, mint C , máskülönben folytatja a keresést. A C meghatározza a szállított táplálék E -tartalmát és a keresési időt is egyben. Minél nagyobb a C értéke, annál válogatosabb a kereső, és így annál hosszabb lesz a keresési idő is. Az 16.TA11/1. ábra vízszintes tengelyén az egy körútra vonatkozó összes idő található, az origótól balra az utazási idő (az oda- és visszautat együttes ideje), jobbra a foltban eltöltött idő. A függőleges tengelyen a préda E -értéke (V) szerepel. A C a minimálisan elfogadható prédaértéket, a C' pedig a kereső által elfogott táplálékok átlagos értékét mutatja. Ez utóbbi minimális értéke az M , ami egyben a C érték feletti összes lehetséges préda átlagos értéke.

A T_s érték az átlagos keresési időt mutatja akkor, ha a minimális elfogadható táplálék értéke C . A C nem az origóból indul (mint Oriansék modelljében), mert a foltba érkezés

után valamennyi idő eltelik, míg a kereső találkozik egy prédával. Az első találkozásig eltelt időt $1/\lambda$ jelenti. A λ a prédával való átlagos találkozási ráta. Az $1/\lambda$ egyben a minimális keresési idő, $T_{s\ min}$. Értelemszerűen a C' görbe sem értelmezhető az origó és az $1/\lambda$ között. (Nagyon magas prédadenzitásnál a találkozási gyakoriság igen magas, vagyis $1/\lambda$ igen kicsi, ekkor a keresési idő nagyon rövid és a C kiindulási pontja az origóhoz közelít.) A T_s érték csak akkor kezd növekedni, amikor a kereső szelektív válik ($C > V_{min}$), vagyis a C és a C' görbe viszonyát a préda értékek eloszlása szabja



16TA11/1. ábra. A korigált Orians–Pearson-modell, mely központi helyhez egyetlen táplálékot hordó (SPL) keresőkre vonatkozik. A függőleges tengelyen a préda energiataralmát (V) ábrázolták. A vízszintes tengelyen az idő (T) szerepel: az origótól balra az utazási idő (T_u), jobbra a keresési idő (T_s). A kritikus utazási időnél (T_u krit) rövidebb utazási időknél a kereső nem szelektív. A kritikus utazási időből induló „erítő” egyenes a $C'=M$ értéknél találkozik a C' görbével és a $V_{min}(=C)$ értéknél metszi az ordináta tengelyt. Egyéb jelölések: M az elfogadott prédák átlagos értéke, V_{min} az elfogadható minimális prédaérték. További magyarázat a szövegben [Lessels és Stephens (1983) nyomán módosítva].

meg. Egy adott C értéknél, a C -nél kisebb értékű prédákat a kereső visszautasítja, tehát a C' a C -nél nagyobb prédaértékek eloszlásának átlagával lesz egyenlő. Ez az átlag nem a prédatípusok abszolút abundanciájától (találkozási rátájától), hanem az eloszlás alakjától függ, vagyis a relatív gyakoriságoktól. Az utazási idő növekedésével nő a minimálisan elfogadható prédaérték (C) így a C' is, és ezáltal a keresési idő is nő. Ha C egyenlő a maximális prédaértékkal, akkor C' is egyenlő a maximális prédaértékkal, vagyis ebben a pontban a C és a C' görbe találkozik.

Orians-ék és Lessels-ék modellje a jóslások kvalitatív jellegét tekintve nem tér el. A modellek optimális megoldását az utazási idő által meghatározott C' görbét érintő egyenes jelöli ki, vagyis az utazási idő növekedésével növekszik a szállítandó táplálék minősége (nettó E -tartalma), valamint a keresési idő is. Lessels-ék kiemelik, hogy a minimálisan elfogadható prédaérték (C) és a keresési idő (T) kapcsolatát a különböző prédatípusokkal való találkozási valószínűség befolyásolja, amit a típusok abszolút és relatív gyakorisága együttesen határoz meg. A C és a C' kapcsolatát viszont csak a prédatípusok relatív gyakorisága szabja meg, és nem számít az abszolút mennyiségük. Lesselsék modellje szerint kell lennie egy kritikus utazási időnek (T_{krit}), mely alatt a kereső nem szelektív. Ez azért van, mert a C' nem éri el az abszcisszát, és a kritikus utazási időnél kisebb időtől kiindul minden „potenciális érintő” egyenes a C' minimális értékénél (az elfogadott táplálék átlagos értékénél, M -nél) találkozik a C' görbével. (Ebben az esetben C egyenlő a minimális prédaértékkal vagy kisebb annál, mivel a predátor nem szelektív.)

Lessels és Stephens (1983) nem tér ki a kezelési idő hatására (ez arra az esetre vonatkozik, amikor a találat helyén történik a kezelés). Orians és Pearson (1979) szerint a kezelési idő a rövid utazási időknél válik fontossá (a keresési időhöz adódik). Ilyenkor kisebb kezelési idejű prédatípus számít jobb minőségűnek. A hosszú utazási időnél általában elhanyagolható a kezelési idő hatása, és a préda minőségét az E -tartalma határozza meg.

A kanadai fenyőmókussal (*Tamiasciurus hudsonicus fremonti*) végzett szabadföldi tesztekben Elliott (1988) azt tapasztalta, hogy a nagyobb méretű, hosszabb kezelési időt (az idő, amíg az ágakról leszedik a tobozt) igénylő fenyőtobozokat (csavarttűjű fenyő, *Pinus contorta*) messzebről, a rövid kezelési idejű, kis tobozokat közelről hordták a központi helyre a mókusok, ami jó egyezést mutat az Orians–Pearson-modell predikciójával. Az utazási idő és a prédaminőség közötti pozitív kapcsolatot szintén alátámasztották Elliott (1988) kvantitatív adatai. Az adatok támogatták azt a feltételezést is, hogy az utazási idő növekedésével nő a szelektivitás (csökken a táplálék minőségének a varianciája).

MPL típusú keresők

A központi helyhez több prédát szállító optimális táplálék-keresési viselkedését (maximális E -felvételét) a Charnov-féle MV-modell segítségével lehet értelmezni (Orians és Pearson, 1979). Náluk a foltban eltöltött keresési idővel csökken a

préda fogás rátája egyrészt a folt kimerülése miatt, másrészt a táplálék elfogása, kezelése is nehezebbé válik a már megfogott

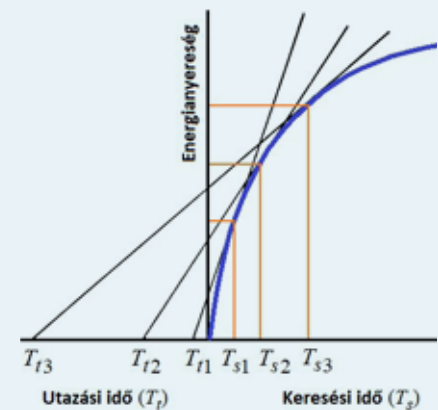


16.TA11/2. kép. Sok madárfajnál a fiókák etetése egy központi helyhez, a fészekhez kötődik. Onnan indulnak a táplálékkeresésre, és oda térnek vissza a táplálékkal. Az énekes rigó (*Turdus philomelos*) egy „fuvar” alkalmával több táplálékot is visz a fiókáinak (az MPL keresők több prédát visznek a központi helyhez.)
Fotó: Török János

táplálék miatt (16.TA11/2. kép)A különböző utazási időkhöz tartozó optimális keresési időket az MV-modellnél alkalmazott

grafikus megközelítést követve (16.4.2) az utazási időből a kumulatív felvételi görbéhez húzott érintő jelöli ki (16.TA11/2. ábra). Állandó minőségű, de a központi helytől eltérő távolságra lévő foltok esetében a hosszabb utazási időhöz hosszabb keresési idő tartozik. A kereső útvonal vonatkozásában általánosan elfogadott, hogy a kereső a táplálékkeresést a központi helytől távolabb kezdi, és ahhoz közelebb fejezi be, mivel a gyűjtött táplálék mennyiségével nő a kereső tömege, és ezért a visszatérési út

E -kiadása is nagyobb az odaútéhoz képest. A következőkben az elméletet támogató, részben támogató és nem támogató példákat mutatunk be.



16.TA11/2. ábra. A központi helyhez több prédát hordó (MPL) keresőknél az optimális „fuvarméretet” (maximális energiát) a korábban megismert marginális érték modell segítségével becsülhetjük. A hosszabb utazási időkhöz ($T_{t1} - T_{t3}$, oda- és visszaút együtt!) hosszabb keresési idővel ($T_{s1} - T_{s3}$) érhető el a maximális energiafelvétel [Orians és Pearson (1979) nyomán módosítva].

1. Egy, az elméletet támogató tesztben Carlson és Moreno (1981) hantmadarakat (*Oenanthe oenanthe*) vizsgált természetes körülmények között, de mesterséges (közele és távoli) táplálékfoltokat alakított ki, és ezekben a feketearcú dongólegy (*Calliphora vomitoria*) lárváit helyezte el műanyag tálkákban. Carlsonék kimutatták, hogy a csőrben lévő táplálék mennyiségével nőtt



16/26. kép. Hantmadár (*Oenanthe oenanthe*, Muscipidae)
© Ómár Runólfsson

- a következő préda kezelési ideje. Azonos minőségű foltokat tekintve a távoliakban a madarak hosszabb ideig keresték a táplálékot, és több lárvát gyűjtöttek. Különböző minőségű, de azonos utazási idejű foltok esetében a minőséggel nőtt a hordott táplálék mennyisége. Az eredmények támogatták az Orians–Pearson-modell jóslásait.
2. Bryant és Turner (1982) Orians és Pearson MPL-modelljét tesztelték három fecskefaj (molnárfecske, *Delichon urbica*; füsti fecske, *Hirundo rustica*; partifecske, *Riparia riparia*) fiókanevelése során Közép-Skóciában. A molnár- és a partifecskénél is a központi helytől távoli (hosszabb utazási időt igénylő) táplálkozásnál, az egy alkalommal a fészekhez vitt táplálék mennyisége nagyobb volt, míg a füsti fecskénél a fuvarméret független volt a keresési távolságtól (utazási időtől). A füsti fecskék viszont akkor tértek vissza a fészekhez nagyobb fuvarméretekkel, amikor az elérhető táplálék mennyisége volt nagyobb. Ezek az eredmények részben felelnek meg a modell kvalitatív jóslásainak.

A legtöbb adatot a molnárfecskék táplálkozásáról gyűjtötték, így ennél a fajnál kvantitatív módon is tesztelhetők az utazási idő és a fuvarméret kapcsolatát. Ehhez a teszthez pontos keresési távolságot, repülési sebességet, keresési időt és energetikai mutatókat használtak a fuvarozott táplálék tömege mellett. A tapasztalt fuvarméretek 20-40%-kal nagyobbak voltak, mint a modell alapján jósolt értékek. A jelentős eltérésben szerepet játszhatott:

- A különböző keresési módok eltérő E -igényének, például a siklórepülés kevés, míg a lebegő, csapkodó repülés jóval több energiát igényel. A siklórepüléssel a kis méretű táplálékot kapják el, a csapkodóval pedig a nagy méretűt.
- A fecskénél nehéz a táplálékfoltokat azonosítani és ezért az utazási időt megállapítani. A nagy foltnak azonosított keresőhelyen belül akár több kisebb foltot is lehetne azonosítani.
- A folt távolságát a legrövidebb egyenes hosszával becsülték, viszont a legtöbb valós repülés csapongó, zezugos.

- A modell a nettó E maximalizációján alapul, de a fiókák etetésénél a bruttó E fontosabb lehet, ugyanakkor a szülők saját táplálkozásukban alkalmazhatják a nettó maximalizációját, így gyakran kevert stratégia jelenik meg az adatokban.

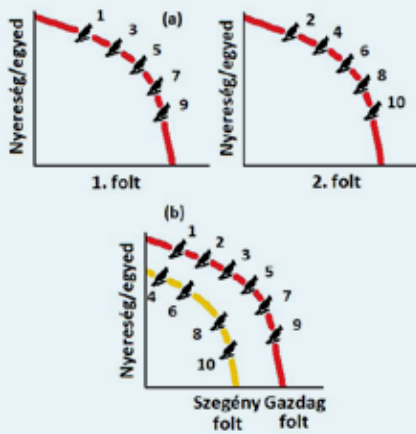
- Egy nem támogató teszt. Brooke (1981) fiókákat etető hantmadaraknál vizsgálta a territóriumban történő táplálékkeresést a fészek elhelyezkedéséhez viszonyítva. A madarak a talajon keresték a táplálékot. A táplálkozási viselkedés analizálásával arra a következtetésre jutott, hogy a szülők saját táplálékukat nem a közeli, hanem a távoli foltokban keresik. A fiatal fiókák etetésénél közel, az idősebbeknél pedig távol kerestek a szülők, és összességében is a fészekhez közeli foltokban intenzívebb volt a fiókatáplálék keresése, mint a távoliakban. Mindent egybe vetve Brooke azt állapította meg, hogy a hantmadarak keresése valószínűleg energetikailag nem optimális, melynek hátterében a magas predációs kockázat állhat. A predációs veszély energetikai hátterét nem tudta becsülni, így nem lehetett válaszolni arra a kérdésre, hogy a szülőket és fiókákat potenciálisan egyaránt érintő predációs veszély mellett vajon a keresés energetikai alapon optimálisnak tekinthető-e?

Tapasztalati tény, hogy belső, fiziológiai/kognitív (éhség/jóllakottság, tapasztalat stb.) és külső, fizikai/kémiai (fény, hőmérséklet, széljárás, a folt geológiai struktúrája, predátorok jelenléte stb.) tényezők jelentősen befolyásolhatják a kereső viselkedését, és eltéréseket okozhatnak a modell által optimálisnak jósolt viselkedéstől.

16.TA12 CSOPORTOS TÁPLÁLKOZÁS: KERESŐHELY VÁLASZTÁSA

Stephen Fretwell (1972) a madarak különböző minőségű élőhelyek közötti eloszlását ökonómiai alapon közelítve kidolgozta az **ideális szabad eloszlás** (IFD, ideal free distribution) modelljét. Giraldeau (2008) ezt a megközelítést ültette át a táplálkozó egyedek különböző táplálékfoltok közötti és a foltokon belüli eloszlására. Ebben az esetben az ideális azt jelenti, hogy minden egyed nyeresége (pl. a felvett E -mennyiség) ugyanakkora kell, hogy legyen a folton belül. A szabad eloszlás pedig arra vonatkozik, hogy az egyedek szabadon dönthetnek, hogy melyik foltban szeretnének táplálkozni.

Az IFD feltételezi, hogy az egyedek ismerik a foltok elhelyezkedését és a minőségüket (pl. az elérhető táplálék mennyiségét). Nézzünk meg két alapesetet a foltok minőségét tekintve. Az egyik esetben legyen két olyan foltunk, ahol megegyezik a táplálék mennyisége, a másik esetben két olyan foltot, ahol eltérő a két folt minősége. Legyenek ezek a foltok egy városi parkban és vizsgáljuk meg, hogy 10 táplálkozó szándékozó balkáni gerle (*Streptopelia decaocto*) hogyan foglalja el a foltokat



16.TA12/1. ábra. Nyeresség grafikonok a balkáni gerlek ideális szabad eloszlása esetében. A gerlek szabadon választhatnak a két táplálékfolt közül, és ideális esetben minden egyednek a nyeresége minden lépéspár (1-2, 3-4, ...) után ugyanakkora lesz. A számok a tíz gerle foltokba való megérkezésének sorrendjét jelölik (a) két megegyező minőségű foltban (5-5 letelepedő egyed), illetve (b) együttesen ábrázolt két eltérő minőségű foltban (4 és 6 egyed). További magyarázat a szövegben.

ideális szabad eloszlást feltételezve (16.TA12/1. ábra). A két megegyező minőségű foltnál az egyik szabadon választott foltban leszáll egy gerle táplálkozni, ezzel csökken a folt minősége (vagyis a táplálék mennyisége), ezért a második gerle szintén szabadon választva a gerlét még nem tartalmazó foltban száll le, mert annak a táplálékmenyisége még nagyobb. A gerle elkezdi táplálkozni, így ennek a foltnak a minősége is lecsökken a másik folt szintjére. A két gerle nyeresége elméletileg megegyezik (ideális a nyereség eloszlása).

A harmadik gerle

szintén szabadon választhat a két, most már egy-egy gerlét tartalmazó folt közül. Bármelyikbe leszállhat táplálkozni, amelyikbe leszáll, annak a minősége csökken. A többi gerle az előzőekben leírtakhoz hasonlóan választ a foltok között. Amikor mind a tíz gerle táplálkozik, akkor az IDF azt jósolja, hogy mindkét foltban öt-öt gerle lesz.

Két eltérő minőségű folt esetén (16.TA12/1b. ábra) az első gerle a gazdagabb foltban kezd táplálkozni, ahogy a második is, hiszen még ekkor is nagyobb a nyeresége, mintha egyedül lenne a rosszabb foltban. A harmadik gerle szabadon dönthet, hogy a gazdagabb foltban lévő két gerlehez csatlakozik, vagy a még gerlét nem tartalmazó szegényebb foltban fog táplálkozni. Az egy gerlére eső nyereség a gazdag foltban ugyanannyi, mint a szegényebb foltban az egy gerlére jutó. Ha a harmadik gerle csatlakozik a többiekhez, akkor a negyedik gerle a modell szerint a még gerlét nem tartalmazó szegényebb foltba fog leszállni, mert így nagyobb lesz a nyeresége, mintha a többiekhez csatlakozna. A modell szerint a többi gerle pedig váltakozva foglalja el a két foltot. A végeredmény, hogy a gazdag foltban hat, a szegényben négy gerle táplálkozik, és mind a tíz gerlének a nyeresége (táplálékfelvételi rátája) megegyezik.

16.TA13 CSOPORTOS TÁPLÁLKOZÁS: KERESŐK ÉS POTYÁZÓK

Az IFD feltételei gyakran nem teljesülnek a természetben, mivel a csoport tagjai nem ismerik a táplálékfoltok helyét, sem azok minőségét. A csoport egyedeinek keresni kell a foltokat.

Ha egy egyed talál egy foltot, akkor ez az információ gyorsan eljut minden egyedhez, és azok is a foltban kezdenek táplálékot keresni, vagyis verseny alakul ki az egyedek között. A verseny lehet küzdő (contest), amikor a domináns egyed igyekszik kiszorítani a többieket, kialakulhat azonban tolongásos (scramble) verseny is. Ilyenkor az egyedek a lehető leggyorsabban igyekeznek táplálkozni, hogy a készlet minél nagyobb részét fogyaszthassák el.

A csoportos keresésnél az információ megosztásának egyik lehetősége, hogy minden egyed keres, és közben figyel a többiekre is, hogy találtak-e táplálékfoltot. A másik lehetőség, hogy egyesek keresnek, mások meg, a potyázók, figyelik a keresőket, és amelyik kereső talál egy foltot, ahhoz csatlakoznak. A potyázás háttérben környezeti (pl. a magas fűben egyes seregélyegyedek nem tudnak észrevenni) és kognitív (feltételezik, hogy az egyed egyidejűleg nem képes két dologra koncentrálni) kényszerek állhatnak.

Az első esetben, ha valamelyik egyed talál egy foltot, akkor a többiek azonnal csatlakoznak hozzá, így növelhetik az *E*-nyereségüket. A nem-csatlakozásból nem származik az egyednek előnye. A második esetben először arról dönt az egyed, hogy kereső vagy potyázó lesz. Ez függ attól, hogy a csoport mekkora része keres már táplálékot. Ha sokan keresnek, akkor a potyázás a kifizetődőbb, ha kevesen, akkor a keresés az ökonomikusabb választás. A kereső/potyázó viselkedés frekvenciától függő nyeresége evolúciós játékelméleti modellek (13.TA13) kialakítására inspirálta a kutatókat (Barnard és Sibly 1981). A kereső stratégia nyeresége mérsékelten nagyobb, ha a potyázók gyakoriak a csoportban, és jóval kisebb, ha kevés a potyázó (a nyereség negatívan függ a saját stratégia gyakoriságától). A stratégiai játék háttérét a 16.TA13/1. ábra mutatja be. A potyázó stratégia egyedül soha nem lehet egy evolúciósan stabilis stratégia (ESS, 13.TA13), mert akkor az összes egyed csak várna (és közben éhezne), hogy egy nem létező keresőegyed táplálékfoltot találjon. De a tiszta kereső stratégia sem lehet önállóan evolúciósan stabilis, mert akkor a csoport ki lenne téve néhány invazív potyázó megjelenésének. Mivel a kevés potyázó jobban érvényesül (nyereségük nagyobb), mint a keresőké, ezért a potyázás hamar elterjedne a csoportban. Ez kétféle módon történhet, lokális adaptációval vagy viselkedési plaszticitással.

Az első esetben a stratégia öröklődik, és a természetes szelekció hatására generációról



16.TA13/1. ábra. A kereső és potyázó stratégiák egy egyedre eső nyeresége a csoportban előforduló arányuk függvényében. Ha kevés potyázó van a csoportban, akkor a nyereségük nagyobb a keresőkénél, ha nő az arányuk, akkor csökken a nyereségük. A csak keresőkből álló csoportban elérhető nyereséghez képest a vegyes stratégiájú csoportban a potyázók arányának növekedésével a keresők nyeresége (piros vonal) csökken. Egy adott kereső/potyázó aránynál a két stratégia nyeresége megegyezik (evolúciósan stabil [ESS] kereső/potyázó arány).

generációra kiválogatódnak a nagyobb rátermettségű (potyázó) egyedek. Ha a potyázók száma túl magas, csökken a nyereségük. A második esetben a plasztikus viselkedés teszi lehetővé, hogy a keresők potyázásra váltsanak. Mindkét esetben idővel kialakul egy olyan potyázó/kereső arány, ahol a két stratégia nyeresége ugyanannyi lesz. A stratégiák között lokális adaptációval evolúciósan is stabil egyensúly alakulhat ki (polimorf ESS). Az egyedek viselkedésének részletes elemzése viszont azt mutatták, hogy a lokális adaptáció helyett valószínűbb a fenotípusos plaszticitás útján kialakuló stabil potyázó/kereső arány (Giraldeau 2008).

A korai statikus modelleken túllépve Barta és Giraldeau (2000) egy állapotfüggő dinamikus modellt (state dependent dynamic model, SDDM) fejlesztett ki, hogy a pillanatnyi *E*-tartalék kombinálása a predációs kockázattal a napi aktivitás során milyen táplálkozási stratégia-váltásokat eredményezhet. A modell predikciói szerint a kisebb energiával rendelkező egyedek a keresés kezdetén a potyázást preferálják, a későbbi napszakokban inkább keresővé válnak. Intuitíve várható módon bőséges *E*-elérhetőségnél kifizetődőbb a potyázás. A predációs kockázat nem befolyásolta lényegesen a potyázó stratégia gyakoriságát. Lendvai és mtsai (2004) csoportosan táplálkozó házi verebekkel (*Passer domesticus*) kísérletesen tesztelték az SDDM predikcióit. Rőpdékben, egyes egyedeknél, az éjszakai pihenés alatt, mesterseges szél alkalmazásával növelték az *E*-felhasználást. A kisebb *E*-tartalékkal rendelkező verebek másnap, az első táplálkozási lehetőségek során gyakrabban alkalmazták a potyázó viselkedést, mint a nagyobb *E*-tartalékkal rendelkező fajtársaik.

Barta és mtsai (2004) mezei verebekkel (*Passer montanus*) végzett szabadföldi kísérletekben a biztonságot nyújtó rejték hely (bokor) és a táplálkozási hely (etető) közötti távolságot változtatták, így keresték a választ a prédává válás keresést módosító hatására. Minél távolabb volt az etető, annál nagyobb volt a predációs kockázat. A veszély növekedésével jelentősen nőtt a potyázó viselkedést mutató egyedek aránya, ugyanakkor a csoportban nem nőtt a predátor figyelésére fordított idő, mely előnyként kompenzálhatta volna a nagyobb predációs veszélyből eredő hátrányt.



16/27. kép. Mezei veréb (*Passer montanus*, Passeridae)
Fotó: Török János

Úgy tűnik, hogy a kereső/potyázó viselkedés alkalmazása nem az egyedek közötti konzisztens kognitív képességek különbségéből ered, hanem inkább az egyedek viselkedési flexibilitásával kapcsolatos (Reichert és mtsai 2021). A korábbi elképzelések a tanulási folyamat szerepét inkább a sikeres keresővé válásban látták. Reicherték klasszikus laboratóriumi táplálékkeresési kísérletekkel kimutatták, hogy a szén- és kék cinege egyedek tanulják a potyázást is. A potyázás sikeressége az idővel (a próbálkozások számával) egyenesen arányosan nő. A ritkábban potyázó cinegékhez képest azok az egyedek,

melyek rászoktak a potyázásra, hosszabb idő alatt sajátítják el, hogy etetőjükből táplálkozzanak, vagyis keresőkké váljanak. A korábbi vizsgálatok szerint (Cauchoix és mtsai 2018) a potyázás és a sikeres keresés időben ismétlődő (repetábilis) viselkedés az egyedeknél. Reicherték kísérletében az egyedek potyázási viselkedése nem volt repetábilis, nagy varianciát mutatott, viszont a sikeres keresés megtanulásának képessége konzisztens maradt az időben és a különböző környezetekben. Reicherték kísérleti rendszerében a potyázás ritka viselkedés volt, valószínűleg azért, mert a táplálékot rejtő etetők megtanulásának költsége alacsony lehetett a potyázás költségéhez képest. Előbbit támasztja alá, hogy az egyedek rövid idő alatt megtanulták a jutalmazó etetők használatát, az utóbbira pedig az utal, hogy hosszabb ideig tartott megtanulni, hogy mikor és melyik etetőnél potyázhatnak. Ettől eltekintve a flexibilis táplálékkeresési taktikák alkalmazása jelentősen befolyásolhatja az egyedek rátermettségét és így a populációdinamikai jellemzőket. A kérdés csak az, hogy a laboratóriumban, esetleg szabadföldi kísérletekben megfigyelt költség/nyereség viszonyok mennyire egyeznek a természetes élőhelyeken tapasztalható viszonyokkal.

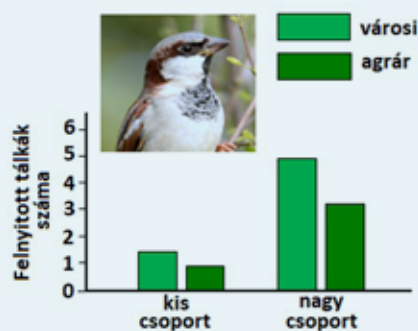
16.TA14 „TÖBB SZEM TÖBBET LÁT”: INNOVÁCIÓ A TÁPLÁLÉKKERESÉSBEN

A csoportos táplálékkeresésnek könnyen értelmezhető előnyei és hátrányai is vannak. Minél nagyobb a táplálékkereső csoport annál erősebb lehet a csoporton belüli verseny a készletekért, a pihenőhelyekért. A ragadozók is bizonyítottan hamarabb észreveszik a nagyobb csoportokat. A csoportban könnyebben terjedhetnek a paraziták és a betegségek is. Ugyanakkor előnyként jelentkezik, hogy előbb észrevehetik a ragadozókat annak ellenére, hogy a ragadozók figyelésére egyedenként kevesebb időt kell fordítani és az egy egyedre eső predációs kockázat csökken. Ha éppen emlős ragadozók csoportosulásáról van szó, akkor nőhet a vadászási hatékonyság, nagyobb méretű táplálékot is elejthetnek, ha többen alkotnak egy csoportot. A csoport tagjai hatékony viselkedési technikákat tanulhatnak egymástól, és a csoport információcentrumként is funkcionálhat, így a tagok információt szerezhetnek a táplálékban gazdag foltokról. Különösen az új, még ismeretlen feladatok megoldásánál a csoportban élő egyedek előnyben lehetnek a magányosan kereső egyedekkel szemben. A nagyobb csoportokban nagyobb valószínűséggel vannak jobb problémamegoldó vagy gyakorlottabb egyedek, melyektől a szociális tanulás révén a többiek is elsajátíthatják a megoldásokat.

Liker és Bókony (2009) kísérletesen vizsgálták házi verebeknél (*Passer domesticus*) a csoportnagyság szerepét a váratlan, új táplálkozási helyzetek megoldásában. 24 városi és 32 mezőgazdasági területekről származó, rőpdékben tartott verebet hét kétfős és hét hatfős csoportra osztottak. Videofelvételek elemzésével vizsgálták, hogy mely csoportok és azokon belül mely egyedek, mennyi idő alatt fedezték fel, hogy az átlátszó műanyaggal letakart etetőtálkából hogyan tudnak táplálékhoz jutni. A nagyobb csoportok sokkal sikeresebbek voltak a problémamegoldásban, mint a kisebbek,

és függetlenül a csoportmérettől a városi madarak több lefedett tálkát nyitottak ki, mint az agrárterületről származó fajtársaik. A nagyobb csoportokban a verebek hosszabb ideig táplálkoztak (egy egyedre vonatkoztatva), többször próbálkoztak a tálkák kinyitásával, több tálkát nyitottak ki, és az első tálka kinyitása sokkal korábban történt (16.TA14/1. ábra), mint a kétfős csoportokban kereső verebeknél. A városi madarakból álló csoportokban több tálkát nyitó egyed volt, mint az agrárterületekről származó verebeknél. Ugyanakkor a kísérlet indításától az első próbálkozásig eltelt idő nem különbözött a csoportok között, valamint az egyedek nem mutattak eltérő reakciót az új, ismeretlen objektumok iránt (neofóbia teszt).

Liker és Bókony (2009) megvizsgálták az alternatív hipotéziseket (nagyobb csoportok problémamegoldó képessége azért



16.TA14/1. ábra. A nagy, 6 madárból álló csoportokban táplálkozó házi verebek (*Passer domesticus*) sikeresebbek voltak a problémamegoldásban, mint a kis, 2 madárból álló csoportban keresők. Mindkét csoportban a városiak sikeresebben oldották meg a feladatot, mint az agrár területeken élők. A laboratóriumi vizsgálatok szerint a nagyobb csoportok egyedei átlagosan több tálkáról távolították el a műanyag fedőszerkezetet, hogy hozzájussanak a táplálékhoz. Az oszlopok a felnyitott tálkák átlagos számát mutatják [Liker és Bókony (2009) nyomán módosítva]. Fotó: Csörgő Tibor

jobb, mert az egyedek egymást motiválják, kevésbé félnek az idegen tárgyaktól, vagy mert védettebbek a ragadozók támadásától) is, de mindegyiket megcáfolták. Szerintük a nagyobb csoportok azért hatékonyabbak az új problémák megoldásában, mert különböző viselkedésű egyedekből állnak, melyek között nagyobb valószínűséggel lehet legalább egy innovatív egyed, amely gyorsan és hatékonyan oldhatja meg az addig még nem ismert, új feladatot. A házi veréknél a hatfős csoportok tízszer hatékonyabbnak bizonyultak a kétfős csoportoknál. Az innovatív egyedek növelik a csoport hatékonyságát például a táplálék megkeresésében, ráadásul a csoport más tagjai gyorsan megtanulhatják a problémamegoldási módozatokat. A vizsgálat arra is rávilágított, hogy az erősebb emberi behatás alatt lévő környezetben, a városokban a verebek innovatívabbak, mint a vidéken élő fajtársaik.

16.TA15 AZ OPTIMÁLIS KERESÉSI MODELLEK KRITIKÁJA

Az optimális kereső stratégiák esetében feltételezik, hogy az élőlények a jelenlegi környezetükhöz adaptálódtak. Az első tesztek szerint az egyszerű, korai (determinisztikus) modellek predikciói legfeljebb laboratóriumi körülmények között érvényesülnek, a

természetes élőhelyeken végzett vizsgálatokban az állatok viselkedése nem modellezhető ezzel a megközelítéssel. Ennek talán legfontosabb akadálya, hogy a predikciók „minden-vagy-semmi” alapon kezelik a predátor táplálékspecializációját. Később „finomították” a korai modelleket (Stephens és Krebs 1987, McNamara és Houston 1985), így olyan tesztelhető predikciókat állíthattak fel, amelyekkel jobban lehetett megjósolni az állatok viselkedését természetes körülmények között.

Alapvető probléma, hogy mi a teendő, ha az állatok nem úgy viselkednek, ahogy a modell jósolja. Ilyenkor először arra kell gondolnunk, hogy nem a modell rossz, hanem az általunk szabott feltételek nem megfelelőek a viselkedés szempontjából. Az egyik lehetőség, hogy a „currency” (az a **közös nevező**, mértékegység, aminek segítségével összehasonlíthatók a különböző változók) nem megfelelő, például nem táplálékmenyiségben, hanem energiában kell számolnunk a kiadás-hozson egyenleget, a másik lehetőség, hogy a kényszerfeltételek nem megfelelőek.

A legtöbb evolúcióbiológus szerint a természetes szelekció „hozott anyagból” dolgozik, iránya nem lehet bármilyen. A már meglévő genetikai változatosság, valamint a filogenetikai, az ontogenetikai és egyéb környezeti kényszerek együttesen adják a lehetőséget, melyen a szelektív erők munkálkodhatnak. Az optimális táplálékkereső modellek többsége nem képes a fenti problémák (kényszerek) együttes kezelésére. Pierce és Olsson (1987) szerint csak „időpocsékolás” az optimális táplálékkeresési modellekkel foglalkozni.

Alighogy elterjedtek az optimalizációs modellek Gould és Lewontin (1979) megkérdőjelezték a funkcionalitás és az optimalitás szükségességét az evolúciós mintázatok értelmezésekor. Gouldék alternatív nézeteit követően pro (Parker és Maynard-Smith 1990) és kontra (Zach és Smith 1980) is tanulmányok sora elemezte az optimalizációs modellek használhatóságát. A támadó kritikák számos hiányosságot említenek, közülük három pontot emelünk ki.

4. A véletlen folyamatok gyakran fontosabbak az evolúcióban, mint a legtöbbször optimalizációs folyamatnak tekintett természetes szelekció.
5. A molekuláris variációk többsége neutrális mutáció, amit a természetes szelekció nem stabilizál.
6. A nem prediktálható események hatása is fontos lehet az evolúciós változásokban.

A fentiekén kívül azért is bírálják az optimalizációs megközelítést, mert az a vizsgálandó szervezetet részekre (különálló viselkedésekre) bontja, és csak egy-egy viselkedés (pl csak a táplálékkeresés) szelektív nyomásra kialakult adaptációját nézi, a szervezet egészének evolúciós változása helyett. Mások a „tökéletes adaptáció” meglétét kérdőjelezzik meg.

Pyke (2019) szerint viszont az OFT (Optimal Foraging Theory) megjelenése óta folyamatosan erősödő, fontos és jelenleg is élő elmélet, ami bizonyítja használhatóságát a táplálékkeresési viselkedés leírásában még akkor is, ha a megfigyelések és kísérletek eredményei csupán kvalitatív egyezéseket mutatnak az elmélet predikcióival.

Populációs kölcsönhatások evolúciója

17.1 Bevezetés	412
17.1.1 Miért koevolúció?	414
17.1.2 Mikor koevolúció?	415
17.1.2.1 A fajok közötti kölcsönhatásokkal foglalkozó elméletek	417
1A. <i>Sensu stricto</i> koevolúció (reciprok adaptáció) (Thompson 1994)	417
1B. Szekvenciális (követő) evolúció/kolonizáció (Jermy 1976, 1984, 1993)	417
2A. „Megszökés-és-radiáció típusú koevolúció” (Thompson 1994)	418
2B. Diffúz koevolúció (Fox 1981)	418
17.2 Elemi populációs kölcsönhatások evolúciója	419
17.2.1 Interspecifikus verseny	420
17.2.2 Ragadozó–zsákmány kapcsolat	421
17.2.3 Parazita–gazda kapcsolat	422
17.2.4 Kölcsönösség (mutualizmus)	425
17.2.5 Herbivor–növény kapcsolat	425
17.2.5.1 Gerinces herbivorok	426
17.2.5.2 Gerinctelen herbivorok	426
17.3 Közösségszintű kapcsolatok evolúciója	426
17.4 Emberi populációk	427
Támogató anyagok	
17.TA1 Kölcsönösségi kapcsolatok evolúciója	428
17.TA1.1 Pollináció	428
17.TA1.2 Mimikri	432
17.TA2 Antagonisztikus kapcsolatok evolúciója	434
17.TA2.1 A herbivor rovarok és a növények kapcsolatának evolúciója	434
17.TA3 Koevolúciós modellek	436

17.1 BEVEZETÉS

Valamennyi populációs kölcsönhatás (ragadozás, herbivoria, parazitizmus, interspecifikus verseny, kölcsönösség és védekezés az elfogyasztás ellen) felvetheti a kérdést, hogy vajon a kapcsolatban résztvevő partnerek befolyásolják-e egymás evolúcióját? Amennyiben a válasz igen, hogyan zajlik ez az egymásra hatás. Milyen tér–idő léptékek mentén és szerveződési szinteken történik mindez? Ugyanaz-e a folyamat molekuláris, populációs, közösségi vagy akár a bioszféra szintjén? Szimmetrikus vagy aszimmetrikus-e az evolúciós kölcsönhatás? Van-e kapcsolata az evolúciós eseményeknek a specializációval vagy a fajképződéssel (speciációval)? Ezekre a kérdésekre az evolúció egy speciális területének, a **koevolúciónak** a vizsgálatával kísérhetünk meg választ adni.

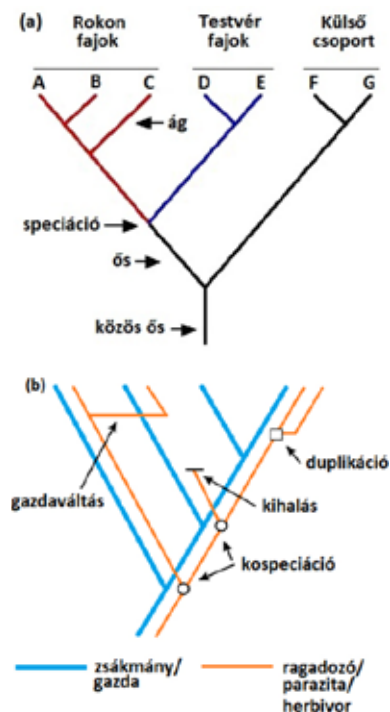
A koevolúció koncepcióját Flor (1956) fogalmazta meg először a természetben (Linum) és kórokozója (len roszdagomba) genetikai kapcsolatának vizsgálata során, és egy obligát parazita és gazdája közötti mikroevolúciós (allélgyakoróság változással összefüggő) **reciprok** kölcsönhatásként értelmezte. A koevolúció kifejezést Mode (1958) használta elsőként erre a kapcsolatra. Feltételezték, hogy a parazita virulenciájának növekedésére a gazda ellenálló képességének változásával válaszol („gén–génért” elmélet). A kölcsönhatások szorossága alapján felvetődött, hogy fajok evolúciója is haladhat ezen az úton. Így a fogalmat nem sokkal később Ehrlich és Raven (1964) **olyan fajszintű evolúciós kapcsolatokra alkalmazta, amelyekben (állításuk szerint) a résztvevő partnerek kölcsönös szelekciós hatása által okozott fajképződés zajlott.** Itt érdemes megjegyezni, hogy a koevolúcióval foglalkozó irodalomban napjainkban is bőséggel fellelhető fogalmi zavarokat egyrészt a mikro- és makroevolúciós szintek összekeverése okozza, másrészt az, hogy valójában mi tekinthető koevolúciónak (lásd alább). Ezeket a kérdéseket Jermy (1984, 1993), Futuyma (2000), Agosta (2006), de Vienne és mtsai (2013) és mások nyomán tárgyaljuk.

- A koevolúció **mikroevolúciós szinten** olyan **reciprok kölcsönhatás**, amelyben az egyik (vagy több) résztvevő hatására a másik (vagy több) résztvevőben válasz keletkezik, majd ez ismét visszahat az első résztvevőre. Az események generációs időléptéken zajlanak. Az allélgyakoróságokban jelentkező változás a már meglévő tulajdonságok felerősödésével jár, azonban **nincs fajképződés**, csak **koadaptáció** történik (Brooks és McLennan 1991). Az ilyen folyamatra a „**fegyverkezési verseny**” (arms race) kifejezést is használják, ami a két résztvevő folyamatos támadási és védekezési képességeinek „fejlesztésére” utal. Például az afrikai szavannákon élő *Acacia drepanolobium* fák tövisdenzitása növekedik a gerinces herbivorok táplálkozása következtében, ami annak újabb táplálkozását ugyan megnehezíti, de a herbivornak ezzel meg kell küzdenie; a ragadozó gyorsabb futásra szelektálja a zsákmányállatot, azonban a ragadozónak is gyorsabban kell futnia, ha zsákmányt akar szerezni; a mikroparazita növeli a gazda

immunválaszainak változatosságát, amelynek leküzdésére neki is változnia szükséges. Ezek azonban nem eredményeznek új fajokat, hanem olyan mikroevolúciós változásokat jelentenek, mint amelyeket például a COVID-19 vírusmutánsok esetében jelentkeztek a fertőzőképesség tekintetében.

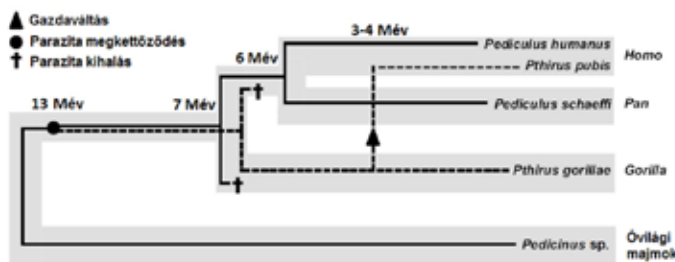
- az előbbivel ellentétben a **kospeciáció** (kladogenezis, kofilogenezis) során egy vagy több faj kölcsönös egymásra hatás formájában vesz részt **fajképződési (makroevolúciós) eseményben**, amely fogyasztó és fogyasztott között, pollinátor és növény között, vagy versengő fajok között zajlik. Az utóbbira példa a Galápagos-szigeteken élő Darwin-pintyek, vagy az afrikai nagy tavakban élő bölcsőszájú halak radiációja. A pintyek radiációja a forráslimitáltság által előállt interspecifikus verseny eredménye lehet, azonban újabb vizsgálatok (de León és mtsai 2014) azt mutatták ki, hogy bár több faj egymással átfedő táplálékforráson él (bizonyos

értelemben generalista és opportunist), ugyanakkor rendelkezik a morfológiájának legjobban megfelelő „privát” táplálékkal is. Feltételezések szerint az ismert fügefajok (*Ficus* spp.) kb. 50%-a egyidejűleg kodiverzifikálódott beporzódarazsaikkal (Agaonidae) (Cruaud és mtsai 2012). Ezekben az esetekben a filogenetikai kapcsolat fajszerint egymásnak megfelelő (☞ kongruens) ☞ kladogramban jelenik meg. A probléma azonban az, hogy az ilyen kladogramok meglepően ritkák. A **kladogram** a taxonok filogenetikai rokonsági viszonyainak a rajza (17/1a. ábra), mely feltünteti az evolúciós eseményeket (17/1b. ábra). De a tükörszimmetrikus filogenetikai fa (17/4. ábra) sem bizonyíték a kospeciációra, mert ilyen vagy annak hiányát többféle esemény is eredményezhet (de Vienne és mtsai 2007). Filogenetikai egyezés keletkezhet



17/1. ábra. (a) Kladogram részei. A Külső csoport egy közös őstől származó monofiletikus eredetű távoli rokon fajt vagy fajokat jelent, amely(ek) referenciaként szolgál(nak) a vizsgálatban. A, B és C fajok egy kladuszt alkotnak, melynek – a közös ős alapján – testvér fajai D és E. (b) Evolúciós események [A (b) ábra Page és mtsai (1998) nyomán módosítva].

koevolúció nélkül és fordítva, a koevolúciós folyamat nem szükségszerűen eredményez kongruens fát (Poissot 2015). Például, vikáriáns fajok allopatrikus speciációval filogenetikailag hasonló fákat hozhatnak létre és nyilvánvaló, hogy nincs kölcsönhatás közöttük. Megegyező fákat inkább a kospeciáció, nem megegyezőket pedig gazdaváltás (egy másfajú gazdára költözés), filogenetikai vonalak kihalása, paraziták fajképződése a gazdafajon belül, gazdafaj képződése parazita faj speciációja nélkül stb. hozhat létre. Az utóbbiak egy részét mutatja be egyetlen kapcsolatrendszerben a 17/2. ábra.



17/2. ábra. A főemlősök egyik ectoparazita csoportjának, a tetveknek és gazdáiknak nem megegyező (inkongruens) kladogramja, amely a fákat nem szemben, hanem egymásra fektetve ábrázolja. Több olyan esemény, amely egy kladogramot nemmegegyezővé tesz, megtalálható ezen. A körülbelül 13 millió éve (Mév) szétvált *Gorilla* és csimpánzok+ember vonalakon parazita kettőződés (fekete pont) és kihalás (kereszt) jelentkezett. Ennek során a tetvek egyik vonala megtelepedett a gorillán, de erre nem volt képes a másik két fajon. Fordítva is megtörtént, a csimpánzokon és emberen már jelen lévő fajok nem telepedtek meg a gorillán. Ugyanakkor, kb. 3-4 M évvel ezelőtt a gorillán élő faj átváltott a *Homo* vonalra (nyílhegy és szaggatott vonal) és ott megtelepedve, új fajként ma, mint lapostetű ismert [Reed és mtsai (2007) nyomán módosítva].

A szakirodalomban a koadaptációra és kospeciációra gyakran ugyanazt a „koevolúció” kifejezést használják, pedig tartalma a kontextustól függ. Emiatt minden esetben alaposan meg kell vizsgálni, hogy az adott témában milyen értelemben alkalmazzák. Például a valódi gazda–parazita kapcsolatok tárgyalásakor gyakori, hogy azokat koevolúcióként és egyben kospeciációként határozzák meg, holott a változások sokszor csak az egyik félre, a parazitára vonatkoznak, vagyis a viszonyuk aszimmetrikus, emiatt eleve nem lehet szó kospeciációról (kivéve, ha parallel speciációról van szó, lásd alább). A keveredés oka részben az, hogy a **mikro- és makroevolúciós** változások összefüggenek, alapjuk közös, ellenben arról, hogy a mikroevolúciós változásokból miként keletkezik makroevolúciós esemény, jelenleg nincs egyértelmű válasz.

A makroevolúciós változások alapjául a fajok közötti kölcsönhatásokat és azoknak a **fenotípusos diverzitásra** gyakorolt hatását tekintik. Ebben jelentős szerepet tulajdonítanak a viselkedési kölcsönhatásoknak, majd az ezuton keletkezett fenotípusos diverzitásra ható különböző erősségű szelekciónak, amely divergenciát okozhat a filogenetikai fákon (Harmon és mtsai 2019, Medina és mtsai 2020). Ehhez természetesen olyan genetikai háttér szükséges, amely a

tulajdonság-evolúcióból eredő eltéréseket rögzíti. Ilyen lehet az ún. **genetikai akkomodáció** (West-Eberhard 2005), ami azt jelenti, hogy a környezeti hatások (egy herbivor rovar számára a tápnövény a szűkebb értelemben vett környezet) és populációs kölcsönhatások (pl. interspecifikus verseny) eredményeként megjelenő fenotípusok „visszaíródnak” a genomba. Korábban a makroevolúciót jelentős adaptív változásokkal azonosították és a gyorsabb, „fluktuáló” evolúciós változásokat zajnak tekintették. Napjainkra megváltozott a felfogás és azt gondolják, hogy a mikro- és makroevolúció közötti különbség az, hogy ha azok a faktorok, melyek az evolúciós változást okozzák fluktuálnak (azaz egyszer egyik, másszor másik irányba változnak), akkor mikroevolúcióról van szó; ha pedig fokozatosan és tartósan egy irányba hatnak, ekkor makroevolúcióról. Tehát nem az esemény ökológiai jelentősége dönti el az evolúció jellegét (Carroll és mtsai 2007).

Bár a részleteket mellőzzük, szeretnénk felhívni a figyelmet fontos, a genetikai háttérrel érintő új eredményekre, amely a kölcsönhatások evolúciójának értelmezését valószínűleg meg fogják változtatni. Ez a genomikai „visszaírás” (transzkripció) rendkívül széles hatókörre. Amit a fogyasztó (herbivor), a növény vagy patogén egy adott fenotípus esetében „tapasztal”, az a genom meghatározott részét aktiválja vagy a konkrét hatás szerint módosítja. Például

- az *Oedalus asiaticus* sáscafaj génexpressziója megváltozott különféle táplálékok esetén és a nem kedvelt táplálék több transzkripciós változást eredményezett (Huang és mtsai 2017);
- két szeszkviterpén szintáz mennyisége megnövekedett a *Pinus sylvestris* olyan ágrészein, amelyekre a levéldarázs (*Diprion pini*, Tenthredinidae) tojásokat rakott, és hozzá ezek az anyagok parazitoidokat is vonzottak (Köpke és mtsai 2008);
- az intracelluláris bakteriális fitoplazma egyaránt megbetegít növényt és rovarot és a gazdaváltást jelentős gén-expresszió változással éri el (Oshima és mtsai 2011);
- fokozott transzkripciós aktivitás tapasztalható generalista herbivor rovaroknál, specialistákkal összehasonlítva, ami egy új tápnövény elfogyasztását teszi lehetővé (Birnbauer és Abbot 2020);
- a specialista leánder levéltetű (*Aphis nerii*) a növényi toxinok ellensúlyozásához specialista gének aktivitását növeli (Birnbauer és mtsai 2017);
- az orosz búza-levéltetű *Diuraphis noxia* szelektíve „leszabályozza” bizonyos, a tápnövénye fotoszintézissel kapcsolatos génjeinek aktivitását (Botha 2013);
- a szélesen polifág zöld őszibarack levéltetű (*Myzus persicae*) nagyfokú transzkripciós plaszticitása lehetővé teszi a növényfajok széles körén való táplálkozást (Mathers és mtsai 2017). A felsoroltak érthetőbbé teszik a mikroevolúciós változások mibenlétét és talán makroevolúciós folyamatok alapját is jelenthetik.

A számtalan probléma és ellentmondás közepette a téma népszerűsége a koevolúció fogalom megjelenése óta töretlen, használata általánossá vált, annak ellenére is, hogy sok korábban klasszikus koevolúciós példa részletesebb, például a mai molekuláris módszerekkel való újbóli vizsgálata, a korábbiaktól eltérő eredményt adott. Ehrlich és Raven (1964) cikkének megjelenése után 50 évvel végzett irodalmi értékelés (Carmona és mtsai 2015) nemcsak azt jelezte, hogy a fogalom általános, konkrét összefüggés nélküli használata jóval kiterjedtebb, mint a szoros értelemben való tárgyalás, hanem a következőket állapította meg: „... a valóság az, hogy csekély bizonyíték támasztja alá azt a nézetet, hogy a természetben gyakori a reciprok természetes szelekció és a koadaptáció”. Ezt is figyelembe véve, érdemes a témát áttekinteni.

A továbbiakban azon állítást vizsgáljuk, mely szerint **kölcsönhatásban** élő fajok evolúciója a kölcsönhatás eredménye. Kiemeljük, hogy a koevolúciót kizárólag ökológiai szempontok [tolerancia, védelem, ellenálló képesség, ráfordítás–megtérülés, „megszökés” (lásd alább) stb.] alapján tárgyaljuk, de nem térünk ki a genetikai és populációgenetikai magyarázó mechanizmusokra. Pusztán azt feltételezzük, hogy a kapcsolat valamennyi résztvevője rendelkezik **genetikai változékonysággal**, mely egy adott szelekciós rendszerben allélgyakorisági változásokhoz vezet. Az elméletet magát és annak fejlődését elsősorban a növényevő rovarok és tápnövények kapcsolatán keresztül mutatjuk be, mert történetileg is ebben gyökerezik, továbbá, mert ezen a területen áll rendelkezésre a legtöbb információ. Manapság fellelhetők olyan vélemények is, melyek az élővilág evolúciója fő hajtóerejének a **parazitákkal** való kapcsolatot tekintik (pl. Krings és mtsai 2012). Ez természetesen túlzás, de az nem tagadható, hogy a parazitákkal fennálló hosszú kapcsolat, különösen a mikro-paraziták szelekciós hatása az élővilágra, igen jelentős és új evolúciós innovációk forrása.

17.1.1 Miért koevolúció?

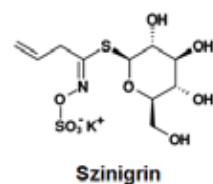
A szóban lévő ko(=együtt) kiemeli, hogy két vagy több populáció szoros evolúciós kölcsönhatásáról van szó. Bár a fejezetben a **populációs-** és e feletti szerveződési szinteket érintő koevolúcióval foglalkozunk, érdemes megjegyezni, hogy molekuláris- (Corbi és mtsai 2012), sejt- (Margulis 1996), vagy intrapopuláció-szintű (pl. szexuális vonatkozású, Arnqvist és Rowe 2002) koevolúció is lehetséges. De még ezeket is figyelembe véve, valójában a kérdéskör csak **közösségökológiai** szinten vizsgálható, mert minden élőlényre egy sereg különböző előjelű és erősségű hatás irányul. A populációk közötti kölcsönhatások jelentőségére utalnak olyan túlzónak tűnő állítások, mint „a koevolúció végső soron a földi fajgazdagság létrehozója” (Thompson 1994, Rausher 2001). Megjegyezzük, hogy ellentétben ezekkel, több tanulmány a földtörténeti korokban lezajlott klimatikus események miatti diverzitás változásokat tartja fontosabbnak (pl. Winkler és mtsai 2009), ami mögött a

niche differenciáción alapuló ökológiai specializáció lehetőségét feltételezik.

Nem túlzás, ha a koevolúció szó használatát nem is, de tartalmát már a XIX. század közepén–végén Darwin, Bates, Müller, Wallace, van Beneden és mások természetrajzi megfigyeléseivel hozzuk összefüggésbe. Számtalan tapasztalat jelzett szoros populációs kapcsolatokat (pl. pollináció, mimikri, a mutualizmus más formái) és hívta fel a figyelmet egy közös vonásukra, a **specializációra**. A forrásokra való specializáció, akár előnyök, akár evolúciós kényszerek következtében, uralkodó vonása a szervezeteknek. Például a csaknem 1 millió leírt rovarfaj kb. 42%-a herbivor. Ezek nyolc rendben találhatók és kb. 70%-uk specialista (10/11. ábra). Milyen okból „kényszerülnek” specializációra a fajok? A specializáció egyfelől előnyt, nagyobb hatékonyságot jelenthet, például másodlagos növényi anyagcseretermékek (MNA-k, 10. fejezet) kezelésében (Futuyma 1991), másfelől kényszert, mert a specializált fajok saját evolúciós múltjuk „foglyai” (Futuyma 1983) abban az értelemben, hogy specializáltságuk esetleg csak korlátozott lehetőséget ad további evolúcióra. Azonban egy sor más tényező is kialakíthat specializációt: verseny a forrásokért, predátorok elkerülése, az információfeldolgozás képességének korlátoltsága (Bernays 2001), az élőhely azonosításának alacsonyabb költsége, fajtárs hatékonyabb megtalálása és genetikailag meghatározott negatív korrelációk az életmenet komponensekben különböző élőhelyeken stb. De vannak olyan ökológiai tényezők is, melyek a generalista stratégiát segítik elő: ilyenek a ritka, vagy nem prediktálható élőhelyfoltok, vagy a nélkülözhetetlen tápanyagok igénye, melyek csak széles táplálék bázison szerezhetők meg. A specializáció gazda(növény) váltást is jelenthet, mely új faj keletkezéséhez vezethet. Miért releváns a specializáció kérdése a témánkhoz?

Ehrlich és Raven (1964) a koevolúció folyamatát rovarok és tápnövények közötti evolúciós kapcsolat megjelölésére alkalmazta. Munkájuk érvényességét a későbbiekben kiterjesztették további populációs interakciókra és szerveződési szintekre. Ehrlich és Raven öt nappali lepkesalád és tápnövények viszonyát vizsgálta. Taxonómiai ismeretek és a természetes tápnövényekre vonatkozó irodalmi adatok alapján (ekkor még nem álltak rendelkezésre molekuláris genetikai módszerek) azt a mintázatot találták, hogy

– alcsalád-szinten – sok rokon lepkefaj hernyója táplálkozik egymással rokonságban lévő tápnövényeken. A kapcsolatok alapja a tápnövények biokémiai hasonlósága, olyan közös vegyületek, melyek jelzik a lepke számára a növényfaj alkalmasságát. Például a fehérlepkék (Pieridae) családjában a mérsékelt égövben honos, szorosabb értelemben vett, fehérlepkék keresztesvirágú (Cruciferae) fajokon élnek, a rokon trópusi fajok pedig a káprifélék (Capparidaceae) családjának fajain. Bár mindkét család a keresztesvirágúak (Brassicales) rendjébe tartozik, a család-szintű



17/1. kép. Szinigrin, a keresztesvirágú növényfajokban gyakran előforduló glükoszínolát (kén- és nitrogéntartalmú glükózhoz kötött vegyület)

különbségek ellenére a közös növényi anyagok (glükozinolátok, pl. szinigrin) iránti preferencia és tolerancia összekapcsolják a lepkefajokat. Természetesen sok, a képbe nem illeszkedő eset is mutatkozott, de a megállapítás trendjele igaznak látszott. A növényi eredetű kémiai anyagok jelentőségének felismerésében fontos szerepet játszott egy közlemény (Fraenkel 1959), amely az MNA-k létokának a herbivor rovarok elleni védelmet nevezte meg. Ezzel Ehrlich és Raven egy olyan közös alapot talált a rovar és növényi filogenetikai rokonsági viszonyok egymásmellette rendelkezésére, amely felvetette azt a kérdést, hogy vajon a közel rokon lepkefajok ugyancsak közel rokon növényfajokon **evolválódtak-e?** És fordítva, lehetséges-e az, hogy a nevezett rovarcsoportok befolyásolták azoknak a növénytaxonoknak az evolúcióját (speciációját), melyeken éltek? A szerzők a kospeciáció tényét ugyan explicite sohasem állították, ennek ellenére ezen a szinten ezek jogos felvetések voltak. Ennek alapján megfogalmaztak egy általános hipotézist, mely szerint **a zárva-termők fajképződésének** (diverzifikálódásának) **hajtóereje a velük nagyjából egy időben diverzifikálódott herbivor rovarfajok voltak.** Ez a folyamat kb. 120 millió évvel ezelőtt, a kréta időszakban indult el, amikor a virágos növények hatalmas fajgazdagsága először tapasztalható.

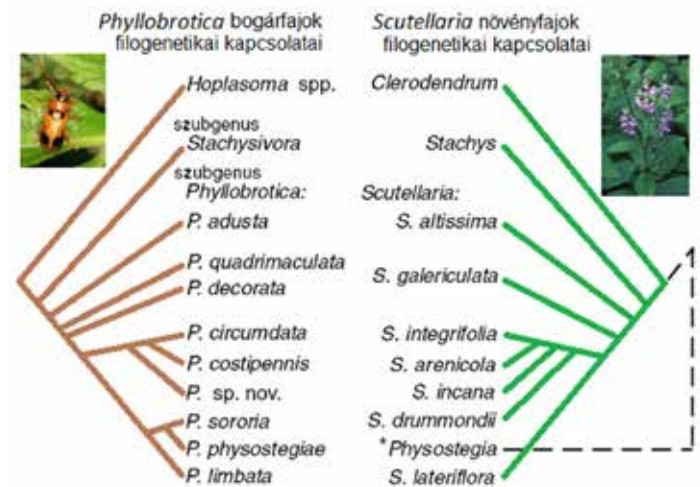
A fenti leírás alapján a kapcsolatban résztvevő fajúrok **reciprok szelekciós** folyamatban koadaptációt mutattak, mégis Ehrlich és Raven koevolúciós elmélete szerint az eredmény **kospeciáció**, melynek során a rokon növényfajok evolúciója rokon növényfajokat, és a rajtuk élő rokon rovarfajok evolúciója újabb rokon rovarfajokat eredményez. A kapcsolatot „Ariadnéfonalát” a MNA-k jelentik, melyek „segítségével” a herbivor rovarok eljutnak a rokon növényfajokhoz. Az már a 10. fejezetben kiderült, hogy az MNA-k védelmi funkciót tölthetnek be a nem adaptálódott herbivorok ellen, ugyanakkor jelzőanyagok az adaptáltak számára. Az elmélet szerint előnyös mutációk birtokában a növények ún. **kulcsinnovációkhoz** jutottak, például addig nem létezett, vagy bonyolultabb vegyületeket termeltek, melyek jelentősen akadályozták elfogyasztásukat és időlegesen teljesen mentessé tették őket a herbivor rovaroktól. Ilyen, filogenetikai szempontból nézve, egyre fokozottabb biokémiai komplexitást mutatnak például az ernyősök (Apiaceae) családjába tartozó fajokban előforduló furanokumarinok (Berenbaum és



17/2. kép. Fototoxikus furanokumarinok, amelyek az Apiaceae családban elterjedtek

Feeny 1981), vagy a selyemkórófélékre (Asclepiadaceae) jellemző kardenolidok (Agrawal és Fishbein 2008). Ezek által a növények egy ún. **adaptív zónába** kerültek, melyben robbanásszerű fajképződés játszódhatott le, mert ott megszűnt a rovarok szelekciós nyomása („ellenségtől mentes állapotba” jutottak, 12.5.4) és a növények közötti verseny is mérséklődött. Az új kémiai arzenáljuk ui. nemcsak a korábbi herbivor rovaroktól tették mentessé, hanem más növényfajokkal a pollinációban, forrásokért folyó versengésben is előnyökhöz juttatták őket. Mindezt egy

kladogramon feltüntetve, újabb el- vagy leágazásokat kapunk. A herbivormentesség azonban csak egy ideig tartott, mert mutációk vagy gazdaváltás eredményeként a rovarok is kulcsinnovációkra tettek szert és esetükben is ugyanaz a folyamat játszódott le. Az adaptív zónában új herbivor fajok jelentek meg, melyek nemcsak az eddig kezelhetetlen növényi anyagok lebontására és ezzel az új növényfajokon való szétterjedésre voltak képesek, hanem egyúttal a versenytárs fajoktól is megszabadultak. Vegyük azonban észre, hogy az elmélet szerint a növényi fajképződés megelőzi a rovarokét és nem az utóbbiak hatására következnek be, hanem a herbivor rovar-mentes adaptív zónában, tehát jelentős aszinkronia van a két csoport evolúciójában, sőt a speciációk nem kölcsönhatások eredményei! Amennyiben a rokonsági viszonyokat szorosan követik, vagyis páros (pairwise) és lépésenkénti (stepwise) koevolúció zajlik, akkor részleges vagy teljesen megfeleltethető kladogramok keletkeznek (17/3. ábra). Ez az eredeti elmélet utólag ún. „**megszökés-és-radiáció**”-nak elnevezett változata (Thompson 1999a). A fent leírtakból az is kitűnik, hogy a két részvevő evolúciója egymástól elválik, és a rovarok nagyrészt követik a növények evolúcióját.



17/3. ábra. A *Phyllobrotica* (Chrysomelidae) bogárfajok és *Scutellaria* (Lamiaceae) tápnövény fajaik kladogramja, mely a parallel kospeciáció példája. Az ábra jobb oldali részén látható szaggatott vonal a *Clerodendrum* genus fölött jelöli ki a *Physostegia* genus helyét, azonban a bogár rokonság „kedvéért” itt helyezték el. Ha a *Clerodendrum* genus felett lenne, akkor egy átlós vonal kapcsolná össze a *Phyllobrotica physostegiae* bogárfajjal. Ebből is látható, hogy a kongruencia nem tökéletes [Farrell és Mitter (1990) nyomán módosítva].

17.1.2 Mikor koevolúció?

Amint az a fentiekből kitűnik, Ehrlich és Raven hipotézise herbivor rovarok és tápnövényeik evolúciós viszonyára vonatkozott. A gondolatmenet azonban bármely kapcsolattípusra érvényes lehet. A publikációt követő években pontosan ez történt. A koevolúció kifejezés szómágiává vált. Egy csapásra mindenben és mindenhol koevolúciót véltek felfedezni filogenetikai, korrelatív vagy kísérletes eredmények hiányában is.

A koevolúció mintegy az élővilág szervező erejeként jelent meg, a „minden mindennel koevolvál” értelemben (pl. Lenton és mtsai 2004). [Elvont, filozofikus érvelésként az utóbbi állítás nem is tagadható, mert az élőlények és forrásaik kapcsolata igen szoros és közösségi szinten zajlik. Ellenben a feladat az lenne, hogy a fenti állítást ne tekintsük magától értetődőnek, hanem az egyes kapcsolattípusokat megvizsgálva, meggyőző érveket vonulassunk fel a koevolúció létének vagy hiányának bizonyítására.] A koevolúció túlzottan általánosított használata miatt, amely kiüresíti a fogalmat, hamarosan nemcsak magát az elméletet, hanem kritikátlan alkalmazását, például az adaptáció azonosítását a koevolúcióval, is bírálták (Janzen 1980). Így például az a tény, hogy egy herbivor képes lebontani a növényi táplálékában előforduló allelokemikáliákat, semmi esetre sem bizonyul koevolúciónak. A sokak által koevolúciónak tartott példákra ezért több esetben azt szeretnénk bizonyítani, hogy méltán nem azok.

Ehrlich és Raven elmélete nem zárta ki a „**fegyverkezési verseny**” (arms race, warfare) folyamatában, **koadaptációk** sorozatával zajló „**filogenetikai nyomkövetést**”, amely szintén a résztvevők rokonsági viszonyainak megfelelően (ebben az esetben **parallel**) kongruens kladogramot eredményezhet. Kongruens kladogram véletlenül is létrejöhet (bár ennek rendkívül kicsi az esélye), ezért önmagában ez még nem bizonyítja a kospeciációt. De fordítva is igaz, koevolúció történhet úgy, hogy azt a kladogram nem tükrözi. A kongruens kladogram azért sem lehet kritérium, mert bár a filogenetikai fák a DNS esetenként igen jelentős méretű régióján alapulhatnak, azonban mégsem biztos, hogy a fajok történetét tükrözik. A **szoros értelemben vett** (*sensu stricto*) koevolúció azonban nem különböztethető meg a **követő** (szekvenciális) **evolúció** folyamatától (Jermy (1984). Ez utóbbi egyáltalán nem feltételez koevolúciót, nem foglal magában reciprocitást és nem azonos a filogenetikai nyomkövetéssel, hanem „csak” a forrás (= növényfajok) követését jelenti (lásd alább).

A nagy kérdés az, hogy egy faj esetében felfedezett adaptív jelleget tekinthetjük-e automatikusan a vele kapcsolatban lévő faj szelekciós hatása eredményének, mint ahogy a 17/3. ábrán bemutatott kapcsolatot értelmezik? Az irodalomban gyakran találkozhatunk a „kospeciáció” kifejezéssel, amely ezt sugallja. Azonban De Vienne és mtsai (2013) szerint a kongruens filogenetikai fák alapján állított kospeciációs kapcsolatok közül mindössze 7% valószínűsíthető koevolúciónak. A probléma egy mégoly tökéletesen kongruens kladogram esetében is abban áll, hogy ilyen **szekvenciális evolúcióval** (Jermy 1976, 1984, 1993) is keletkezhet úgy, hogy a szétváló gazdafajokat, például egy parazita–gazda kapcsolatban, a paraziták csak követik gazdáikat. Az utóbbiak speciációját geográfiai események (Croizat és mtsai 1974) és nem a gazdával való kölcsönhatás határozza meg. Vagyis, nem befolyásolták egymás fajképződését. Tehát a koevolúció kifejezést valójában az adaptáció szinonimjaként értelmezik (pl. szőrözöttség megnövekedése a herbivor rovarfaj táplálkozása következtében). A félreértések elkerülésére Janzen (1980) valamint Futuyma és Slatkin (1983) azt javasolták, hogy

a koevolúció fogalmát a **reciprok adaptáció** kifejezésre kellene korlátozni, amit így definiáltak: **olyan evolúciós változás egy fajban, melyet evolúciós változás követ egy másikban a közöttük fennálló kölcsönhatás következtében mindkettőjükön jelentkező természetes szelekció eredményeként.** Általában az ilyen változások a „fajon belül maradnak” (azaz nem kísérik speciációk, csak allélgyakoriság változásokat jelentenek), de esetenként olyan mértékben hatnak a kapcsolatra, hogy fajképződés történhet. Ezzel lényegében egy szélesebb értelmű (*sensu lato*) felfogás felé tettek lépést. Így például a költésparazitizmusban a tojásszín evolválódása és a gazda tojásszín vagy -mintázatfelismerő képességének javulása a gazda és a költésparazita antagonisztikus koadaptációját jelenti (Yang és mtsai 2010), melynek során nem történik speciáció. Azt is figyelembe kell venni, hogy egyes kapcsolattípusok (pl. parazita–gazda, interspecifikus verseny) elősegítik, mások gátolják (pl. mutualizmus) a koevolúciós diverzifikációt (Yoder és Nuismer 2010).

Evolúciós kísérleteket elsősorban rövid generációidejű fajokkal (pl. mikrobákkal, levéltetvekkel) érdemes végezni. A hosszú generációs idejű fajok kapcsolatának vizsgálatakor az eredmények túlnyomó része korrelatív, azonban ezek is alapot adnak hipotézisek felállítására és így a tudományos gondolkodás kiinduló pontjai. Berenbaum és Zangerl (1992) a következő feltételek teljesülése esetén tartja valószínűnek az evolúciós egymásrahatást két populáció (pl. növény–növényevő) kapcsolatában:

- a növényi kémiai tulajdonságoknak mérhető variációja legyen,
- a variáció mögött genetikai meghatározottság álljon,
- a kémiai tulajdonságok variációja felelős legyen a növényi ellenálló képesség variációjáért,
- az ellenálló képességben megjelenő variáció megfeleljen a növényi rátermettségben mutatkozó variációnak,
- a herbivorok eltérően reagáljanak a növényi rezisztenciára, illetve a kémiai anyagokban mutatkozó variációra,
- a herbivorok differenciális válaszai mögött genetikai háttér legyen,
- a genetikailag megalapozott herbivor válaszok biztosítsák a különböző herbivor genotípusok eltérő rátermettségét.

A felsoroltakat minden egyes kapcsolatpár vizsgálatakor bizonyítani kellene. A növényi vegyületek ún. **védelmi szindrómát** jelentenek, melyben több tucat, néha több ezer anyag vesz részt, továbbá fizikai és fiziológiai sajátosságok (pl. időbeli késleltettség a válaszban) is szerepelnek. A fontosnak tűnő anyagok minőségét és mennyiségét a rokon növényfajokban is meg kell határozni, hogy a válaszok teljes körét megismerjük. Természetes környezetben és kísérletesen végzett megfigyelések és kísérletek szükségesek a herbivor fajok tápnövény használatáról, hogy csak a legfontosabbakat említsük. Speciális problémát jelent a két résztvevő **nem azonos sebességű evolúciója**, mely a genetikai háttér sajátosságait tükrözheti, valamint az életciklusok időtartama [lásd alább, a 17.1.2.1 (1A) pontban ismertetett tasakospatkány–szörtetű példát]. A szörtetvek

nukleotid szubsztitúciója háromszor gyorsabb volt, mint a gazdáké (Hafner és mtsai 1994). A sebesség nagymértékű eltérése a kladogramok meg nem felelésének (inkongruenciájának) lehet az egyik oka, melyeket a modern molekuláris módszerekkel létrehozott filogenetikai fákban tapasztalunk még azokban az esetekben is, ahol a kapcsolat jellege miatt szoros, párhuzamos kladogramokat várnánk (pl. parazita–gazda kapcsolat). De gondolhatunk a nagyságrendekkel hosszabb generációs időkkel rendelkező fajokra, míg a rajtuk élő holociklikusan fejlődő levéltetűfaj egy ivaros és kb. 10 ivartalan generációt hoz létre egyetlen vegetációs időszakban. Bár a nemzedékek gyorsabb váltása, megfelelő genetikai variáció mellett az utóbbiak számára adhat nagyobb esélyt új sajátosságok szelekciójára, újabb vizsgálatok (Philippe és mtsai 2009) feltételezik, hogy bizonyos fehérjék gyors evolúciója tart lépést a herbivor rovarok rövidebb generációs idejével (15. fejezet).

A „gyermekbetegségek” egy részét kinőve, a koevolúciós elmélet vizsgálatának egy új szakasza kezdődött a modern **molekuláris genetikai** technikák alkalmazásával. A filogenetikai összefüggések feltárása megbízhatóbbá vált és az evolúciós kapcsolatok időtartamát is sikerült meghatározni.

17.1.2.1 A fajok közötti kölcsönhatásokkal foglalkozó elméletek

Összefoglalva az Ehrlich és Raven (1964) cikk megjelenése óta eltelt időszak általánosítható eredményeit, a következő elméleteket és az illusztrációjukra szolgáló négy kladogram típust ismerjük (Rausher 1992, Thompson 1999b, Labandeira 2002 és mások). Ezek alapvetően két csoportba sorolhatók. Az elsőbe a szoros értelemben vett (*sensu stricto*) koevolúció és a szekvenciális (követő) kolonizáció tartozik. Az utóbbi kifejezés azért jogos, mert a növényi vonalakra való utólagos rátelepülésről van szó. A másodikba az Ehrlich és Raven által eredetileg leírt változat és a diffúz koevolúció.

1A. *Sensu stricto* koevolúció (reciprok adaptáció)

(Thompson 1994)

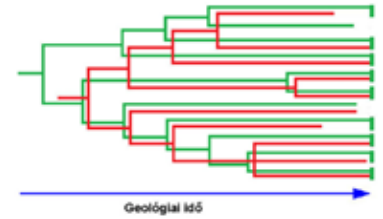
Ebben az esetben a résztvevők kapcsolata lehet (a) **mikroevolúciós koadaptáció** (reciprok adaptáció) vagy (b) **makroevolúciós kospeciáció**, bár az utóbbi nagyon ritka és csak kevés példát ismerünk. Az (a) mikroevolúciós folyamatban **visszacsatolás működik** és a résztvevők folyamatosan válaszolnak az egymást ért hatásokra. A résztvevők filogenetikai fája elvileg megegyezhet (17/4a. ábra), de ez önmagában még nem bizonyíték a koevolúcióra. A folyamatban különböző fokú koadaptáció jelentkezik, mely az ún. „**fegyverkezési verseny**” formájában zajlik, és jelentős divergenciához vezethet a feleknél (erre utal a „reciprok” jelző). A különféle típusú kapcsolatokban ilyen jellegű változások lehetnek a megnövekedett futási sebesség a ragadozás elkerülésére, az erőteljesebb immunválasz a parazita leküzdésére, a fokozott MNA-k termelése a herbivor táplálkozásának megakadályozására, és viszontválaszok az előbbiek kivédésére. Az *Urtica dioica* csalánszöveinek (15/12.

kép) denzitása növekedik gerinces herbivorok ismételt legelésének hatására. A (b) makroevolúciós kospeciációs változatot szokták **parallel evolúciónak** is nevezni, amely során egyidejű speciáció történik két résztvevőnél, azonban azt **nem koevolúciós visszacsatolás hozza létre** (Labandeira 2002). Sokkal valószínűbb magyarázat, hogy az egyik fél autonóm speciációjával együtt jár a másiké is. Ilyen a gazdafajok és parazitáik együttes változása, például a tasakospatkányfajok és szórtetvek obligát kapcsolatában. A *Thomomys* genustól elváló 13 új tasakospatkányfaj „vitte magával” a szórtetveket,

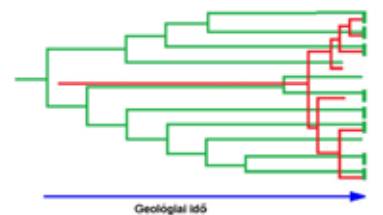
amelyek szintén új fajkká izolálódtak a tasakospatkányfajokon. (De nincsenek érvek arra, hogy a tasakospatkányok speciációját a szórtetvek eredményezték.) A trópusi fügefajok és beporzó darazsai kospeciációja is valószínűleg ide tartozik (17.TA1), ami viszont már bonyolultabb rendszer. Az irodalom mindkét típust koevolúciónak nevezi.

1B. Szekvenciális (követő) evolúció/kolonizáció (Jermy 1976, 1984, 1993)

Az elmélet szerint a növényi evolúció – makroevolúciós szinten – megelőzi a herbivor rovarokét. A növények hatalmas és változatos forrást biztosítanak a herbivor rovarok radiációjához, ellenben az utóbbiak nem befolyásolják a növények makroevolúcióját. A kapcsolat alapját a rovarok táplálékpreferenciájának evolúciója jelenti, vagyis ebben az értelemben a **növényi vegyületek evolúcióját** követik. Ma nemcsak a növényi speciáció okait látjuk más tényezőkben (fizikai/klimatikus tényezők, interspecifikus hibridizáció, poliploidizáció, pollinátor preferencia stb.), hanem a legtöbb növény–rovar kapcsolatban az sem bizonyított, hogy ténylegesen gyakoroltak-e a résztvevők szelekciós hatást egymásra. Mivel a rovarok utólag telepednek rá a növényfajokra, a követő evolúció kladogramjai nem tükröznek olyan mértékű párhuzamosságot, mint a parallel evolúció esetében. Nem szükségszerű, hogy a rovarok valamennyi növényi filogenetikai vonalat elfoglalják, mert a gazdanövények kolonizációja ún. **gazdaváltással**



17/4a. ábra. A koevolúció szoros értelemben vett (*sensu stricto*) folyamata. Egyaránt jelenthet reciprok „fegyverkezési versenyt”, mikroevolúciós (koadaptációs), vagy makroevolúciós (kospeciációs) folyamatot. Egyes vonalak az evolúciós időben kihalnak, a vastagabb függőleges zöld szakaszok a jelen időszakot jelölik. A zöld vonalak a növény-, a piros vonalak a rovarfajokat jelentik [Labandeira (2002) nyomán módosítva].



17/4b. ábra. Jermy (1984) szekvenciális evolúciós elmélete szerint keletkező kladogram. (A további magyarázatokat lásd a 17/4a. ábrán.) [Labandeira (2002) nyomán módosítva].

(host-shift) vagy véletlen módon is történhet. Ennek ellenére ritka kivételként előfordulhat megegyezés 1A-val, bár a háttér folyamatok alapvetően eltérnek. A **szekvenciális evolúció** fontos elkülönítő jegei: nem történik reciprok kölcsönhatás; a ragadozó, parazita vagy herbivor nem azonos evolúciós időben és nem szükségszerűen parallel követi a



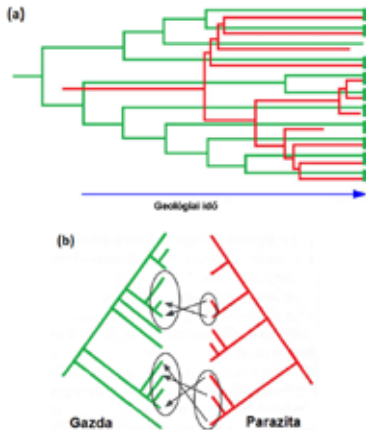
17/3. kép. A furanokumarinokhoz adaptálódott *Depressaria pastinacella* (Elachistidae) hernyója © Tarmo Lampinen

zsákmány, gazda vagy tápnövény evolúcióját; a speciáció az előbbiektől **független** hatásokra következik be, azaz ún. **belső diverzifikációs ráta** eredménye (Schoonhoven és mtsai 1998, 17/4b. ábra). A herbivor rovarok és tápnövényeik kapcsolatának túlnyomó többsége ide sorolható, ilyen például a *Depressaria* genusba tartozó molylepkék és a pasztinák (*Pastinaca sativa*) kapcsolata (Berenbaum és Passoa 1999).



17/4. kép. Pasztinák (*Pastinaca sativa*, Apiaceae) © Johann Georg Sturm, 1796

2A. „Mogszökés-és-radiáció típusú koevolúció” (Thompson 1994)



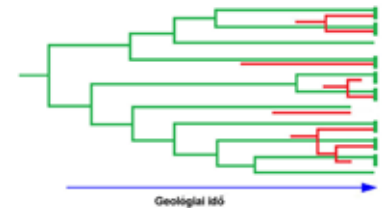
17/4c. ábra. (a) Ehrlich és Raven (1964) leírása alapján elképzelt „mogszökés-és-radiáció” (kospeciációs) változatának kladogramja. (A további magyarázatokat lásd a 17/5a. ábrán.) [Labandeira (2002) nyomán módosítva]. (b) Ugyanennek egy általánosított változata, amelyen jól látható, hogy – a hasonló filogenetikai fák ellenére –, az új fajokra való rátelepedés gazdaváltásokkal (nyilak jelzik) valósul meg [Thompson (1999a) nyomán módosítva].

Ez a modell Ehrlich és Raven (1964) leírása alapján rekonstruált folyamat, amely azt állítja, hogy az adaptív zónában fajképződésen (speciáción) átment zsákmány-, gazda- vagy növényfajokra bizonyos idő múltával rátelepednek a korábbiakkal rokon ragadozó-, parazita- vagy herbivorfajok. Ebben az esetben közvetlen reciprok szelekció nem történik, mert a növényi fajképződés a fogyasztó populációktól megszabadulva, egy fogyasztómentes **adaptív zónában** zajlott le, és a későbbiek során, az új növényfajokon robbanásszerű fajképződéssel (lényegében gazdaváltással) szétterjedő rovarfaj(ok) sem azonos(ak) a korábbiakkal. Vagyis pulzáló

fajképződési szakaszok váltakoznak koadaptációs (mikroevolúciós) időszakokkal. Ezért koevolúciónak sem nevezhető. Ez a folyamat nem is képezhet kongruens kladogramokat (17/4c. ábra). Egyesek (Fordyce 2010) ezt a folyamatot szélsőségesen aszimmetrikusnak tartják, mert amíg a növények „mogszökése” csak kisebb, az őket követő rovarradiáció jóval nagyobb diverzifikációval jár. Példa: *Tetraopes* cincérfaj (10/23. kép) és az *Asclepias* növényfajok, vagy a már említett *Phyllobrotica* és *Scutellaria* kapcsolata.

2B. Diffúz koevolúció (Fox 1981)

Bármely zsákmány-, gazda- vagy növényfaj valamilyen közösség tagja és sok fajjal van kapcsolata. A **közösség szintjén** zajló „fegyverkezési verseny” a diffúz koevolúció. Feltételezés szerint az egyik fajban beálló változások más fajokra gyakorolnak hatást, például egy növény ellenálló képessége több herbivor fajt is érinthet mikroevolúciós szinten. Azonban különböző ragadozó-, parazita- vagy herbivorfajok ellentétes irányú és eltérő intenzitású szelekciót gyakorolhatnak táplálékukra. Gondoljunk például a pollináció során a növényekkel kapcsolatba kerülő számtalan szervezetre. Egyesek specifikusan kötődnek növényfajokhoz, mások (a túlnyomó többség) opportunistá viráglátogatók. A hatás folytonos, és ha a növény nem specializálódik egyetlen pollinátorra, nagyobb evolúciós változások nem várhatóak (13. fejezet). Az egyirányú diffúz koevolúció kialakulását akadályozzák a többféle szinten és léptéken egyidejűleg és ellentétes irányban zajló, eltérő erősségű szelekciós események. Kladogramja, mely nem tipikusan kongruens, a 17/4d. ábrán látható, megjelenhet parallel vagy szekvenciális evolúció formájában. Bizonyos esélye lehet a diffúz koevolúciónak abban az esetben, ha mind a növények, mind pedig a beporzó szervezetek (pl. csöves pártájú fajok és kolibrik) guildeket alkotnak és a kapcsolatrendszerben bármely faj képes a beporzásra (Howe és Westley 1988).



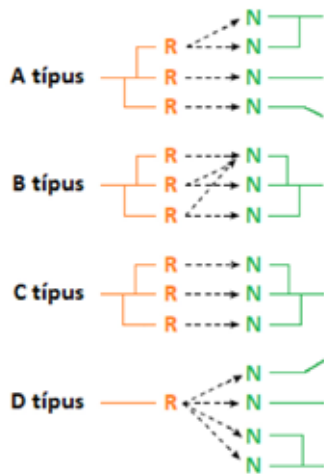
17/4d. ábra. Fox (1981) által posztulált diffúz koevolúció folyamatának kladogramja. (A további magyarázatokat lásd a 17/4a. ábrán.) [Labandeira (2002) nyomán módosítva].

Felhívjuk a figyelmet arra – elsősorban az ábrák alapján –, hogy valamennyi fent bemutatott típus a kapcsolatban lévő szervezeteket közös őstől kiindulva jeleníti meg, ami nem szükségszerű. Mi több, a növény–herbivor rovar viszonyban a túlnyomó többséget nem rokon növényfajokon élő rokon rovarfajok képezik (17/5. ábra, A típus) ami eleve inkongruens kladogramokat eredményez, mert gazdaváltások uralják ezeket az



17/5. kép. Pókhálós moly (*Yponomeuta* sp., Yponomeutidae) © Hectonichus

eseteket. Ennek iskolapéldája a pókhálós molyok (*Yponomeuta*, Lepidoptera) 14 szorosán rokon és szűken specialista fajai, melyek három növényrendbe tartozó, négy növénycsalád tagjain élnek (Menken 1996).



17/5. ábra. A herbivor rovarok és tápnövényeik trofikus kapcsolatában elkülöníthető kladogramok, amelyek tükrözik az uralkodó specializáltságot is. A típus = közel rokon rovarfajok oligo- vagy monofágként élnek filogenetikailag távoli növényfajokon, amelyekre esetenként gazdaváltással jutnak. Ez a típus a leggyakoribb. B típus = közel rokon rovarfajok élnek oligo- (ritkán monofágként) közel rokon növényfajokon, kongruens kladogramot létrehozva. Kevésbé gyakori. C típus = közel rokon rovarfajok közel rokon növényfajokon élnek. Ritka eset. D típus = polifág fajok filogenetikailag távoli növényfajokon élnek. Kevésbé gyakori, mint ahogy a polifágfajok száma is jóval alacsonyabb az oligofágokéhoz hasonlítva. R = rovar, N = növény [Jermy (1984) nyomán módosítva].

különböztet meg. Az előbbieken reciprok koadaptáció és esetleg kospeciáció is történik. Egy példa közérthetőbbé teszi gondolatmenetét. A keresztcsőrű (*Loxia curvirostra*) fajkomplex tagjai az USA Sziklás-hegységében honos *Pinus contorta* fenyőfaj magjait fogyasztják. A magvakat a zárt tobozokból szedik ki. Kedvelik az idősebb tobozokat, a kisebb és vékonyabb tobozpikkelyű faegyedeket és ahol a magtömeg/toboztömeg arány magas. Azokon az élőhelyeken, ahol a kanadai vörös mókus (*Tamiasciurus hudsonicus*) is jelen van, a toboztömeg növekedése miatt a magtömeg/



17/6. kép. Keresztcsőrű (*Loxia curvirostra*, Fringillidae) © Elaine R. Wilson

toboztömeg arány kisebb lesz. A mókus szelekciós hatása miatt a fenyőtobozok pikkelyvastagsága növekedik, a magvak hozzáférhetősége pedig csökken. Itt a madarak csak nehezen képesek a robusztussá vált tobozokból a magvakat kiszedni. Így ezek az élőhelyek a KGME szempontjából „hideg” foltok, mert a keresztcsőrűfajok/alfajok pusztán adaptálódnak a mókus által „fenntartott” helyzethez, azaz nincs koevolúció (valójában koadaptáció) a fenyő és a keresztcsőrűek között. Másutt, ahol a *Tamiasciurus* nincs jelen, ott a szerzők szerint van ilyen kapcsolat a madarak és a fenyő között. Ezekben a „forró” foltokban a fenyő stabilizáló szelekció formájában alakítja a keresztcsőrűek csőralakját, illetve annak robusztusságát, adott csőrméretet eredményezve, amellyel sikeresen nyitják ki a tobozokat. A fenyőre gyakorolt direkcionális szelekció a madarak részéről – a generációs idők különbsége következtében – jelentős késleltetéssel, a fenyőtobozok és pikkelyeik nagyobb mérete, a magtömeg/toboztömeg kisebb aránya felé halad, mert ezekkel a tulajdonságokkal rendelkező faegyedek rátermettsége nagyobb (Benkman és mtsai 2003). A fent leírtak tükrében ez reciprok koadaptációnak minősül.



17/7. kép. Kanadai vörös mókus (*Tamiasciurus hudsonicus*, Sciuridae) © Cephas

17.2 ELEMI POPULÁCIÓS KÖLCSÖNHATÁSOK EVOLÚCIÓJA

Néhány példán keresztül röviden foglalkoznunk kell az elméleti és tapasztalati eredményekkel, melyek a különböző élőlénycsoportokban és a teljes földi biótában kialakult fajgazdagságot (biodiverzitást) magyarázzák. (Lásd ezt a témát részletesen a 26. és 27. fejezetekben.)

A fajgazdagság alapvető okai, a kérdéssel foglalkozó hatalmas irodalom ellenére, a mai napig nem ismertek kellően. A meglehetősen szélsőséges becslések alapján közölt jelenleg élő fajok száma (18.1.2) valószínűleg csak töredéke annak, ami a Föld története során létezhetett. Becslések szerint a valaha élt fajok >99%-a mára kipusztult. A paleontológiai adatok alapján feltételezhető, hogy a biológiai diverzitás növekedése, a fajképződés, nem egyenletes folyamatban, hanem hosszú fajképződésben szegény **statikus** (sztázis), és rövid, de **robbanásszerű** (pontozott) fajképző szakaszok váltogatásával zajlott. A DNS-szintű szubsztitúciók kb. 22%-a bizonyult pontozott evolúciós eredetűnek. Továbbá, a pontozott evolúciós epizódok legalább kétszer gyakoribbak a növények és a gombák, mint az állatfajok esetében (Pagel és mtsai 2006).

A napjainkban még megfigyelhető fajgazdagságnak számtalan oka lehetséges. Az egész biótára ugyan megadható egy átlagos **fajképződési ráta**, azonban figyelembe véve, hogy egyes taxonok sokkal inkább **hajlamosak fajképzésre**

(speciózusabbak), mint más élőlény csoportok, a biológiai sokféleség egyik alapvető oka egy magasabb **belső diverzifikációs ráta** lehet, vagyis egy olyan hajlam (képesség), amely mutációk alapján gyakoribb fajképződést jelent és, amely autonóm folyamat, a genom sajátossága (Jermy 1993). Ez az ún. **standard evolúciós elmélet** (SET) alapja (Wray és mtsai 2014), amely éles ellentétben áll a **kiterjesztett evolúciós szintézis** (EES) felfogásával (Laland és mtsai 2014), mely szerint a SET a következményekkel foglalkozik, az ESS pedig azokkal a következményekkel, amelyek egyben okokká válnak. Ilyenek a fenotípusos plaszticitás vagy epigenetikus tényezők. Ezek megtalálják az utat a DNS expresszió megváltoztatásához. (Lásd West-Eberhard, Jablonka és mások munkáit.)

De ugyanilyen módon különbözhet az egyes taxonokban a **kihalási ráta** is, többek között az ún. **filogenetikai niche konzervativizmus** (21.3.1.3) következtében, amely a niche-sajátosságok megtartását jelenti a fajképződés során (pl. Crisp és Cook 2012). Ez evolúciós időben tekintve akár hátrányt is jelenthet. Ugyanennek rövidtávú változata az **ökológiai niche konzervativizmus**, amikor számottevő niche differenciáció nem jelentkezik a speciációs folyamatokban. Az ökológiai telítettség hipotézis (May 1981) szerint nagyjából mindig azonos számú niche állt rendelkezésre, ezért egy új faj egy másik kompetitív kizárásával jelenhetett meg. Ez megváltoztatja ugyan a fajösszetételt, de a biodiverzitást nem növeli. Ezzel ellentétben, az **expandáló, kiterjedő források hipotézise** (Whittaker 1977) azt állítja, hogy – elsősorban a növényi architektúrális komplexitás növekedése következtében (legalább is a herbivor rovarok vonatkozásában) – folytonosan új diverzifikációs utak nyílhattak. Egy korábban többé-kevésbé fenotípusosan egységes populációban, a földrajzi gátak következtében, **allopatrikus**, vagy a szexuális szelekció, gazdaváltás, forrásversengés és más okok miatt **szimpatrikus** fajképződés mehet végbe. Nevezetes példa a kelet-afrikai nagy tavakban jelenleg is zajló szimpatrikus speciáció a bölcsőszájú halfajok (Cichlidae-család) között (23. TA13/2. ábra). A három nagy tóban (Tanganyika, Viktória és Malawi) 200, 500 és 700-1000 faj is jelen lehet. Speciációjuk alapvetően **reproduktív izoláció** következménye (Turner 1999), amely természetesen niche differenciációval is együtt járhat. A speciáció során az adaptív radiáció folyamatában testvérfajok koegzisztenciája valósul meg, lásd például a Darwin-pintyeket. A speciáció általában **specializációhoz** vezet, elsősorban annak szimpatrikus változatában.

A koevolúciónak tekintett folyamatok értelmezésekor további problémák merülnek fel. A tradicionálisan különféle kapcsolattípusokba sorolt populációs interakciók csak ritkán teljesítik a merev osztályozásokat. Nagy részük aszimmetrikus a résztvevő populációk hozzájárulása tekintetében, ezért az esetek nagyobb részében nem várhatunk kiegyensúlyozott szelekciós folyamatokat. Vagyis a populációk nem egyenrangú felek a kapcsolatban. Továbbá, a kapcsolatok intenzitása és jellege is változik tér–idő viszonylatban. Egy adott lépték mellett erőteljes kölcsönhatásokat, más léptéken gyengébbeket tapasztalhatunk,

melyek mögött sokszor a populációk foltos eloszlása áll (Levin 1992, 8. fejezet).

Az alább ismertetésre kerülő kapcsolatalemzések eredménye alapján keletkezett filogenetikai fák túlnyomó többsége irodalmi adatok, morfológiai és taxonómiai ismeretek és fitokémiai analízisek alapján készült. Némelyik pontosításra került és egyúttal újabbakkal. Sarkalatos kérdés, hogy a populációs interakciók kladogramjai esetén milyen szinten várunk megegyezéseket? A legtöbb eset azt bizonyítja, hogy fajszintnél magasabb taxonszinten jó megegyezések vannak, amin nem csodálkozhatunk, mert az élővilág közös vonásai jelentkeznek. A fajszintű megegyezés viszont – legalább is herbivor rovarok és növényfajok viszonyában – ritka, mert a párba állítható kapcsolatok tipikusan egy közeli gazdáról való kolonizáció eredményeként keletkeznek és nem parallel speciációval, ami elméletben tükörképi megjelenést okozna (Farrell és Mitter 1998). Minél magasabb taxonszinteken kapunk egyezést, annál kevésbé van értéke a megállapításnak. A felbontás ekkor durva, amely éppen azokat az információkat fedi el, melyekre leginkább kíváncsiak lennénk, azaz, hogy fajok képesek-e kölcsönösen befolyásolni egymás evolúcióját?

17.2.1 Interspecifikus verseny

Azt a kérdést vetjük fel, hogy a fajok közötti verseny képes-e fajképződésre vezetni? A folyamatot koevolúcióként úgy értelmezhetjük, mint a közös forráshasználatból következő reciprok kölcsönhatást, mely egyedek között verseny formájában működik és divergens szelekció eredményeként két külön populációt (fajt) hoz létre adott táplálékforrás mentén. További kérdésként az merül fel, hogy az így keletkezett populációk (fajok) miként maradnak fenn és élnek együtt.

A könyv interspecifikus versennyel foglalkozó részében (12. fejezet) megismerhetjük azokat a folyamatokat, melyek elvben közrejátszhatnak a verseny által elősegített szegregációban vagy speciációban. Ugyanott került bemutatásra Connell ma már klasszikus munkája a kacslábú rákok közötti versenyről. Érdemes megemlíteni, hogy foglalkozott a versenyben lévő fajok koevolúciójával is és arra az álláspontra helyezkedett, hogy ennek csekély a valószínűsége (Connell 1980). Szerinte, a koevolúció szerepének kimutatásához legalább három feltételt kell bizonyítani:

- jelentkezett-e divergencia a fajok között a közös forráshasználat következtében,
- a divergenciát valóban verseny és nem más folyamat okozta,
- a divergenciának genetikai alapja van és nem pusztán fenotípusos változás.

Connell úgy vélte, hogy a közepes intenzitású verseny és alacsony fajdiverzitás mellett lenne a koevolúció valószínű. A kapcsolat részletes vizsgálata azonban azt is megmutatta,

hogy a verseny mellett más tényezőknek, például a fajok eltérő szárazságtűrésének vagy a predációs nyomásnak is lehet szerepe (12.3.2).

A **jellelgekülönülés** (12.6.3) megfelelő körülmények között és reproductív izolációval kísérve, új faj képződésére teremt alkalmat. Azonban ugyanitt, de más fejezetekben is hangsúlyoztuk, hogy magának a fajok közötti versenynek a kimutatása is nehéz. Korrelatív összefüggések (pl. populációméret, denzitáskülönbségek, niche felosztás) e tekintetben nem jelennek bizonyítékok arra, hogy a különbségek hátterében valóban a verseny áll. Csak a kísérletes vizsgálatok adhatnak ehhez megfelelő támpontot. Különösen nehéz jól elkülönült niche-felosztást mutató (pl. *Dendroica*- vagy fakopáncs-) fajok (2.2.2) esetében bizonyítani, hogy a fennálló helyzet interspecifikus verseny eredménye. A kérdés annál is inkább figyelemre méltó, mert a jelen fejezet 17.2 pontjában említésre került bölcsőszájú halak esetében is önként adódna a niche-felosztás kényszeréből a fajképződés. Ahogy arra Barraclough és Nee (2001) rámutatnak, a Malawi tóban élő bölcsőszájú halak „mbuna”-csoportjának állkapocs morfológiája jelentősen eltér, ami ökológiai faktorok diverzifikációban játszott szerepét emeli ki. Mégis azt tapasztalták, hogy a fajok jelentősen átfedő forráshasználattal élnek együtt és az elkülönülésben nem ez, hanem a **szexuális szelekció** játszott szerepet. Mások a verseny szerepét hangsúlyozzák (Schluter 1996). Viszont a



17/8. kép. Az afrikai Malawi-tó bölcsőszájú halfajainak egyik, ún. „mbuna”-csoportjába tartozó faj (*Labidochromis caeruleus*, Cichlidae)
© Wolfgang Gessi

háromtüskés pikó (*Gasterosteus aculeatus*) (8/4. kép) ökológiai speciációjában, amit a különböző környezetekhez való adaptáció határoz meg, fontosnak tartják a populációk közötti versenyt.

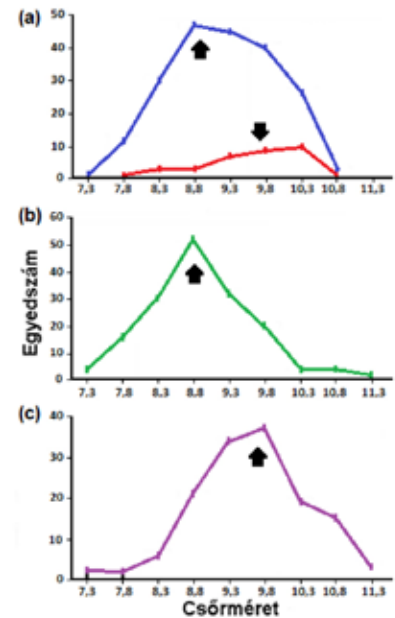
A galápagosi Darwin-pintyek vizsgálata igen hosszú múltra tekint vissza. A 14 pintyfaj a szigeteken (beleértve a Cocos-szigetet is) az adaptív radiáció híres példája, melyet morfológiai, viselkedésszerű és ökológiai sajátosságok alapján állapítottak meg. A feltételezés szerint a szigetekre érkező ősi pinty populációban zajló forrásfelosztás alakította ki a ma ismert fajokat (2/16. ábra). Bár Darwin már értelmezte, elsőként Lack (1947a) tárgyalta célzottan a verseny szerepét a pintyek evolúciójában. Később a Grant házaspár (Peter és Rosemary) folytatott közel 30 éven át megfigyeléseket és kísérleteket. A vizsgálatok alapján a verseny által fenntartott jellelgekülönülés (csőrméret) valószínűsíthető a közepes (*Geospiza fortis*) és kis földpinty (*G. fuliginosa*) között (12/10. ábra), szimpatrikus élőhelyeken (Grant és Grant 2003). A szimpatrikusan élő két faj csőrmorfológiája néhány éven belül jelentős eltérést mutatott a primer produkció változása szerint, ahol szimpatrikus populációjuk volt. A fajok csőrmérete egy fenotípusos kontinuumon mozog a környezeti változók (El-Niño évek okozta magméretek és azok elérhetősége) szerint. Ennek feltétele azonban, hogy a csőrméret öröklődő változékonyságot mutasson, és annak kapcsolata legyen a rátermettséggel.

Granték vizsgálata szerint, a *G. fortis* esetében a csőr mérete jelentős morfológiai változásokat mutatott a *Tribulus cistoides* (Zygophyllaceae) királydinnyefaj magprodukciója, a magvak mérete és keménysége szerint (17/6. ábra és 17/9. kép). Bár ez intraspecifikus változás, hasonló módon képzelhető el a valamikori fajok közötti elkülönülés folyamata is. De az is lehetséges, hogy a *G. fortis* populációkon belül keletkezik szimpatrikus speciációs folyamat.

17.2.2 Ragadozó-zsákmány kapcsolat

A legtöbb áttekintés a szorosabb értelemben vett (tehát a herbivoria és parazitizmus nélkül tekintett) ragadozó és zsákmány kapcsolatot egyértelműen a koevolváltság közé sorolja. Ennek általában az ad alapot, hogy a zsákmány elfogásához a ragadozónak olyan speciális képességekkel kell rendelkeznie, melyek sikeressé tehetik a vadászatát, és viszont, a zsákmány a ragadozó részéről olyan szelekciós hatáson van alávétve, amely az adott energiaallokációs szintek mellett optimális közelin tartja a védekezési válaszokat. Azonban két jelentős problémacsoport jelentkezik, melyek már a ragadozó-zsákmány populációdinamikára vonatkozó fejezetből is ismertek.

Az első a kapcsolat közösségökológiai kontextusa: a zsákmány gyakran kevert fajú csoportokban fordul elő; ugyanazokat a zsákmány fajokat több ragadozó faj is zsákmányolja; a ragadozók általában **generalisták**; a



17/6. ábra. A szárazság, mint ökológiai környezeti változó hatása a közepes földpinty (*Geospiza fortis*) átlagos csőrméretének alakulására a Daphne Major szigeten. Az (a) ábrán az 1976-ban költő szülőegyekek (kék színnel), a (b) ábrán az utódok csőrméretének eloszlása látható. Az 1977-es szárazságot túlélt egyek [az (a) ábrán piros színnel jelölve] és ezek utódainak [a (c) ábra] csőrméret eloszlása jelenik meg. A maximumok (nyílak) jelentősen eltérnek. Az átlagok közötti különbség az elérhető *Opuntia* és *Tribulus* magvak méretével és keménységével áll összefüggésben [Grant és Grant (2003) nyomán módosítva].



17/9. kép. Két közepes földpinty (*Geospiza fortis*) csőre különböző évekből, amikor a források elérhetősége jelentősen különbözött. A csőr alakja és mérete között lényeges különbség van. A baloldali egyed nem képes feltörni a középső képen látható *Tribulus cistoides* királydinnyefaj termését, hogy a magvakhoz hozzájusson. A termés mérete kb. 10 mm [Grant és Grant (2006) nyomán módosítva].

ragadozók zsákmány-váltásra (switching) képesek, amely a populációs oszcillációk kisimítását teszi lehetővé; a ragadozó fajok zavarják, korlátozzák egymás tevékenységét; a ragadozók ragadozókat is ragadoznak (különösen áll ez a csúcs- és mezopredátor viszonyra). Mindezek és továbbiak is nyilvánvalóvá tehetik, hogy a kapcsolatot nehéz leszűkíteni két populáció kizárólagos viszonyára. Legtöbb esetben ragadozó és zsákmány együttesekről van szó, és ez a tény azonnal felveti a **diffúz koevolúció**, azaz a közösségszintű koevolúció problémáját. Ekkor már nem lehetünk biztosak sem az evolúció irányát, sem erejét illetően, sem egy adott populáció érintettségének mértékéről. Ebből következően a koevolúció általában nem az a pontos, hatékony és folytonos jelenség, aminek ábrázolni szeretik.

A második az, ha a zsákmány szempontjából különböző szintű védekezési mechanizmusokat tekintünk és ezeknek a ragadozóra gyakorolt szelektív erejét vizsgáljuk. Kiderül, hogy míg a ragadozó szelektív hatása erős, mert a zsákmány vagy megmenekül, vagy „ebédként fejezi be”, fordítva ez nem áll. Az előbbinek óriási rátermettségi hatása van a zsákmányra, mert nem lesznek utódai, ellenben ha a ragadozó sikertelen is néhány alkalommal, egy következő próbálkozása eredményes lehet. A következmények között tehát nagy a különbség, ezért a szelektív hatása **aszimmetrikus**. A zsákmányra nehezedő szelektív következménye a hatásos védelmi szintek kialakulása. A védelem ragadozóra gyakorolt szelektív hatását a kutatók általában **gyengének** tekintik, míg a fordítottját a zsákmány túlélésére gyakorolt hatása miatt **erős** szelektív nyomásnak. A védelem elsődleges (mimézia, megfelelő búvóhelyek), másodlagos (gyorsaság, meglepő viselkedés stb.) és harmadlagos (a tényleges elfogyasztást megakadályozó anyagok, pl. toxinok) esetei közül csak az utolsó az, amely erős szelektív és reciprok adaptációt eredményez a ragadozó részéről. A harmadlagos védelemre példa a toxikus érdesbőrű götte (*Taricha granulosa*) és ragadozója, a vörös



17/10. kép. *Taricha granulosa*
(Salamandridae)
© Henk Wallays

szalagoskígyó (*Thamnophis sirtalis*) kapcsolata. Az utóbbi rezisztens a zsákmány által termelt tetrodotoxinra (Brodie és Brodie 1999). Az **eszkalációs hipotézis** szerint (Vermeij 1994) a szelektív azért aszimmetrikus, mert alapvetően a **ragadozók közötti verseny** eredményezi ezek egyre hatékonyabbá válását. Megegyezik tehát a fent leírtakkal abban, hogy nem a zsákmány felől érkező visszacsatolás az elsődleges jelentőségű.



17/11. kép. Vörös szalagoskígyó
(*Thamnophis sirtalis*, Colubridae)
© Wilson 44691

A fentieket figyelembe véve a két résztvevő koevolúciója szempontjából a következő feltételezéseket tehetjük (Roughgarden 1983):

- (a) Az egyre hatékonyabb predátor idővel saját populációjának pusztulását okozza a zsákmány túlvadászása következtében (pl. a populációs fluktuációk felerősödése miatt).
- (b) Az evolúciósan egyre sikeresebb predátor ellenében a zsákmány a védelem, menekülés, rejtőzés, toxikussá válás stb. evolválásával védekezik, miközben egy stabilis egyensúly áll be. Ez utóbbit a Vörös Királynő (Red Queen) effektusnak is nevezik, amely azt írja le, hogy evolúciós értelemben mindkét félnek a lehető leggyorsabban kell „futnia”, hogy „helyben maradjon”, azaz többé-kevésbé ugyanazt a „szelektív távolságot” tarthassák egymástól. Létrejön egy koevolváló stabilis közösség, melyben folytonos adaptáció észlelhető mindkét oldalon, a sikeres zsákmányolás és a predáció elkerülése érdekében.

Ezek azonban nem új faj képződését, hanem mikroevolúciós változásokat jelentenek. Az (a) helyzet nem következik be egy determinisztikus modellben, mert ugyan a ragadozó érdeke a funkcionális válaszában növelése és a mortalitási ráta csökkentése, azonban ha kezdettől együtt tud élni a zsákmánnyal, akkor ez a modell nem engedi meg a túlvadászat miatti kipusztulást. A (b) felvetés matematikai modellezése bonyolultabb, de az a válasz, hogy a kérdésben megfogalmazott fegyverkezési verseny azért nem folyhat a végtelenségig, mert csak limitált energia áll rendelkezésre mindkét oldalon, melyet egy sor aktivitás között kell megosztani. Mindkét félnek folytonos ráfordítást kellene tennie a még több zsákmány elfogására, vagy a még hatékonyabb toxin előállítására. Mindkét résztvevő csak véges genetikai variációval rendelkezik az egyre hatékonyabb fenotípusok megjelenéséhez. Ezek számának és változatainak növelése alapvető, a fajra jellemző testfelépítési kényszerekbe (Bauplan) is ütközik. Az evolúció még elméletileg sem képes bármit létrehozni, mert a szelektív mindig „hozott anyagból dolgozik”, azaz a meglévő genetikai variációból válogat (Jacob 1977). Az említett kényszerek és korlátok miatt van lehetőség egy koevolváló stabilis közösség létrejöttére, amelyben evolúciósan stabil ráfordítás jelentkezik mindkét oldalon.

17.2.3 Parazita–gazda kapcsolat

Ebben az esetben sem zárhatjuk ki a diffúz koevolúciót, azonban az ezen a területen kialakult kép változatosabb, ami abból következik, hogy míg a ragadozók körében a generalista stratégia az uralkodó, a parazita–gazda vagy patogén–növény viszonyban főként rendkívül **specializált** kapcsolatokat találunk. Bonyolítják a szelektív hatások megértését azok a már ismert tényezők, mint például a vektorokkal közvetített parazita kapcsolatok, ahol egy harmadik, vagy éppen további résztvevő életciklusához való adaptáció a partnerek evolúciós

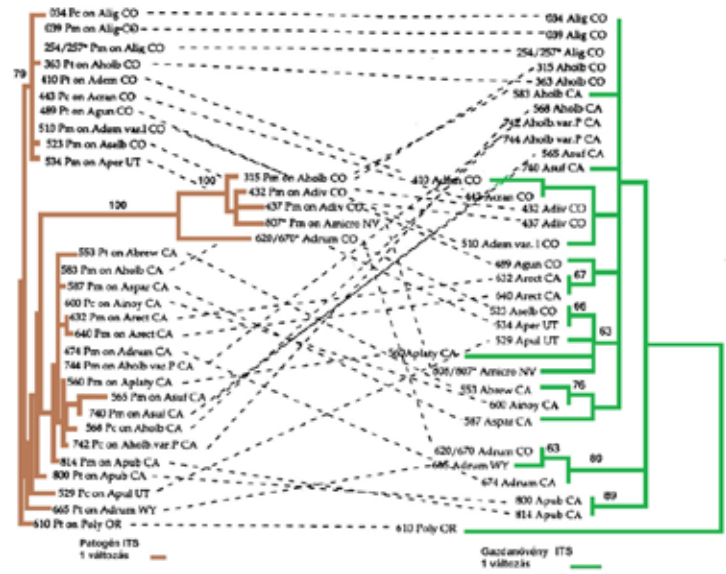
összekapcsoltságát igényli. A specializációjuk rendkívüli foka, a partnerek evolúciós fejlődésének szorossága adott lehetőséget egy sor vélt vagy valóságos szabály leírására, mint a (→) Fahrenheit-, Szidat-, Manter-szabály és mások. A nagyfokú specializáltság alapján elméletileg azt várhatjuk, hogy a parazita–gazda és patogén–növény viszony nagyobb arányban mutat szoros, hatás–válasz lépésenkénti koevolúciót parallel kladogramokkal, mint más kölcsönhatásokkal. A paraziták makroevolúciós hatásához sokak szerint nem fér kétség, mint említettük, egyes kutatók egyenesen az evolúció hajtóerejének tartják (Krings és mtsai 2012). Például a költésparazita kakukkfajok között, melyek a gazdafiókát kilövik a fészkekből, nagyobb az alfajok száma, mint az utódaikat saját maguk nevelő kakukkfajok között (Krüger és mtsai 2009). (Lásd még 11.TA2.4-t.)

A paraziták köre rendkívül széles, vírusokat, baktériumokat, protozoa-, gomba-, féreg-, ízeltlábú-, gerinces- és növényfajokat egyaránt magában foglal, ezért csak korlátozott számú esettel foglalkozhatunk.

A **növény gazda–kórokozó** (patogén) szoros, hatás–válasz lépésenkénti zajló koevolúció egyik példaként idézik a „gén–génért” típusú kölcsönhatást (Flor 1942). A feltételezés szerint a növényfaj egyetlen génváltozással, például egy vegyület szintéziséért felelős mutációval, szabadul meg ideiglenesen a kórokozótól, amely azonban egy hasonló jellegű génváltozással, például az előbbi vegyület lebontására képes enzim termelésével, ismét „utoléri” a gazdanövényt. A válaszreakció viszonylag gyorsan, néhány nemzedéken belül bekövetkezik. A korábbi ellenálló képességet legyőző mutáns patogént, a növények, gombák és vírusok esetében, **virulens rassznak** nevezik. Ez a fajta evolúciós lépegetés szinte kizárólag növény–patogén relációra jellemző, az állatvilágban eddig a rovarok között ismerünk egyetlen fajt, mely egy-egy gén változásával adaptálódik a megváltozott gazdanövényéhez. Ez a búza-hesszeni-légy (*Triticum–Mayetiola destructor*) (10/37. kép) rendszer, mely azonban mesterséges, mert a légynek ellenálló növényt az ember szelektálja. A búzafajta ellenálló képességét néhány éven belül a természetes légy populáció legyőzi és a lépések folytatódnak. Ezeket a virulens légyváltozatokat **biotípusnak** nevezik. Jelenleg majdnem 20 légy-biotípust tartanak számon a búzaszelekció eredményeként.

A keresztesvirágú *Arabidopsis*-genus 16 fájának finomléptékű kapcsolatát mérték fel három kórokozó gombafajával kapcsolatban egy 1200 km hosszú transzektről gyűjtött minták vizsgálatával. A tanulmány összefüggése a gén–génért elmélettel kézenfekvő, mert a fajon belüli, a patogénnel mutatott kapcsolat variabilitását tárja fel, amely adott esetben csak allélkülönbségeken alapult. A gombafajok (*Puccinia thlaspeos*, *P. monoica* és *P. consimilis*) ún. virágzást utánzó kórokozók, melyek álvirágokat képeznek a fertőzött növényeken. Az álvirágok színesek, illatosak, nektárt termelnek, beporzókat csalogatnak, ellenben nem pollent, hanem gombaspórákat termelnek, és ezeket szállítják el a látogatókkal. A gombák esetében a sejtmag rDNS régió ITS szakaszának, a gazdavonalaknál pedig ITS és cpDNS (chloroplast DNS) szakaszának szekvenciáit határoztak meg a

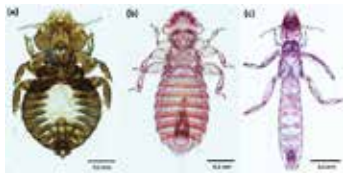
filogenetikai fák szerkesztése céljából (Roy 2001). A rokonsági fák csak kis megegyezést mutattak (17/7. ábra). Ez meglepő a fent leírt várakozásokhoz képest. Kospeciáció nem fordult elő, annál gyakoribbak voltak viszont az **ugró gazdaváltások** (jumping host-shifts). Lehetséges, hogy a kapott mintázat a genetikai variáció hiányának köszönhető.



17/7. ábra. A gén–génért elméletnek megfelelő patogén–gazdanövény kladogram. Bal oldalon a patogén fajok (*Puccinia thlaspeos* – Pt, *P. monoica* – Pm és *P. consimilis* – Pc) rasszai láthatók, melyek az USA vizsgált államaiban az *Arabidopsis*-fajokon fordulnak elő. A jobb oldalon az ugyanazon helyekről származó *Arabidopsis* gazdafajokot tüntették fel (a rövidítések a genus név és fajnév kombinációi). Mindkettő ITS alapú filogenetikai analízis. A roszdagombafajok rokonsági fája láthatóan nem egyezik a gazdanövény fájával, amit a nem párhuzamos szaggatott vonalak (gazdaváltások) jeleznek [Roy (2001) nyomán módosítva].

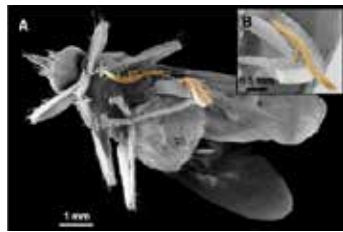
Ami a patogének esetében csökkentheti a koevolúció lehetőségét az (a) a széllel való terjedés, ami növeli a kolonizáció és idegen növényre jutás esélyét és, (b) az, hogy a patogén nem képes arra, hogy elhagyja a növényt, ha az nem alkalmas gazdaként. Emiatt a diszperzió és a virulencia fokozása egyaránt fontos a patogén számára.

Az állati **gazda–parazita** kapcsolatban legalább két változatot érdemes említeni (Poisot 2015): (a) mindkét partner erős szelekciós hatást gyakorol a másikra, ami jelentős rátermettség-hatással jár, és (b) a parazita a „filogenetikai térben” követi a gazdaállatot, mint például a tolltetvek. Mindkét kapcsolattípus kongruens kladogramot eredményez, ellenben az nyilvánvaló, hogy míg az első koadaptációt (esetleg kospeciációt) okoz, a másodiknál a kospeciáció kizárt és inkább parallel, esetleg szekvenciális evolúció történik gazdaváltásokkal. Hozzá a (b) esetben, például a tukánfajok és tolltetvek filogenetikai kapcsolatát geográfiai események magyarázzák, amelyek hatásosan strukturálják a tolltetű-közösségeket, vagyis elsősorban gazdaváltással összefüggő speciáció zajlik, ami nem koevolúciós folyamathoz kapcsolódik (Weckstein 2004).

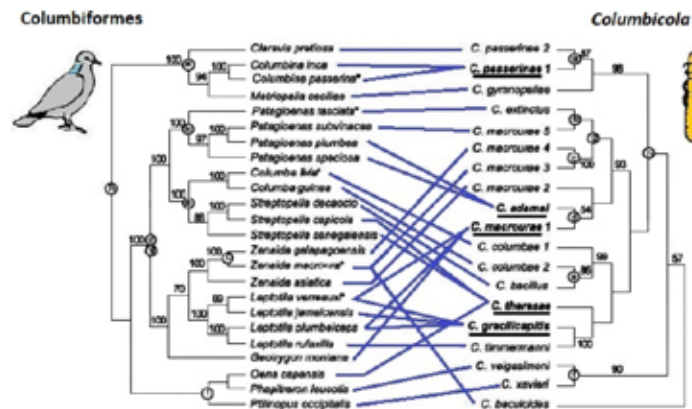


17/12. kép. A koreai kanalasgémén (*Platalea minor*, Threskiornithidae) előforduló tollragó tetvek (Phthiraptera, Ischnocera). (a) *Ibidocercus plataleae*, (b) *Eucolpocephalum femorale*, (c) *Ardeicola plataleae* © Shimada és Yoshizawa (2019), doi: 10.11646/zootaxa.4612.1.10

gések, például a diszperzió, ami foréziis formájában történik és túlnyomóan a szárnytollakon élő fajokra korlátozódik (17/13. kép). A parazita gazdaváltása és koadaptációja leginkább azonos testméretű gazdák között lehetséges. A tapasztalat szerint, ha a parazita egy más méretű rokon állatfajra átjut, könnyen áldozatává válik a gazda tisztogató viselkedésének. A nagyobb testméretű gazdák másként érik el testtájcaikat tisztálkodás közben. Egy vizsgálatban, melyet a *Columbicola* nembe tartozó szárnytollakon élő tolltetűfajokkal (Phthiraptera: Ischnocera) végeztek galambfajokon (Columbiformes) először az ektoparaziták és a gazdák filogenetikai rokonságát tárták fel (Clayton és mtsai 2003).



17/13. kép. A tolltetvek rokon vagy más madárfajra való átjutásának egyik módja a foréziis kullancslegyek (Hippoboscidae) testén. Az A képen az ektoparazita légy (*Pseudolynchia canariensis*) testén megkapaszkodott *Columbicola columbae* tolltetűfaj két egyedét, a B képen pedig a légy lábán lévő egyedét kinagyítva látjuk [Harbison és Clayton (2011) nyomán módosítva].

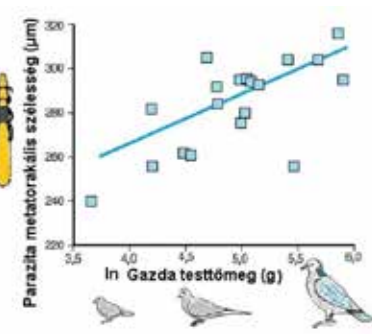


17/8. ábra. Galambalakúak (Columbiformes) és tolltetűik (*Columbicola* genus fajai) filogenetikai fája. A két fa közötti vonalak a gazda–parazita kapcsolatokat mutatják. A 19 *Columbicola*-faj 74%-a fajspecifikus, a maradék öt faj (az aláhúzott nevek) két vagy több gazdán él. A jobb és baloldalon a körökbe írt betűk azokat a csoportokat jelölik, ahol a feltételezések szerint parallel evolúció játszódott le a gazdák testméretét tekintve [Clayton és mtsai (2003) nyomán módosítva].

A madaraknál mitokondriális citokrom b (cyt b) és -oxidáz (COI) géneket, a szárnytollakon élő tolltetűknél COI és 12S riboszomális RNS géneket használtak. Az így képzett kladogramok (17/8. ábra) meglehetősen alacsony fokú melegeyzést mutatottak, ami – néhány kivétellel – a tolltetűek jelentős mértékű **gazdaváltásait** bizonyította,

vagyis a Fahrenheit-szabály nem látszik érvényesnek. A vizsgálatba vont 19 szárnytolltetűfaj 74%-a gazdaspecialista. A tolltetűfajok testmérete pozitív korrelációt mutatott a gazdafajok testtömegével (17/9. ábra). Kísérleti úton a *Columbicola columbae* tolltetűfaj egyedét négy olyan galambfaj gazdára vitték át, amelyeken természetes módon nem fordulnak elő. A szárnyon élő tolltetűek az eredeti gazdákkal azonos testméretű gazdákon életképes populációkat hoztak létre, az eltérő testméretűeken azonban nem. A testméret azért számít, mert bár egy nagyságrenddel nagyobb gazdákon meg tudtak telepedni és táplálkozni is képesek voltak a tetvek, azonban a gazda tisztogató magatartásának áldozatul estek. Másrészről a galambfajokon élő másik tolltetű csoport, a *Physconelloides* nembe tartozók, melyek a testet borító tollak alsó rétegében élnek és sokkal specifikusabb életmódúak, jelentős mértékű kongruenciát és kospéciációs gyakoriságot mutattak a gazdáikkal. A két csoport közötti kofilogenetikai melegeyzésben mutatkozó eltérés ökológiai okra, a diszperzió-képesség közötti különbségre vezethető vissza, amely az utóbbi csoportban erősebben korlátozott (Clayton és Johnson 2003).

Egy sor további publikáció foglalkozik a melegeyzés hiányával, amit a filogenetikai fák esetében tapasztalnak (Dabert és Ehrnsberger 1998, Page és mtsai 1998, Paterson és mtsai 1999). Magas szintű melegeyzést mutató kladogramok is előfordulnak tolltetűek és gazdák kapcsolatában (Hughes és mtsai 2007), ezek valamennyien monofiletikus csoportokhoz kötöttek. Azt nem feltételezik, hogy a tolltetűek határoznák meg a madárfajok evolúcióját, inkább parallel, vagy szekvenciális kolonizáció történik. De az is bizonyos, hogy nagyon jelentős szelekciós hatást fejtenek ki, ami számos ellenadaptációt indukál. Itt is figyelembe kell venni az eltérő fejlődés sebességéből adódó generációs szám különbségeket.



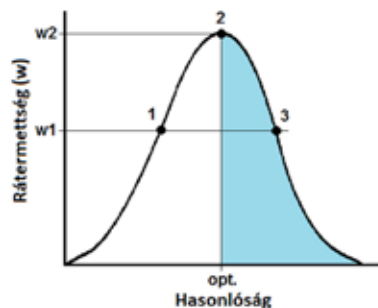
17/9. ábra. Ektoparazita tolltetűek testméretének és galambgazdák testtömegének kapcsolata lineáris összefüggést mutat. A különböző gazdafajok átlagos testtömegének természetes logaritmusai látható a vízszintes tengelyen [Clayton és mtsai (2003) nyomán módosítva].

17.2.4 Kölcsönösség (mutualizmus)

Az összes kölcsönhatástípus közül a kölcsönösség mutatja a legtöbb ellentmondást a felek evolúciós kapcsolatait tekintve, ui. az a kérdés merül fel, hogy miként lehetséges pozitív interakciók fennmaradása fajok között evolúciós időtartamban mérve? Ezeknek ugyanis az elvárások szerint le kellene épülniük a kapcsolat „szabályait” kihasználók („csalók”) megjelenése miatt (Trivers 1971), de ez a leépülés mégsem történik meg. Azt már a 13. fejezetben megállapítottuk, hogy a kölcsönösségi kapcsolatok jelentős százaléka **aszimmetrikus**. Ez, páros kapcsolatok esetén, a két résztvevő nem azonos mértékű hozzájárulását jelenti. Például a levéltetveket „gondozó” hangyafajok bizonyos fokú, denzitásfüggő védelmet nyújtanak a levéltetveknek, azonban alkalmanként el is fogyasztják azokat. Az aszimmetria önmagában is felveti a nem egyenrangú szelekciós hatások lehetőségét és így a koevolúció hiányát.

A kapcsolatok jellege térben és időben változhat, ezért az aszimmetria mértéke is fokozódhat, vagy csökkenhet. Így egy tradicionálisan mutualisztikusnak tartott populációs interakció is más besorolásba kerülhet. A mimikri megítélésére ez fokozottan érvényes, emiatt is több új vizsgálat inkább parazitizmusnak tartja. Ebbe a kategóriába esik a *Maculinea* genusba tartozó hangyaboglárkafajok hernyóinak agresszív mimikrije is, amely egyoldalú megtévesztésen és adaptáción alapul (15.3.2.2).

Nincs lehetőségünk arra, hogy a kölcsönösséghez sorolt valamennyi példa tárgyalását sorra vegyük, és evolúciós szempontból értékeljük. Így például a **magdiszperzióról** csak megemlítjük, hogy teljes mértékben kontextusfüggő, vajon egyáltalán mutualizmusnak tekinthető-e; kevés obligát esettől eltekintve, erősen diffúz és aszimmetrikus kapcsolatrendszer és egy sor faktor akadályozza a reciprok specializáció kialakulását (Herrera 2002). Hasonló problémákat vetnek fel a kapcsolatok szorosságát tekintve a hangyákhoz (gombákkal, *Acacia*-fajokkal, extraflórális nektáriumokkal, levéltetvekkel stb.) vagy a virágok beporzásához köthető mutualisztikus viszonyok. Nem célszerű ezeket a u t o m a t i k u s a n , alapos vizsgálatok




17/10. ábra. A rátermettség (w) változása a mimikri evolúciója során. A modell és az utánzó közötti hasonlóság mértékének legalább w_1 rátermettséget kell biztosítania, hogy 1-ből az utánzó az optimális hasonlóságot (2-öt) elérhesse. Ekkor, amennyiben a populáció mérete alacsonyabb a modell fajénál, az utánzó megfelelő védelmet nyer és rátermettsége w_2 -ben lesz. Az optimális hasonlóság azonban nem jelent tökéletes hasonlóságot, erre nincs is szükség. Az optimálisnál nagyobb mértékű hasonlóság (kék színnel árnyékolt rész) elérése költséges, ezért negatív korreláció keletkezik a rátermettséggel.

nélkül, koevolvált viszonyoknak tekinteni. Részletes tárgyalás található a virágok **beporzásáról** (pollináció) és a **mimikriőről** a 17.TA1-ben.

A mimikri evolúciójával összefüggésben kiemeljük a **hasonlóság** problémáját. Kézenfekvő azt feltételezni, hogy a ragadozóktól elterelése következtében védett modell és az utánzó hasonlósága folyamatos szelekció eredményeként, kis lépésekben keletkezik, a nem hasonló állapottól kiindulva és a teljes hasonlóságig haladva. Ez azonban nincs így. Egyrészt, ugrásszerű genetikai változásra van szükség (ún. szupergénekre, vagyis sok gén szerencsés együttthatására), amely az utánzó hasonlóságát elég közel viszi a modellhez, hogy az előbbi rátermettsége a hasonlóság következtében növekedjen. A ragadozó általi szelekció ugyanis kérihetetlenül eltávolítja az eltérő egyedeket. Ebből az állapotból már valóban kis szelekciós lépésekben éri el az utánzó azt az optimális hasonlóságot, amely számára a legnagyobb rátermettséget biztosítja. Másrészt, tekintettel arra, hogy a hasonlóság mértékének költsége van, negatív korreláció (trade-off) az adott környezetben optimálisnak bizonyuló hasonlóság elérése előtt és azután egyaránt jelentkezik a hasonlóság mértéke és a rátermettség között (17/10. ábra).

17.2.5 Herbivor–növény kapcsolat

A legnagyobb irodalommal és a legellentmondásosabb véleményekkel a herbivor–növény evolúciós kapcsolat kulcskérdései esetében találkozunk: (1) a növényevő szervezetek képesek-e szelekciós hatást kifejteni a növényfajokra, és (2) amennyiben van szelekciós hatás, elég erős-e ez a hatás, hogy fajképződést okozzon? Mielőtt részletesebben megvizsgálnánk a kérdéseket, megjegyezzük, hogy talán a herbivor rovarok nagy száma és a növényfajokkal fenntartott kapcsolatuk sokrétűsége eredményezte azt, hogy a fenti kérdéseket elsősorban a zoológusok teszik fel. Több paleobotanikával és növényi evolúcióval foglalkozó szakkönyvben (Gifford és Foster 1989, Taylor és Hickey 1996, Iwatsuki és Raven 1997, Ayala és mtsai 2000, Willis és McElwain 2002, Soltis és mtsai 2005, Ingrouille és Eddie 2006) a „koevolúció” szó is alig fordult elő (esetenként a pollináció összefüggésében jelenik meg, amelyről éppen azt állapítottuk meg, hogy nem tekinthető annak). A növényi evolúció hajtóerejének valamennyi könyv a fizikai, abiotikus környezeti hatásokat jelölte meg, de közrejátsszik a hibridizáció (Abbott 1992), poliploidizáció (Masterson 1994), kromoszóma átrendeződés (Rieseberg 2001) is.

Visszatérve a kérdésekre, az elsőre a válasz igen, van ilyen hatás, azonban rendkívül variábilis intenzitásában, térben és időben; allélgyakorisági és fenotípusos változásokban jelenik meg. Többek között ez ad alapot a  „koevolúció geográfiai mozaik elméletének” (Thompson 2005). A második kérdésre vonatkozó „bizonyítékokat” a gazdarasszok, alkalmanként szimpatikus, kialakulásával hozzák kapcsolatba. Kezdetben az állatfajok morfológiai rokonságán és a növények rendszertani besorolásán vagy a fitokémiai hasonlóságon alapuló filogenetikai

vizsgálatok széles körben a kapcsolatok koevolúciós jellegét (a kospeciációt) mutatták ki. A molekuláris genetikai módszerek megjelenésével ezeket az állításokat felülvizsgálták és egyre kevésbé találták megalapozottnak, egyre több „koevolúciós kapcsolatot” kérdőjeleznek meg, miközben a szekvenciális evolúció koncepciója erősödött.

17.2.5.1 Gerinces herbivorok

Mai ismereteink szerint a nagytestű, legelésző (grazer), a füves (szavanna, préri, sztyep) biotopok herbivorfajai **koadaptálódtak** a fűfajokkal, amelyek azonban jóval korábban (55-70 Mév) jelentek meg (Kellogg 2001), mint a legelés. Az ezzel összefüggő, mindkét résztvevő oldalán végbement események komplex jellegűek, mert anatómiai, fiziológiai, viselkedési és evolúciós folyamatokat egyaránt érintettek és csak jóval később, kb. 20-25 millió évvel ezelőtt zajlottak le. A mai felfogás szerint a korai- és közép-miocénban történt felmelegedés miatt bekövetkezett éghajlatváltozás vezetett a szárazabb, füves pusztaságok kialakulásához, a fűfélék elterjedéséhez és diverzifikációjához, ellentétben a korábbi véleménnyel, mely szerint ez a fűfajok és a nagytestű herbivorok közötti koevolúciós kapcsolat eredménye. Sokkal jelentősebb szerepet játszottak ebben a tüzek, melyek egyre nagyobb mértékben szabdalják fel az erdőségeket (Bond és Keeley 2005). A füves puszták kialakulását követte a nagytestű herbivorok diverzifikációja. Jelentős anatómiai változások mentek végbe mindkét résztvevőben. A Poaceae család fajain a legelés hatását voltak hivatva ellensúlyozni a gyökérnyaki régióba süllyedt merisztéma, a Si-tartalmú fitolitek lerakódása, majd a kb. hét millió évvel ezelőtt megjelenő C4 fotoszintézis-típus és a velejáró emészthetetlen rostot növelő, ún. hüvelyparenchima elterjedése (MacFadden 1997). Másfelől, ellenválaszok mutatkoznak a herbivoroknál, elsősorban a fogazat erőteljes kopását csökkentő anatómiai változások, a redős (hypsodont) és a folyamatosan növekedő redős (hypsodont) zápfogak megjelenésével (10.TA6/1. ábra). Ezekben a zománc függőleges rétegekben helyezkedik el, így a fogak hatékony használata a kopás ellenére is lehetséges. A leírtak alapján semmi esetre sem a fűfélék eredményezték a legelésző herbivorok megjelenését, a növények és herbivorjaik anatómiai megváltozásai mindkét fél adaptációjáról, mikroevolúciós változásokról szólnak.

17.2.5.2 Gerinctelen herbivorok

A legtöbb közlemény, amely a herbivor–növény kapcsolat valamilyen kérdéséről értekezik, kritikátlanul természetesnek tekinti, hogy a herbivor rovarok alakították ki a mai virágos növények diverzitását. Azok, akik behatóbban foglalkoznak a problémával, óvatosabban tárgyalják, alternatív hipotéziseket és kritikát is megfogalmaznak. Kiemelik például, hogy ha a koevolúció tényét bizonyítjuk is több herbivor rovar–növény kapcsolat esetében, ez még nem jelenti azt, hogy az a mintázat, amit ma látunk, általában ennek a folyamatnak az eredménye (Hartley és Jones 1998).

A napjainkra kialakult vélemények szerint – elsősorban a molekuláris filogenetikai vizsgálatoknak köszönhetően – nincs kellően megalapozott és elegendő bizonyíték arra, hogy a herbivor rovarok szelekciós hatása lett volna a virágos növények diverzifikációjának hajtóereje. Egy-két kivételtől eltekintve, a vizsgált kapcsolatok túlnyomó többsége nem fajszintű, páros és lépésenkénti kospeciációban keletkezett. A kapcsolatok időbelisége is azonos vagy a virágos növényeknél későbbi rovar diverzifikációra utal. Ezért a kapcsolattípusok gyakorisága alapján a fajszintű kospeciációs evolúció helyett a **szekvenciális evolúciót** tartjuk valószínűnek. Azt is figyelembe kell azonban venni, hogy a fajkapcsolatok nem izoláltak, hanem közösségi kontextusban zajlanak. Emiatt a diffúz evolúciós hatások nem egy irányba hatnak és nagyon megnehezítik annak értelmezését, hogy történik-e koevolúció.

Feltételezik, hogy a herbivorok gazdaváltásának feltétele a táplálkozásukat korábban gátló anyagok iránti érzékenységek elvesztése, vagy egy addig gátló anyag iránti új preferencia, mivel a gazdanövénykörüket nagyrészt a nem tápnövényekben előforduló gátló anyagok határozzák meg.

A koevolúciós kapcsolat hiányát a herbivor rovarok specializáltságáról szerzett ismereteink is alátámasztják. Számtalan dokumentált példa van egyetlen növényfajra (pl. a *Gurania lobata* tökfélé virágjában hat *Blepharoneura* légyfaj él), sőt egy növényfaj egyetlen szervére (pl. a *Quercus*-fajok levelein képzett gubacsok) specializálódott rovarfajokról, ami eleve kizárja a kospeciációt.

A téma részletesebb tárgyalása a 17.TA2-ben található.



17/14. kép. *Gurania lobata* (Cucurbitaceae) hím virágai egy *Blepharoneura* sp. (Diptera, Tephritidae) légyfajjal © Luz María Huerto Santillan, PhD Thesis, Universidad Nacional Mayor De San Marcos, Peru, 2014

17.3 KÖZÖSSÉGSZINTŰ KAPCSOLATOK EVOLÚCIÓJA

Feltételezhetjük, hogy amennyivel magasabb és bonyolultabb szerveződési szint a közösség mint egy populáció, annyival összetettebb formában zajlanak a kölcsönhatások és evolúciós folyamatok is. Egyetlen élőlény sem izolált a közösséget alkotó fajok hatásától. Például a nem élő szerves anyag bontására specializálódott fajokat más fajok ragadozzák, az utóbbiakat ismét mások és így tovább. Egyidejűleg azonban ugyanezek a fajok mutualisztikus kölcsönhatásban lehetnek másokkal és direkt, vagy indirekt módon növelhetik más szintek produkcióját. A közösségek nagyszámú fajból is állhatnak, számtalan kölcsönhatás-variációt képezve, melyek evolúciós következményekkel járhatnak.

A koevolúciós folyamatokat legalább kétféle szinten értelmezhetjük a közösségek szempontjából: i) közösségek között, illetve ii) közösségek belül.

(Az első esetben eltekintünk attól, hogy a közösségeknek hol húzódnak a határaik.)

A közösségek **közötti** koevolúciós események azt a kérdést vetik fel, hogy vajon működnek-e minden közösségben olyan folyamatok, amelyek hatékonyabbá teszik az **anyag és energia áramlását**, ami lényegében mindenféle kölcsönhatást érint? Ennek a feltételezésnek az a háttere, hogy a koevolúciós folyamatok – ellentétes irányú tendenciák ellenére is – „összecsiszoltabb”, „finomabban hangolt” kapcsolatokat működtetnek. Azonban itt két további kérdés merül fel: (a) lehetnek-e és milyen mértékben **léptékfüggetlenek** ezek a folyamatok, hiszen a közösségek határai rendszerint mesterségesek, és (b) a kapcsolatok jelentős része az élettelen természettel való kölcsönhatást jelenti. Az utóbbi esetben a „koevolúció” nem értelmezhető.

A nagyléptékű közösségek, például a trópusi biotomok földrajzi eloszlása alapján sok olyan vonást fedezhetünk fel, melyek hasonló kényszerfeltételek jelenlétére utalnak. Ezek eredményeként hasonló szerkezetű közösségek jöttek létre, melyekben hasonló funkcionális fajcsoportok élnek. Közösségek konvergenciáját láthatjuk, mely léptékfüggetlen módon ismétlődhet. Ez a **konvergencia** azért nem utal koevolúcióra, mert bár egy közösség is bizonyos mértékig befolyásolhatja a környezetét, alapvetően fizikai-kémiai faktorok (pl. klimatikus hatások) miatt keletkeznek ezek a közösségek, reciprok kölcsönhatásokról nincsenek ismereteink.

A **közösségen belül** a több/sok faj kölcsönhatásaként történő evolúciós folyamat a **diffúz koevolúció**, amely természetesen nem zárja ki a páros evolúciós kapcsolatokat. Megállapítottuk, hogy iránya és erőssége változó és az általa keltett ellentmondásokat a **koevolúció geográfiai mozaik elmélete** kísérel meg feloldani, mérsékelt sikerrel. A kölcsönhatások száma és erőssége még hasonló közösségekben is jelentősen eltérhet a résztvevő populációk számától és jellegétől függően. A nagyobb fajszám – feltételezések szerint és részben bizonyítékok alapján – nagyobb stabilitást és produktivitást eredményezhet. Joggal gondolhatjuk, hogy stabil, perzisztens közösségekben a kölcsönhatások száma, így a koevolúciós folyamatok lehetősége is nagyobb. Modellek azt mutatják, hogy a közösség stabilitása és komplexitása a konnektancián, a közösség tagjainak kvantitatíve is kifejezhető összekapcsoltságán keresztül változik és a nagyobb konnektancia általában csökkenti a stabilitást. Például a klasszikus értelemben vett omnivoria és mutualizmus destabilizálja a közösséget, bár növeli a konnektanciát. Ezzel szemben a növényi táplálkozást gátló anyagok fokozzák a stabilitást, mert csökkentik a konnektanciát. Hasonlóan képesek növelni a konnektanciát és így a koevolúciós kapcsolatok számát a vektor által közvetített, komplex életciklusú parazita szervezetek. Számuk sok élőhelyen 20-szor nagyobb a gazdákénál. Sokuk nemcsak denzitásfüggő szabályzásra képes, de táplálkozási hálózatokban horizontális

irányú és szinteket összekötő hatásuk egyaránt lehet, ami stabilizáló jellegű (Freeland és Boulton 1992).

17.4 EMBERI POPULÁCIÓK

Felvetődik a kérdés, hogy vajon az élővilág részét képező emberi populációra is érvényesek-e a fejezetben tárgyalt témák. Határozott igennel felelhetünk, ami az evolúciós változások **koadaptációs** szintjét illeti. Ilyenek például paraziták, kórokozók hatására mutatott ellenreakciók (immunitás kérdése). Ennél azonban sokkal bonyolultabb rendszert is felfedezhetünk az embernél, mely a generációk közötti genetikai és kulturális információ transzmisszióját és a felhalmozott ismeretek vizionhatását foglalja magában. Feldman és Laland (1996) ezekkel a kérdésekkel foglalkozó tudományterületet **gén–kultúra koevolúciós elméletnek** nevezi. Ez a teoretikus populációgenetika egy ága, mely – a generációk közötti génátvitel modellezése mellett – a kulturális sajátosságokat is bevonja a vizsgálatba. Különösen az embernél ez a két oldal nem szétválasztható, mert amit egy egyed tanul, az függ a genotípusától, és viszont, a szelekciós rendszer, melynek hatása alatt áll, függ a kulturális sajátosságoktól. Három példát említünk, de csak az elsőt ismertetjük részletesebben: sarlósejtes heterozigócia (11.TA11); laktózbontási képesség nagyállattartó és „városi” populációk esetében; infanticidium által megvalósított tartós ivararány torzulás (Kumm és mtsai 1994). Ezek valamennyien a **koadaptációs** szintet érintik.

A koevolúcióként gyakran emlegetett sarlósejtes heterozigócia gyakorisága nagyobb azokon a területeken Afrikában, ahol a jamsz (*Dioscorea*-fajok) termelését erdőégetéses (slash-and-burn, 18/7. kép) mezőgazdasági tevékenységként végzik. Ezekeken a helyeken ui. jóval több pangó víz (pocsolya) keletkezik, melyben a maláriavektor szúnyogfajok fejlődhetnek. A malária kórokozó, az ismert módon, nem képes a kisebb méretű vörösvértestben fejlődni. Ezzel ellentétes a helyzet a nyílt, szavannajellegű területeken folytatott természetessé, mert itt a csapadékvíz elszivárog, a szelekciós nyomás és a heterozigóta egyedek gyakorisága jóval kisebb. A szelekció eredményeként a „malária-rezisztens” egyedek rátermettsége lesz nagyobb (Wiesenfeld 1967). Ha a leírtakat átgondoljuk, belátható, hogy koevolúcióról nincs szó, mert az emberi allélgyakoriságra hat szelekció (adaptáció zajlik), ezzel szemben a malária kórokozóra gyakorolt viszont-hatásról nem tudunk.

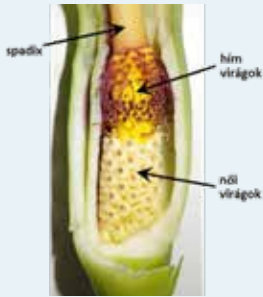


17/15. Jamsz (*Dioscorea alata*, Dioscoreaceae)
© Amit Kumar Srivastava

17.TA1 KÖLCSÖNÖSSÉGI KAPCSOLATOK EVOLÚCIÓJA

17.TA1.1 Pollináció

A növények beporzása specialista vagy generalista beporzók által rendkívül fontos aktivitás az ökoszisztémákban. Míg a generalista beporzók – a fossziliák vizsgálata alapján – már a zárvatermők kialakulása előtt jelen voltak, a specialisták a virágos növények diverzifikálásával egyidejűleg jelentek meg és ma azt tapasztaljuk, hogy a virágos növények kb. 80%-a mutat adaptációt a beporzók irányába (Ramírez és mtsai 2011). Chittka és Menzel (1992) szerint a Hymenoptera rend virágbeporzásra specializálódott fajai már legalább 100 millió évvel korábban rendelkeztek színlátással, mielőtt színes virágok megjelentek. A beporzók adaptálódása a színes virágokhoz a színlátásuk finomra „hangolása” volt. Hasonlóan, a *Helicoverpa* és az *Aphodius* (Scarabaeidae) bogarak, legyek és poloskák vonzódása a szkatolt tartalmazó anyagokra már 150 millió



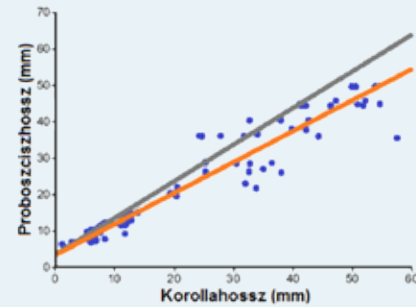
17/16. Egy kontyvirágfaj (*Arum concinnatum*, Araceae) virágának hosszmetsete. Legfelül és középen a bejutást nem akadályozó, de kijutást meggátoló szűrőképletek vannak. A hímvirágok felül, a női virágok alul láthatók. A növény nem önbeporzó, a női virágok nyílnak előbb. A női virágokat a bomló fehérje szagára emlékeztető szag hatására egy másik virágból bejutott rovarok termékenyítik meg, ahonnan pollent szállítva szabadultak ki, amikor a portokok is kinyíltak. Spadix = megnyílt virágoszlop. © Onda és mtsai. (2015), doi: 10.1038/srep08753

éve kifejlődött, míg a beporzási szolgáltatásokat igénybe vevő *Amorphophallus*-, *Sauromatum*- és *Arum*-fajok (Araceae) csak kb. 60 millió éve alkalmazzák a vegyületet csalogatásukra (Schiestl és Johnson 2013). Ezek a példák is azt bizonyítják, hogy a kapcsolatuk nem közös evolúciós folyamat formájában zajlott. A 13. fejezetben leírtakból láthattuk, hogy más kapcsolatokban is gyakran feltételeznek koevolúciót. A virágos növények beporzásánál a koevolúció előfordulása kétségesnek tűnik, sőt egyes esetekben teljességgel ki is zárható.

A pollinációs kapcsolatban gyakran tapasztalható aszimmetria a partnerek közötti morfológiai tulajdonságok megfelelésének hiányára hívja fel a figyelmet (Anderson és mtsai 2010, 17.TA1/1. ábra), de megjelenik más vonásokban is, például a növény nem kínál ellenszolgáltatást nektár formájában, vagy éppen ennek a fordítottja jelentkezik, amikor a viráglátogató csak nektárt visz el, de nem porozza be a növényt.

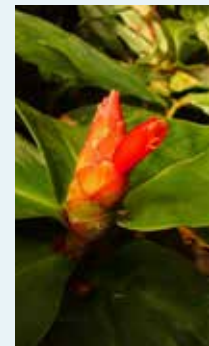
Az alábbiakban azokra az esetekre korlátozzuk a tárgyalást, melyekben a növények pollent kapnak más növény egyedekről egy közvetítő szervezet (élőlény) révén. (Nyilvánvaló, hogy a szélbeporzás esetében semmiféle koevolúció nem történhet.) Ilyenek:

- A két fél közül csak a növénynek jelent evolúciós előnyt a **pontos pollentransfer**, a pollinátornak egyáltalán nem! Téves az az elképzelés is, hogy a viráglátogató szervezetek mind hatékony beporzók. Egy részük egyáltalán nem az! A legtöbb közösségben számtalan nem specifikus



17.TA1/1. ábra. Aszimmetria a rovar-növény pollinációs kapcsolatban. Az ábra morfológiai tulajdonságok [a növények korollájának és rovarok szájszervének (proboszcsisz)] megfelelésének hiányát mutatja. Az ideális összefüggést a szürke színű egyenes mentén elhelyezkedő méretek jelentenék. Ehelyett a kék színű pontok (populációk átlagai) és a hozzájuk tartozó narancssárga színű vonal azt jelzik, hogy a növények korollahossza nagyobb, mint a virágot látogató rovarok szájszervének hossza [Anderson és mtsai (2010) nyomán módosítva].

növényállományban, esetleg a bibe eltömődését és az azonos fajú pollen hiányát okozhatja. Ezért a növény „érdeke” egy meghatározott, magas szintű megbízhatósággal bíró pollinátor speciális vonásaihoz való alkalmazkodás. Ténylegesen tehát a növényi sajátosságok fognak megváltozni, ezért az esetek túlnyomó százalékában **szekvenciális evolúció** zajlik a növény részéről. Néhány speciális kapcsolattól [füge–fügedarazsak (13.TA10), jukka–jukkamoly (13.TA11)] eltekintve, elsősorban a növényfajokon mutatkoznak adaptációk a beporzáshoz (Harder és Johnson 2009). A *Calathea*, *Costus* és *Dimerocostus* orchideafajok és az azokat beporzó hosszú szájszervű *Englossa*-méh-fajok evolúciós kapcsolatáról Borrell (2005)



17/17. kép. *Costus scaber* (Orchidaceae) csöves virágja © Tubifex

- megjegyzi, hogy míg a hosszú nektárcsővel rendelkező orchideafajok egy vagy több méhfajhoz adaptálódtak, addig ez fordítva nem áll fenn. Természetesen koadaptáció sem zárható ki egy már specializálódott viszonyban. Vajon egyoldalú adaptáció vagy reciprok koadaptáció történik-e, nemcsak a virág által szolgáltatott nektár elérhetősége és mennyisége szabja meg, hanem az az igény is a növény részéről, hogy a pollen a beporzó megfelelő testtáján tapadjon, majd egy másik fajtárs bibéjére kerüljön.
- Egyszerű módon megmutatható, hogy a feltételezett pollinációs kapcsolatok gyakran erősen aszimmetrikusak vagy a növény, vagy a beporzó oldalán, mert az interakciók nagy részében nem történik pollentransfer, máskor

viráglátogató van, melyek – mellest – beporzást is végeznek. Úgy tűnik csak kevés növényfaj specializálódott egyetlen beporzó fajra és még kevesebb beporzó specializálódott egyetlen növényfajra. Mindez eleve közösségi kontextusba és így diffúz evolúciós hatások alá helyezi a kapcsolatot (Feinsinger 1983). A túlságosan nagyszámú beporzó faj, melyek más növényfajokat is látogatnak egy adott

pedig nincs jutalom (lásd táblázat). Bár az egyes variációk természetesen **nem** utalnak valós mennyiségi/gyakorisági viszonyokra, ezekben a helyzetekben a szelekció erőssége lényegesen eltér és valószínűleg koevolúció sem zajlik.

Pollen	Nektár	
	Van	Nincs
Van	++	+ -
Nincs	- +	--

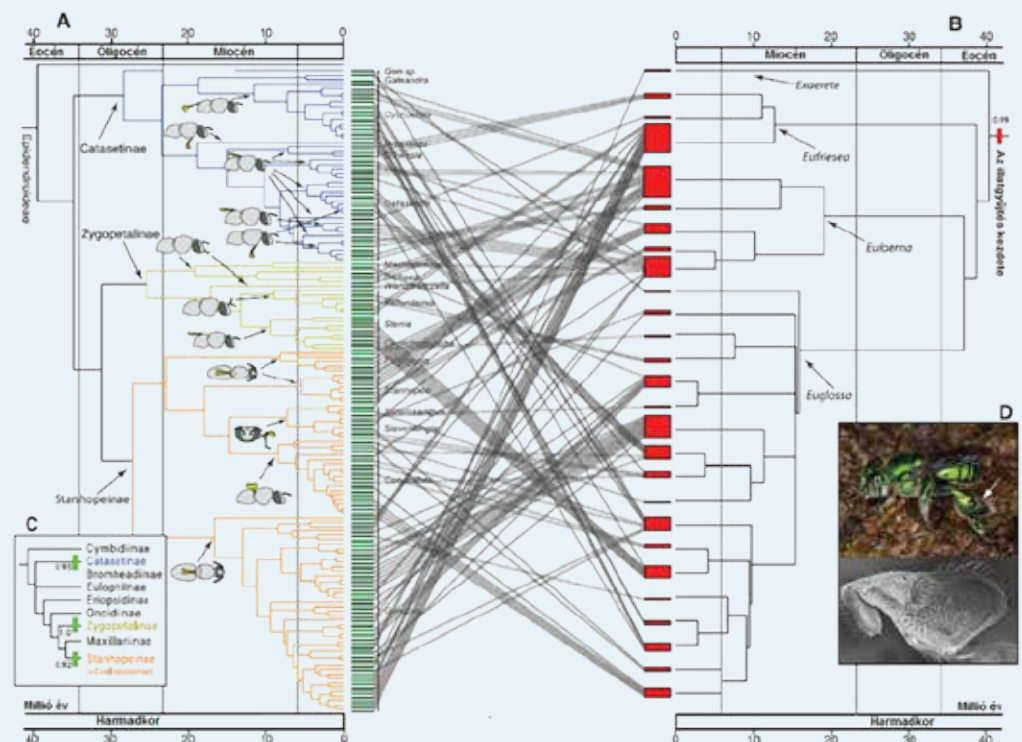
A növény, például több orchideafaj (*Ophrys* genus) esetében ez a beporzó szaporodásával összefüggő megtévesztő szignálok használatát (+ -), a beporzó, például a kék fadongó (*Xylocopa violacea*), esetében pedig a nektárrablást (- +) jelenti. A -- jelzésű variáció nonszensz. Különösen nehézé teszi a kapcsolat evolúciós jellegének megítélését például az újvilági orchideák és a méhfélék családjába tartozó Euglossini tribusz több genusának fajai között kialakult kapcsolat (Ramírez és mtsai 2011). A több mint 600 orchidea fajt kb. 200 *Euglossa*, *Eulaema* stb. nembe tartozó méhfaj hím egyedei porozzák be, amelyek az orchideákról és más növényekről, de bomló anyagokról is, aromatikusan gyűjtnek, melyek a szexuális szelekcióban játszanak szerepet. Mintegy 500 növényi illatanyag fordul elő a méheken. Az orchideák néhány ilyen illatanyag (mindössze 8%-a az 500-nak) szolgáltatásával adaptálódtak a hím méhekhez, egyéb ellenszolgáltatást nem adnak. Az orchideák a szaporodáshoz szükséges fajspecifikusságot azzal biztosítják, hogy a pollináriát a méhfajok különböző testtájékaira helyezik (13.TA1/1. ábra), ahonnan az azonos virágszerkezetű konspecifikus egyed meglátogatásakor kerülhet át a bibére. Vagyis, bár a kapcsolatból mindkét félnek származik előnye, az erősebb kényszerfeltételeknek megfelelő partner az orchidea. A filogenetikai kapcsolatokat feltáró kladogram (17.TA1/2. ábra) nem jelöl reciprok módon specializált kapcsolatot és azt mutatja, hogy a pollinaria tapadási helye a méheken gyakrabban változik a genusok között, mint azokon belül. Kis különbségek az orchideák által termelt illatanyag-profilban

más-más méhfajokat vonzanak, ami azután az orchideák fajképződéshez vezető izolációjának első lépése lehet. Ez a kémiai alapú beporzótáplálás a domináns folyamat és a morfológiai változás, amely a pollinaria eltérő testtájéka való helyezését lehetővé teszi, csak másodlagos. Azt is megállapították, hogy a méhek mintegy 12 millió évvel korábban jelen voltak már azokon az élőhelyeken, ahol az illattermelő orchideák is megjelentek, vagyis az utóbbiak egy már meglévő preferenciát használtak ki.

- Az ún. **pollinációs szindróma**, amely azokat a közös vonásokat foglalja össze, melyeket nem rokon növények mutatnak egy közös pollinátor guilddel kapcsolatban (Pellmyr 2002), eleve arra utal, hogy eltérő rokonsági fokú és ezért csak többé-kevésbé vagy egyáltalán nem hasonló szerkezetű virággal rendelkező növényfajok egy szinten nem szükségszerűen rokon fajokból álló pollinátor csoport anatómiai sajátosságaihoz alkalmazkodtak, vagyis a viszony diffúz jellegű. Adatok azt mutatják, hogy



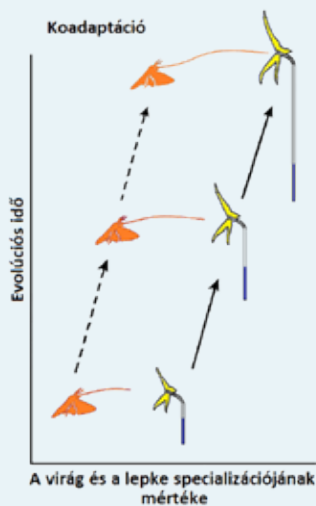
17/18. kép. Kacsafarkú szender (*Macroglossum stellatarum*, Sphingidae) © Charles J. Sharp



17.TA1/2. ábra. Újvilági orchideafajok és ezeket beporzó Euglossini tribuszba tartozó méhfajok filogenetikai kladogramja és egyben kronogramja (amely az evolúciós elválások időpontjait is feltünteti). Az A ábrarészen az orchideák fáját látjuk. A miocén korban történt nagyobb elválási pontoknál feltüntették a pollinaria tapadási helyét a méhek testén (méh sziluettek). Az orchideák jelentős radiációja a felső-miocénre esik. A B részre a méhek filo- és kronogramja. Látható, hogy a kládusok jóval idősebbek, mint az orchidea fajokéi. A C részre azt mutatja, hogy a méhek legalább három független evolúciós alkalommal kerültek pollinációs kapcsolatba az orchideákkal (ezeket a zöld oszlopocskák jelzik) és egyetlen alkalommal evolúciót váltottak az illatgyűjtést (a piros oszlopocskák a B részre jobb felső részén). A D alábbi illatanyagot gyűjtő hím *Euglossa* méhegyed látható, amelynek tibiáján az illatanyagot tároló kosárba mutat a nyíl. Ugyanez kinagyítva látható az alsó képen [Ramírez és mtsai (2011) nyomán módosítva].

a növényfajok túlnyomó többségét több mint két beporzó látogatja. Gondoljunk, például a Magyarországon is honos kacsafarkú szenderre (*Macroglossum stellatarum*), amely relatíve hosszú szájszervvel rendelkezik, ezért sekélyebb és mélyebb korollájú virágokat egyaránt látogathat: muskátli (*Pelargonium zonale*), nyári orgona (*Buddleia davidii*), petúnia (*Petunia*) és számtalan más virág által termelt nektár szerepel étrendjén. A behurcolt és elterjedt nyári orgonát egy sor nappali és éjjeli lepkefaj, légyfaj, bogárfaj, hártýásszárnyúfaj stb. látogatja és a nektár elfogyasztása mellett valószínűleg több-kevesebb sikerrel beporozza. Kizárható, hogy valamennyi felsorolt fajcsoport, anatómiai vonásait tekintve, a nyári orgona beporzására specializálódott volna és koevolváltságban lenne a növényvel. Ez több, itt nem tárgyalt, okból következően is valószínűtlen, melyek közül csak egyet említünk: ez a Kínában és Japánban őshonos növény a közép-európai régióban behurcolt fajnak minősül, így a szendernek vagy más fajoknak kapcsolata sem lehetett vele korábban.

Howe és Westley (1988) szerint ahhoz, hogy a pollináció koevolúcióként jelenjen meg, három feltételnek kell teljesülnie:

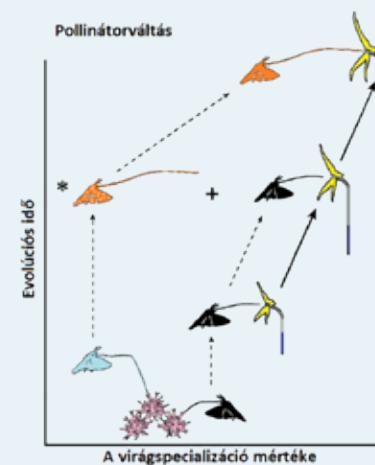


17.TA1/3. ábra. Az *Angraecum sesquipedale* csillagorchideaafaj és feltételezett kizárólagos beporzója, az extrém hosszú pödörnyelvel rendelkező *Xanthopan morgani praedicta* szenderalfaj kapcsolatának feltételezett ábrája. A nem beporzó viráglátogatók távoltartása miatt az egyre hosszabbodó virágsarkantyúra adott válasz a szintén hosszabbodó szájszerv. Ez a folyamat a „fegyverkezési verseny” változatnak (koadaptációnak) felel meg. A szaggatott egyenesekkel rajzolt nyilak a szenderlepkék, a folytonos vonalúak az orchidea evolúciós lépéseit jelzik [Wasserthal (1997) nyomán módosítva].

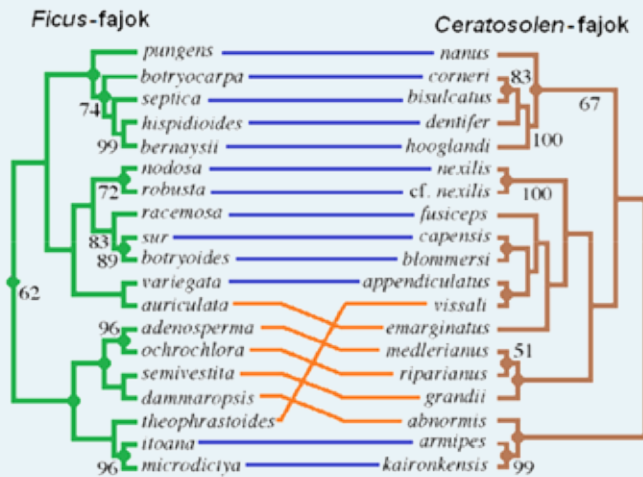
- tartós kapcsolatra van szükség növény és beporzó között, amely olyan előnyökkel jár mindkét fél részére, ami túlélésükre is kihat;
- azok a tulajdonságok, amelyek a kapcsolatot befolyásolják, örökölhetőek legyenek;
- a populációk szerkezete tegye lehetővé a koevolúció evolúcióját. Ez a populáció genetikai szerkezetére utal, vagyis a genetikai differenciálódást (démek keletkezését) és az adaptáció (specializáció) lehetőségét jelenti, amely az egyes démek közötti eltérő szelekciós hatás eredménye lehet (10.TA5.2).

Az alternatív hipotézisek fontosak és még az alábbi példa sem bizonyítja a szoros koevolúciós kapcsolat fennállását. A Madagaszkáron honos *Xanthopan morgani praedicta* szenderalfaj pödörnyelvének hossza éppen megfelel azon rovarfaj nyelvme-
retének, melyet Darwin ugyan

nem látott, de egy csillagorchideaafaj, az *Angraecum sesquipedale* beporzójaként megjósolt (13/2. kép). Az orchidea sarkantyúja és a szender pödörnyelve egyaránt kb. 25 cm. A kapcsolat vizsgálatának esetenként igen bonyolult részleteit mellőzve, az a kérdés merül fel, hogy milyen módon evolválódhat egy ilyen extrém sajátosságokkal jellemezhető viszony. A kézenfekvő magyarázat a koevolúciós verseny lenne, amelyben a két résztvevő speciáció nélküli koadaptációja („fegyverkezési verseny”) mutatkozik a többi, illegitim szenderfaj ellenében, melyek beporzást nem, vagy nem bizonyosan végeznek, ellenben a nektárt elviszik. Az extrém hosszú növényi sarkantyú, amely meghatározott mennyiségű nektárt raktároz, csak a leghosszabb pödörnyelvű szenderfaj, a *X. morgani praedicta* számára elérhető és a beporzáshoz a lepkének a nyelvét teljes hosszán a sarkantyúba kell vezetnie, mert a pollinariumnak a fej közelében kell megtapadnia, ui. csak ez biztosítja a pontos átvitelt. A 17.TA1/3. ábra mutatja ezt a szelekciós folyamatot. Ellenben az alternatív magyarázat is teljes mértékben kielégíti a darwini evolúciós szempontokat. E szerint az élőhelyen rendelkezésre áll a különböző hosszúságú pödörnyelvel rendelkező szenderfajok készlete, melyek **generalisták**, tehát különféle típusú virágokat látogatnak, többek között a csillagorchideát is, de az utóbbin nem végeznek pontos és rendszeres beporzást hosszú pödörnyelvű fajok kivételével. A növény fokozatos növeli a sarkantyú méretét a hatékony beporzás érdekében és ez a folyamat különösen felgyorsul, ha az élőhelyen egy extrém hosszú szájszervű lepke is jelen van, melyre a növény specializálódhat (jelentős, de csak ezek számára elérhető nektármennyiséget szolgáltatva). Ez a pollinátorváltás látható a 17.TA1/4. ábrán, melyet egy másik pollinációs rendszerben ki is mutatnak (Whittall és Hodges 2007). A váltás egyoldalú, mert a növény egyetlen, a beporzást is elvégző rovarrá támaszkodik, mintegy „befogja” azt. A viszony aszimmetrikus, mert a növény alkalmazkodik egy, az élőhelyen már jelen lévő speciálisan hosszú szájszervű rovarhoz. Emiatt koevolúció sem történt (Jermy 1999).

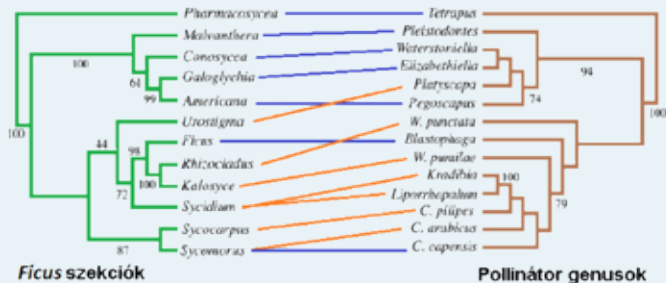


17.TA1/4. ábra. Alternatív magyarázat az *Angraecum sesquipedale* csillagorchideaafaj és feltételezett exkluzív beporzója, a *Xanthopan morgani praedicta* szenderalfaj kapcsolatának kialakulására. Az élőhelyen előforduló eltérő hosszúságú szájszervvel rendelkező generalista szenderfajok közül a leghosszabb szájszervű (csillag) gazdaváltással az orchidea egy közbülső állapotára vált. Az ennek megfelelő hosszúságú virágsarkantyú-méretet a növény gyors adaptációval éri el és teszi egyetlen beporzójává a szenderfajt. A pozitív jel az ábrán azt mutatja, hogy egy adott adaptációs szakaszban még több szenderfaj is látogathatja a virágokat. A szaggatott egyenesekkel rajzolt nyilak a szenderlepkék, a folytonos vonalúak az orchidea evolúciós lépéseit jelzik [Wasserthal (1997) nyomán módosítva].



17.TA1/5. ábra. Fügefajok (*Ficus* spp.) és a *Ceratosolen* genus pollinátor darázsfajainak filogenetikai kapcsolatai a kutatók szerint jó egyezést mutatnak, bár gazdaváltások (narancssárga vonalak) is felfedezhetők. A fűgefajok esetében nukleáris riboszóma ITS, a darazsaknál mitokondriális COI szekvenciákat használtak. A zöld és barna pontok a kospeciációs nóduszokat, a számok a kospeciáció százalékos valószínűségeit jelzik [Weiblen és Bush (2002) nyomán módosítva].

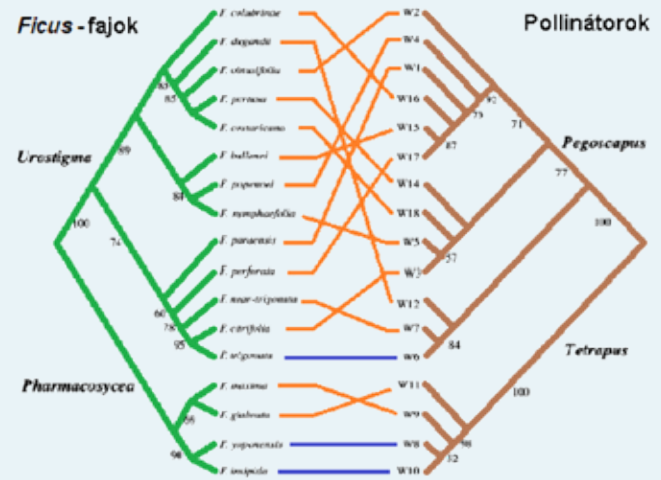
A fűgefajok (*Ficus*, Moraceae)- és fügedarázsfajok (Agaonidae, Hymenoptera) mutualisztikus pollinációs kapcsolatát sokáig a szoros, páros koadaptációs és kospeciációs koevolúció mintapéldájaként tartották számon (13.TA10). A lényegében növény és rovar morfológián alapuló analízis még fajszintű koevolúciót igazolt. A korai molekuláris genetikai ismereteket hasznosító analízisek is megerősítették a feltételezett kokladogenezist. Ha a vizsgálatot csak egyetlen darázs genus fajaira korlátozzuk, valóban példaszzerűen kongruens fát kapunk (17.TA1/5. ábra). A későbbi vizsgálatok azonban aláásták a szigorú értelemben vett kospeciáció elméletét. Minél magasabb taxonómiai szinten végezzük az analízist, annál több megegyezés kellene kapjunk.



17.TA1/6. ábra. Füge-szekciók (a genus és faj közötti taxonómiai egységek) és pollinátor darázs (Agaonidae család) filogenetikai kapcsolatainak összehasonlítása. A pollinátorok között a C a *Ceratosolen*, a W a *Wiebesia* genusoknak megfelelő rövidítés. A két kladogram nem feleltethető meg teljes mértékben egymásnak. Néhány füge-szekció két beporzó fajjal is kapcsolatban van. A narancssárga vonalak gazdaváltást jelentenek [Machado és mtsai (2005) nyomán módosítva].

Ellenben a genetikailag jól definiálható genus szintű fügedarázs és genetikailag kevésbé jól definiálható szubgenusszintű fügefajok csoportjai között a megegyezés hiánya (inkongruencia)

mutatkozott (17.TA1/6. ábra, Machado és mtsai 2005). Az utóbbi a *Ficus*-fajok közötti gyakori hibridizációra utalt. Ez megkérdőjelezte a szigorú értelemben vett kospeciációt. Ha ugyanis az utóbbiak léteznének, akkor a koadaptációs dinamika független lenne az egyes vonalakon. Ezek eltérése „lazább” koevolúciót, kolonizációs, hibridizációs és génintrogressziós jelenségeket eredményezne. A legújabb [COI és II (citokrom-oxidáz), Tpi (trióz-foszfát-izomeráz) és G3pdh (glicerol-3-foszfát-dehidrogenáz) alapú] vizsgálatok eredményei (17.TA1/7. ábra) azonban már ezeket az összefüggéseket is megkérdőjelezi, nem képesek a meglévő inkongruenciák feloldására, sőt ezek fokozottan



17.TA1/7. ábra. Az *Urostigma* és *Pharmacosycea* füge-szekciókhoz, valamint a *Pegoscapus* és *Tetrapus* pollinátor genusba tartozó fajok molekuláris filogenetikai fájainak összehasonlítása. A W1-18 kódok a beporzó darázsfajok jelölője. A két kladogram szignifikánsan nem feleltethető meg egymásnak, azaz a növény és pollinátor filogenetikai kapcsolata nem tekinthető egyezőnek. Számtalan gazdaváltás fedezhető fel [Machado és mtsai (2005) nyomán módosítva].

előtérbe kerülnek. A kladogram azt mutatja, hogy ősi gazdaváltások fordultak elő: például a *Ficus* és a *Sycidium* szubgenusokat beporzó darazsak nem közeli rokonok, bár a növények azok. A kospeciáció nem domináns mintázat. Egyre több darázsfajról derül ki a specificitás bizonyos hiánya, ami inkongruens kladogramot eredményez. A világosabb kép kialakulásának nem kedvez a darazsak gazdaváltása és a *Ficus*-fajok közötti gyakori hibridizáció, hacsak nem másfajta evolúciós kapcsolatot tételezünk fel.

Az előbbi (füge–fügedarázs) és a szintén gyakran tárgyalt jukka–jukkamoly (13.TA11) kapcsolatot az irodalom „költéspollinációnak” nevezi, mert a beporzó szervezetek egyidejűleg a beporzással, magkezdeményekbe raknak tojásokat. A kapcsolatot a lerakott tojások és a növény által abortált magkezdemények relatív aránya szabályozza. Áttekintve az ilyen jellegű viszonyok filogenetikai hátterét, Hembry és Althoff (2016) megállapítja, hogy szoros kongruencia csak magasabb taxonómiai léptéken áll fenn, nagyon kevés a bizonyíték a kospeciációra és egyáltalán nem tapasztalhatunk *sensu stricto* kospeciációt fajpárok között.

Bár előfordulhat kriptikus speciáció, a filogenetikai fák túlnyomó része gazdaváltásokat mutat.

17.TA1.2 Mímikri

A mímikri, sokfélesége [részletes elemzések 40-50 fajtáját tartják számon, Pasteur (1982)] és látványossága okán, kedvelt témája az evolúciós ökológiai, etológiai, biogeográfiai stb. vizsgálatoknak. Az 1800-as évek végétől két alaptípust tartják számon, a **Bates-** és **mülleri-mímikrit**. Az előbbi esetben egy nem kellemetlen ízű vagy nem mérgező faj utánóz egy kellemetlen ízű, vagy mérgező modellt, a mülleri-mímikri esetében két vagy több többé-kevésbé kellemetlen ízű vagy mérgező faj konvergens evolúciójáról van szó. Az utóbbi 20 év alatt azonban jelentős új eredményeket publikáltak ezen a területen és a nézőpontok is megváltoztak. Például lényeges fordulatot jelent az a gondolat, hogy ha a két mímikri típust nem a fogyaszthatóság, hanem a rátermettségre gyakorolt hatás szempontjából tekintjük, akkor ezek nem különböznek egymástól. Ez azért áll fenn, mert a mülleri-mímikri esetében, hacsak kismértékben is, de eltér a résztvevő két vagy több faj fogyaszthatósága, vagyis az egyik faj **parazitálja** a másikat (kvázi-Bates mímikri keletkezik), azaz nem tekinthető koevolvált kölcsönösségnek (Mallet 1999). Mindkét esetben a relatív gyakoriságok jutnak döntő szerephez. Ebből persze az is következhet, hogy mülleri mímikri egyáltalán nem is létezik. A mai felfogás a Bates- és mülleri- mímikrit egy fogyaszthatósági gradiens mentén rendezi el a parazitizmus–kommenzalizmus–mutualizmus kontinuum mentén (Gilbert 1983).



17.TA1/8. ábra. A mímikri két szakaszban lejátszódó keletkezése Nicholson elmélete szerint. Az első szakaszban az utánzónak egy jelentős génhatás (mutáció) eredményeként a modellhez való olyan mértékű hasonlóságra kell szert tennie (a sötét térfélre kell jutnia a fenotípusnak), amely már valamilyen fokú védelmet nyújt a ragadozók ellen, majd további kisebb mutációk sorozatán keresztül (2. szakasz) az adaptív csúcstól kell elérnie. A vízszintes szaggatott vonal azt a rátermettség szintet jelenti, amely fölött az utánzó már valamilyen fokú védettséget nyer, de ez még nem biztonságos [Orr (1998) nyomán módosítva].

Általában feltételezik, hogy a Bates-mímikri koevolúció eredménye. De hol a reciprocitás és milyen előnye származik a modellnek a kapcsolatból? Ebben az esetben is inkább parazitizmus körébe sorolható a viszony. A hatás populációdinamikai

szinten jelentkezik, mert az utánzó csak addig élvezi a nem ehető fajra hasonlítás előnyét, ameddig ritkább, mint a modell. Ha gyakoribb, a modellt is fokozott ragadozás éri. A szelektív hatást a modell részéről kifejtett szelekció jelenti az utánzó felé, amennyiben a hasonlóság nem megfelelő fokú. Ugyanakkor a hatékonyság érdekében már kezdetből fogva nagyfokú hasonlóságot kell elérni. Azaz egy „szupergén” hatása szükséges ahhoz, hogy a modell mintázatához kellő közelségbe jusson az utánzó, majd azt követően adaptív (mikroevolúciós) változások során tökéletesedik a hasonlóság (Nicholson 1927 és a 17.TA1/8. ábra). [Később JRG Turner az 1970-es évek végétől végzett részletes vizsgálatokat (pl. Turner 1977) a mímikri genetikai hátterére vonatkozóan.] A Bates-mímikri polimorfikus alakjainak (pl. a *Papilio dardanus* nőstények, 15/8. kép) megjelenése kezdetből fogva új, szorosan kapcsolt, színeket meghatározó génekhez van kötve, vagyis alfajsztípusú mutációkhoz. Az alfaji polimorfizmus azonban ritka a Bates-mímikriben, mert nagyon erős szelekciós szűrők működnek. Amennyiben a modell megváltozna azért, hogy az utánzó populációdinamikai terhértől megszabaduljon, az utánzó utoléri. Mégis, ebben az esetben is, két érv is szól amellett, hogy **nincs koevolúciós verseny**: (a) Az utánzó evolúciós sebessége sokkal nagyobb, mint a modellé, mert előnye az utánzásból sokkal jelentősebbek. Emiatt a modell, még ha evolvál is új mintázatokat, nem képes elszökni. (b) Tekintettel arra, hogy a modellen van a nagyobb szelekciós nyomás, minden ritka variáns gyorsan eliminálódik. Ezáltal a modell mintegy fenotípusa foglyává válik.

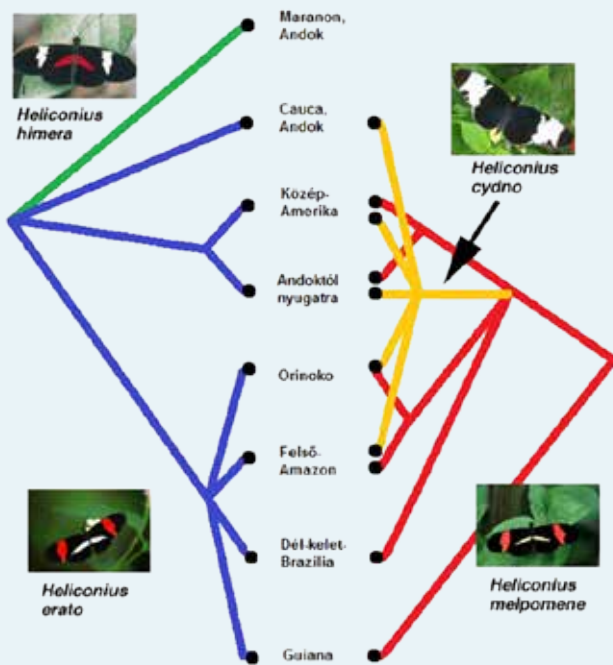


17.TA1/1. kép. Mímikri gyűrű Ithomiinae (Nymphalidae) lepkefajok között Ecuadorban: az ún. „tigris” mímikri-komplex [Beccaloni (1997) nyomán módosítva].

Ebből a helyzetből a modell számára két kiút adódhat: az egyik, hogy egy ún. „mímikri gyűrű” formálódik a szelekció hatására, melynek tagja lesz (Joron és Mallet 1998). [A **mímikri gyűrű** a mülleri-mímikri azon változata, amelyben szimpatikus fajok konvergens evolúció során közös figyelmeztető mintázatot evolváltnak. Ilyen például az Ecuadorban honos, a Nymphalidae család Ithomiinae alcsovéjába tartozó lepkék

mimikri gyűrűje, annak is az ún. „tigris-komplexe”, melyben nyolc faj vesz részt (17.TA1/1. kép.) A másik lehetőség szerint a genetikai sodródás (drift) következtében lecsökkenő genetikai variáció lehetővé teszi, hogy az utánzó elől „megszökjön”. Összességében tehát a koevolúciós folyamat akadályozva lesz, mert a modell változatait a gyakoriságható s szelektió eltünteti a populációból. Populációdinamikai szempontból is csökken a koevolúció lehetősége, mert a modell rendszerint nagyobb denzitásban található, mint az utánzó, ezért az utánzó interspecifikus hatásai kisebbek lesznek.

Már említettük, hogy a mülleri-mimikri eltérő mértékben aposzematikus fajok együttese, tehát a lehetőség fennáll a szelektív predációra, mert az előbbiekkal ellentétben, a mülleri-mimikri esetében előfordul a polimorfizmus és nagy geográfiai területeken két vagy több faj nagyszámú alfaja **mimetikus rassz-komplexet** képez. A fentiek értelmében azonban felvethető, hogy a helyzet ekkor már valójában kvázi-Bates-mimikri. A koevolúció elvben tehát lehetséges, mivel a rasszok konvergálnak egymás felé. Az egyik legismertebb ilyen komplex a dél-amerikai *Heliconius* nappali lepkék körében két gyakori fajuk, a *H. melpomene* és a *H. erato* részvételével keletkezett. A két faj meglepő mértékben hasonlít egymásra, mindazonáltal mindkét fajnak 14 és 15 egymástól nagyon különböző földrajzi rassza él átfedően. Ez azért furcsa, mert a leghatásosabb védelmet a



17.TA1/9. ábra. Négy *Heliconius*-faj földrajzi rasszainak egyszerűsített kladogramja. Az mtDNS szekvenciák alapján készült fa azt mutatja, hogy a *H. erato* és *H. melpomene*, melyek egymást mimetizálják, ahol előfordulnak, nem rendelkeznek közös evolúciós és biogeográfiai múlttal. Ez cáfolja azt a hipotézist, mely szerint egy közös ősi mintázatból koevolúciós vagy kodifferenciációs folyamatban érték volna el a mai állapotot. A fekete pontok a kládusok végein a földrajzi rasszokat jelölik [Joron és Mallet (1998) nyomán módosítva].

ragadozók ellen akkor várhatnánk, ha csak egyetlen fenotípus létezne. Mivel rokon fajokról van szó, az valószínűsíthető, hogy a szárnymintázatokért felelős közös genetikai háttér következtében a filogenetikai fák hasonlóak és a mimikri koevolváló **parallel rasszformálódás** útján jöhetett létre. Az mtDNS molekuláris genetikai (COI és II) vizsgálata alapján készült kladogram (17.TA1/9. ábra), amelybe két másik rokon fajt, a *H. himera*-t és *H. cydno*-t is bevették, azonban azt mutatja, hogy a fajoknak nincs közös evolúciós és biogeográfiai története, vagyis nem közös ősi szárnymintázatból koevolváló csoportok (Brower 1996). A különböző földrajzi rasszok kladogramja nem jelez koevolúciót bizonyító megfelelőt. A *H. erato* az Andok vidékéről, a *H. melpomene* Guyana területéről származik. A rasszok az elmúlt kb. 200 ezer évben alakultak ki, a konvergens fenotípusok a fajok között és a fajokon belül pedig egymástól függetlenül evolválóak. Elméleti megfontolások alapján azonban feltételezik (Mallet 1999), hogy a mülleri-mimikri tagjai eltérő mértékben fogyaszthatók a predátorok számára, ezért inkább **advergienciáról**, azaz az egyik faj egyoldalú evolválásáról, semmint szimmetrikus konvergenciáról van szó. Ez ismét nem más, mint a Bates-mimikri kialakulási folyamata. Emiatt a koevolúciós folyamat is, ha lenne, aszimmetrikusan jelenne meg, vagyis inkább **követő evolúciónak** minősülne. A kérdéskör egyik legismertebb kutatója skeptikusan jegyzi meg: „... nincs meggyőző bizonyíték, ..., koevolváló kölcsönös konvergenciára” (Mallet 1999).

A fentiek mindössze elvi alapokon, a koevolúció szempontjából tekintették a kérdést a legismertebb mimikri-típusok alapján. Fontos tudni, hogy a mimikri számtalan formája és a résztvevő élőlénycsoportok mind speciális problémákat vetnek fel, melyeket külön-külön kell értékelni, hogy általános következtetések felé haladjunk.

A legtöbb és talán a legrészletesebb vizsgálatokat a mimikri területén kétségtelenül a rovarokon végezték, azonban más kapcsolatfajtákban, például költésparazitizmus (11.TA2), is felvetődik, vajon koevolúció eredménye-e a frissen kelt fiókák szájmintázatának (11/22. kép) vagy testszínezetének nagyfokú hasonlósága a különböző kakukkfajok és gazdafajaik kapcsolatában. Langmore és mtsai (2011) szerint nem világos, hogy például a *Vidua*-pintyek és a *Molothrus rufoaxillaris* kakukkfaj esetében a gazdafaj fiókákhoz való hasonlóság koevolúció (valójában koadaptáció) eredménye-e, válaszul a gazdaállat diszkriminációs képességére, vagy pedig egy a gazdaszülő és utód között már meglévő kommunikáció kihasználása a gazda és parazita fiókák közötti, táplálékért folyó verseny fokozására. Másfelől, a költésparazitizmus által a gazdafajra háruló igen jelentős rátermettségköltségek ellenlépéseket váltanak ki, ezért ezt a kapcsolatot sokan a „fegyverkezési verseny” klasszikus területének tekintik (pl. Soler 2017). A koevolúciós fegyverkezés mellett azonban alternatív állapot lehet egy olyan evolúciós egyensúly fenntartása is, amit a gazda védekezésének relatív ráfordításai és megtérülési határoznak meg (Feeney és mtsai 2014). (Megjegyzés: a 13.TA9-ben tárgyalt kölcsönösségi kapcsolat erősen aszimmetrikus jellegű és a koevolváló kölcsönhatás hiányát bizonyítja.)

17.TA2 ANTAGONISZTIKUS KAPCSOLATOK EVOLÚCIÓJA

17.TA2.1 A herbivor rovarok és a növények kapcsolatának evolúciója

A kapcsolat evolúciójának vitás kérdései a következő témákkal függnek össze:

- A növények és herbivorok alapvető érintkezési felülete a **növényi másodlagos anyagcseretermékek (MNA-k)** (Karinho-Betancourt 2018). A két fél közötti szelekciós hatások elsősorban ezek diverzitását, funkcióit, mennyiségi viszonyait, indukálhatóságát érinthetik. A kérdések egyike, hogy a növényi kémiai arzenál vajon nagyjából a herbivor hatás, vagy herbivoroktól független tényezők eredménye-e? Ha az előbbi igaz, vajon ugyanilyen változatosságban állt rendelkezésre? A vegyületek jelenléte különböző ökológiai környezetekben nincs kizárólagosan a herbivorok hatásához kötve. Számátalan más funkciót is ellátnak vízi és szárazföldi élőhelyeken. Egyes szerzők szerint a növényi kémia valójában nem is a rovar herbivorok, hanem a mikroorganizmusok ellen irányul (Cornell és Hawkins 2003). A mikroevolúciós koadaptáció, a parallel és a szekvenciális evolúció egyaránt lehetséges.
- A második probléma a kapcsolat két részvevőjének **evolúciós kora**. A szárazföldi növények devon- [420-359 millió (M) év] és karbon-kori (kb. 350 millió év) megjelenését követően néhány ősi rovarrend (Orthoptera, Coleoptera, Hemiptera) is feltűnik a karbon, perm és triász időszakban (300-200 Mév). A virágos növények nagymértékű diverzifikációja az alsó-kréta (kb. 135 Mév) időszaktól kezdve többé-kevésbé egybeesik a növényevő rovarok fajgazdagságának jelentős növekedésével. Ugyanakkor újabban a zárwatermők evolúcióját, konkrétan az első virágok megjelenését már 215 M évvel ezelőttre (felső-triász) teszik. A gerinces herbivorok első csoportja a különböző méretű őshüllők voltak, melyek kihalása nagyjából egybeesik a virágos növények jelentős mértékű diverzifikációjával (kréta), vagyis azt nem befolyásolhatták. A másik nagy herbivor csoport, az emlősök diverzifikációja a paleocénben (kb. 60 Mév) mutatkozik, vagyis nincs kapcsolata az emlős herbivorokkal sem. Ezért a növényi diverzifikációt elsősorban a rovarok szelekciós nyomásával, de a pollinációval is összefüggésbe hozzák és koevolúciós folyamatnak tekintik. A vita az utóbbi jogosságát vonja kétségbe.
- Amennyiben elfogadjuk, hogy a rovarok lennének a virágos növények diverzitásának hajtóereje a fent ismertetett „megszökés-és-radiáció” esemény sorozat szerint, egy további probléma jelentkezik a szelekciós hatás szempontjából: ez a **generációs idők** közötti különbség (Freeland 1986). A hosszabb generációs idejű élőlény fogja megszabni az evolúciós hatások jellegét. Ha igen jelentős eltérés adódik az életciklusok hosszában, akkor egészen más

folyamatokat kell feltételeznünk a kapcsolat mögött, mint a sematikus „fegyverkezési versenyt” (arms race).

- Az előbbi problémával kapcsolatos a herbivorok által **elfogyasztott zöld növényi biomassa alacsony mennyisége**. Mint az ismeretes, ennek mértéke alig éri el a 10%-ot, tehát a növényre gyakorolt szelekciós hatás csekélynek látszik. Ennek különféle okai vannak, többek között a növényi szövet alacsony tápértéke és emészthetősége, ugyanakkor a ragadozók által a herbivor-szintre gyakorolt populációs szabályzás, mint ahogy azt Hairston és mtsai (1960) feltételezték, lényeges szerepet nem játszik. Vizsgálatok azt mutatják, hogy a növényi biomassa csökken a nagytestű herbivorok kizárásával (McNaughton 1976). Kérdés, hogy a rovar herbivorok képesek-e ilyen szelekciós hatást kifejteni? Azonban az is tény, hogy a herbivor rovarok kis testméretük és táplálkozási specializációjuk következtében speciális növényi részeket (hajtás, gyökér, virág és termés) érnek el, így hatásuk bizonyosan nem arányos saját biomasszájukkal és a biomassa-vesztéssel, melyet okoznak. A nagymértékű lombfogyasztás hatása sem feltétlenül azonos a speciális növényi szövetekben okozott károkkal. Ennek a kérdésnek azért van nagy jelentősége, mert a fogyasztási adatok alapján úgy látszik, hogy a herbivor rovarok szelekciós hatása gyenge és változó ahhoz, hogy a növényi evolúciót irányíthassa (Jermy 1984, Rausher 1996, Cornell és Hawkins 2003).
- Centrális kérdés a **táplálkozási specializáció** oka és elterjedtsége a rovar herbivorok között. Mint már említettük, a specialisták aránya 70% körül lehet. Logikai alapon is, evolúciós időben ezek számaránya csak növekedhetett, mert újabb tápnövények elfoglalása csak specializáció útján vált lehetővé. Tizenöt herbivor rovarcsoport filogenetikai vizsgálata szerint a generalista–specialista átmenet mértéke 1,4-szer nagyobb volt, mint fordítva (Nosil 2002). Közvetlen okait egy adott rovar- és növényfaj esetében elsősorban viselkedési (felismerés és információ feldolgozás), másodsorban fiziológiai és fitokémiai alapokon meg tudjuk magyarázni, azonban ez csak részleges, vagy semmilyen választ nem ad evolúciós kérdésekre. Például arra, hogy a specialisták elméletileg egyre növekedő száma ellenére miért olyan gyakoriak a generalista fajok is? Lehetséges, hogy a specialisták kihalási rátája is magasabb? Az ellentmondást Janz és Nylin (2008) az ún. **oszcillációs hipotézissel** kísérli megmagyarázni. E szerint a specialisták időről-időre a gazdakör kiterjesztésével generalistákká válnak, majd ezek ismét specializálódnak. Kevés, jól dokumentált **speciációs** esetet ismerünk a herbivor rovarok esetében (Berlocher és Feder 2002), ami filogenetikai és ökológiai kényszerfeltételek hatása mellett az esetleg alacsony genetikai variációra hívja fel a figyelmet. Ennek hiányában a fajok mintegy evolúciós múltjuk foglyai maradnak (Futuyma és mtsai 1995). Erre utal a kongenerikus növényfajok (szerv és szövetfeleségeiket is tekintve) nagyfokú „kihasználatlansága” olyan rovarfajok által,

melyek egyébként néhány rokon növényfajon jelen vannak. A nőtény rovar tojásrakási preferenciája és a lárva táplálkozási/fejlődési sikere között aszimmetria feszül. Ez abban jelenik meg, hogy a lárva rendszerint több növényfajon is kifejlődhet, mint amely(ek)re a nőtény tojást rak. Másfelől, a nőtény véletlen vagy szándékos tojásrakása idegen növényfajra esetleg új növények tápnövénykörbe vonását célozhatja (Nylin és Wahlberg 2008), melynek szimpatrikus fajképződés lehet eredménye. A gazdanövény-speciálizáció evolúciója a rovarok autonóm folyamata, melyet a növény csak akkor alakít, ha már az új növényi kládusra való átjutás megtörtént, amihez azonban mutációk szükségessé válnak (Jermy 1991, 1993). A növények által keltett „adaptív mutációk” (Shapiro 1995) kérdése kizárható vagy igen csekély valószínűségű. Valószínűbb, hogy a rovarkládusok genomikus változásokra hajlamos vagy kevésbé hajlamos vonásokkal jellemezhető (Schoonhoven és mtsai 1998), ami sztochasztikus jellegénél fogva megmagyarázhatja a fajkeletkezés mértékében mutatkozó különbségeket.

Az említett kérdések illusztrálására néhány példát ismertetünk.

A virágos növények megjelenését és a rovarcsaládok számának növekedését a triász időszakra a 17.TA2/1. ábra mutatja. A zárvatermők diverzifikációját általában az alsó-kréta időszakra (kb. 135 Mév) teszik. A két csoport nagyjából egyidejű diverzifikációja szolgált korábban érvként arra, hogy a herbivor rovarok voltak a növényi diverzifikáció hajtóerői. Ezt a leegyszerűsítő állítást egyre több tény vonja kétségbe, többek között az, hogy nincs jelentős rovardiverzitás-növekedés ebben az időszakban paleontológiai leletek alapján (Labandeira és Sepkoski 1993, Labandeira 1997). A rovarok néhány csoportjának diverzifikációja kb. 100 M évvel megelőzte a zárvatermőkét. A molekuláris ökológiai vizsgálatok azonban kimutatták, hogy a növényi radiáció is korábban, közel egy időben indult a rovarokéval. Ugyanakkor a rovarrendeken belül sem volt egyenletes a fajképződés. A korai zárvatermők azonban nem voltak abundánsak és szélesen elterjedtek, ennél fogva ökológiailag jelentősek, ezért nem játszhattak jelentős szerepet a rovardiverzitás növelésében (Smith és mtsai 2010). A nagy fajdiverzitás-változások a rovarbeporzás megjelenésével történtek

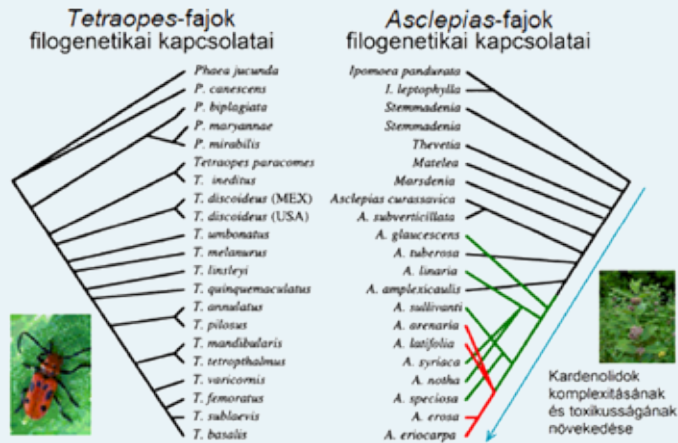


17.TA2/1. ábra. A rovarcsaládok száma a földtörténeti korokban. A piros nyíl a legújabb kutatások alapján azt a geológiai időt (kb. 215 millió év) jelzi, amikor a virágos növények legelső képviselői megjelenhettek [Schoonhoven és mtsai (1998) nyomán módosítva].

portjának diverzifikációja kb. 100 M évvel megelőzte a zárvatermőkét. A molekuláris ökológiai vizsgálatok azonban kimutatták, hogy a növényi radiáció is korábban, közel egy időben indult a rovarokéval. Ugyanakkor a rovarrendeken belül sem volt egyenletes a fajképződés. A korai zárvatermők azonban nem voltak abundánsak és szélesen elterjedtek, ennél fogva ökológiailag jelentősek, ezért nem játszhattak jelentős szerepet a rovardiverzitás növelésében (Smith és mtsai 2010). A nagy fajdiverzitás-változások a rovarbeporzás megjelenésével történtek

(17.TA1.1). Az egyes rovarcsoportok és gazdanövényeik evolúciós megjelenése és diverzifikációja között azonban esetenként jelentős időbeli különbségeket tapasztalhatunk. A legidősebb ismert lepkefossilium 48 M éves, azonban úgy gondolják, hogy a nappali lepkék diverzifikációja a kréta-paleocén határon, kb. 66 M éve történt. Néhány növénycsalád (Urticaceae, Rutaceae, Apocynaceae, Apiaceae) diverzifikációja ekkorra már lezajlott, tehát a lepkék radiációja már ezeken történt (Janz és Nylin 1998). Ezt a molekuláris genetikai vizsgálatok több esetben megerősítik, ami azt jelenti, hogy a szóban forgó herbivor rovarcsalád nem befolyásolhatta a növényi diverzifikációt, annak hajtóereje nem lehetett. Vagyis a **szekvenciális kolonizáció** lehet ésszerű magyarázat ezekben az esetekben. A Brassicales (Capparales) kb. 85-90 M éve jelent meg (Wikström és mtsai 2001). Az eredetileg a Fabales renden élt fehérlepkék csoportja egy kulcsinnováció, az ún. NSP (nitril-specifier protein) detoxifikációs mechanizmus megjelenés után, **gazdaváltással** foglalta el a Brassicales rendet majd fajképződés zajlott ezeken. (Ez a detox-rendszer a lárvák közepbelében a káposztafélékben található glükoszínolátok toxikus lebontási termékeiből ártalmatlan nitrileket készít.) Az alsó-kréta többségének kora azonban csak kb. 40 Mév (Wheat és mtsai 2007). A filogenetikai kapcsolatot tehát nem kospeciació, hanem sorozatos gazdaváltások és specializáció (mikroevolúciós adaptáció) jellemzi (Braby és Trueman 2006). Hasonló következtetésre jutottak Lopez-Vaamonde és mtsai (2006) a levélaknázó molyok és Gómez-Zurita és mtsai (2007) az egyik legnagyobb fajszerű bogárcsalád, a levélbogarak (Chrysomelidae) esetében is. A gazdanövények radiációja millió évekkel megelőzte az említett rovarcsoportokét.

A filogenetikai szempontból eddig részletesen tanulmányozott legalább kéttucatnyi herbivor rovar-növény kapcsolat között mindössze két esetben mutattak ki szoros, kongruens kladogramot. Ezek a *Phyllobrotica* (Chrysomelidae)–*Scutellaria* (Lamiaceae) (Farrell és Mitter 1990) és a *Tetraopes* (Cerambycidae)–*Asclepias* (Asclepiadaceae) (Farrell és Mitter 1998) kapcsolatok. A két kongruens kladogram közül az első a 17/3. ábrán látható. A kladogram nem mutatja az összes *Phyllobrotica* fajt, valamint a bogarak morfológiai sajátosságai és a növények irodalomban leírt rokonsági viszonyai alapján készült, továbbá molekuláris genetikai analízis még nem történt. Így is azonban igen jelentős megegyezést mutat a két oldal. (A fák megegyezésének mértéke alkalmas statisztikai eljárással állapítható meg, mely során véletlenszerűen generált és valós eloszlásokat hasonlítanak össze.) Hasonló a helyzet a másik esetben is (17.TA2/2. ábra), ez azonban már fejlettebb módszereket tükröz. Ekkor a bogárfajok morfológiáját és izoenzim mintázatait, a növényfajok esetében pedig morfológiai sajátosságok mellett a kémiai anyagok (latex jelenlétét, kardenolidok, azaz szteroid glükozidák) eloszlását és kémiai komplexitását is figyelembe vették. A következtetések azonban a két példa esetében sem egyértelműek. Az elsőnél nem zárható ki, hogy szekvenciális (követő) evolúció során jött létre, a másik esetében csak széles értelemben vett szinkron diverzifikáció feltételezhető, de parallel speciació nem. Az *Asclepias*-fajok egyre növekvő kémiai



17.TA2/2. ábra. *Tetraopes* cincérfajok morfológiai és izoenzim sajátosságok alapján készült filogenetikai fája (baloldalon), valamint az *Asclepias* gazdafajok irodalmi/taxonómiai közlések alapján felállított rokonsági viszonyai (jobb oldal). A kladogramok felső részén rokon cincérfajok (*Phaea*) és azok gazdanövényeinek kapcsolata is látható. Az utóbbiak egy része a Convolvulaceae, mások az Apocynaceae családokba tartoznak. Ez azonban nem változtatja meg azt az általános képet, amit az ábra közvetít. Az ábra alsó része felé haladva színekkel kiemelve látható az egyre bonyolultabb és toxikusabb kardenolidok megjelenése a gazdanövényekben, ami talán a „megszökés-és-radiáció” eseményekre utal és egyben jelzi, hogy a növényi toxinok evolúciója a növekvő komplexitás felé halad. A rovar és növény kládusok eloszlása oligocén eredetű sugall [Farrell és Mitter (1998)] nyomán módosítva].

komplexitást mutatnak, ami bogárfajoknak a radiálós növényfajokra való fokozatos, rendszerint egy közeli gazdáról történt kolonizációját eredményezhette. A kapcsolatok erejét csökkenti az is, hogy az *Asclepias*-fajokon több herbivor rovarfaj is él, és bár a cincérekkel való kapcsolat kiemelése jogos, az egész rendszer inkább diffúz koevolúciót mutathat.

Jóval több a növény és rovar filogenetikai fa megegyezésének hiányát mutató kapcsolat található, amelyekben főként gazdaváltásokat vagy a növényi filogenetikával nem, de az MNA-k evolúciójával már magasabb fokú megegyezést tapasztalhatunk. Az előbbire az *Ophruella*-fajok (Chrysomelidae) és Asteraceae család genusai/tribuszai (Futuyma és mtsai 1995), valamint a Bruchinae alsócsalád



17.TA2/3. ábra. Az *Ophruella* levélbogárfajok mtDNS (baloldalon), a gazdanövény tribuszok (jobb oldal) RFLP és kloroplasztisz DNS szekvenciák alapján készített filogenetikai fája. A barnával és kézzel színezett részek a bogárfajok gazdaváltásait jelzik a hasonlóan színezett növényi genusoknak megfelelően. A filogenetikai fák korántsem teljesek, több taxon is hiányzik mindkét oldalon. A kládusok nem mutatnak megfelelést [Futuyma és mtsai (1995)] nyomán módosítva].

(Chrysomelidae) bogárfajai és a Leguminosae család tribuszai közötti kapcsolat, amelyből a *Bruchus*-fajok és a Viciae tribusz kladogramját mutatjuk be (Jermy és Szentesi 2003), az utóbbira pedig a *Blepharida*- (Chrysomelidae) és *Bursera*- (Burseraeae) fajok (Becerra 2003) közötti kapcsolat példa. Az *Ophruella*-fajok mitokondriális DNS és a gazdanövények RFLP

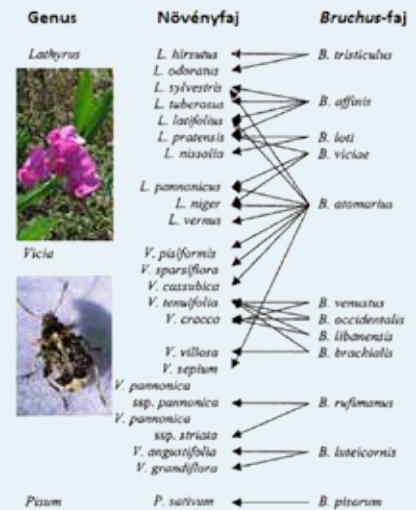
markerei, valamint kloroplasztisz DNS alapon konstruált kladogramja (17.TA2/3. ábra) nem mutat filogenetikai megegyezést, helyette a kospeciáció hiányát és főként gazdaváltást. A *Bruchus*-Viciae kladogram rovar és növény morfológia (taxonómia) alapján készült, melyet később a molekuláris genetikai analízisek (12 rRNS, COI és cyt b) teljes mértékben megerősítettek (Kergoat és mtsai 2004). A kladogram csak tribusz-szintű megegyezéseket mutat és nagymértékben inkongruens (17.TA2/4. ábra). A harmadik vizsgálat érdekessége az, hogy bár a bogarak és tápnövényeik időben nagyjából szinkron evolúáltak, azonban amíg a riboszómális DNS alapján szerkesztett kladogramok nem mutattak kongruenciát, addig a gazdanövények kémiaiával való egyezés nagyjából magyarázta a makroevolúciós mintázatot (17.TA2/5. ábra).

Az előbbi példák egyike sem bizonyít koevolúciós kapcsolatot a herbivor rovarcsoport és tápnövényei között. Ezért óvatosságra intenek a nagy sodrású, átfogó jellegű elméletek alkalmazása során.

Az előbbi példák egyike sem bizonyít koevolúciós kapcsolatot a herbivor rovarcsoport és tápnövényei között. Ezért óvatosságra intenek a nagy sodrású, átfogó jellegű elméletek alkalmazása során.

17.TA3 KOEVOLÚCIÓS MODELLEK

Az első matematikai koevolúciós modell Mode (1958) munkája, aki Flor (1956) genetikai eredményeit alkalmazta. Az akkor ellenálló képesség szempontjából vizsgált len és patogénje, a len rozsdagomba (*Melampsora lini*) kapcsolatát egy-egy gén hatásának tulajdonították. A len rozsdagomba obligát parazita. A „gén-génert” elmélet alapján a növényben megjelent ellenálló képességgel szemben a patogén egy ún. avirulens gén termékeit juttatja be a növénybe. Amennyiben ezeket a gazda felismeri, akkor ellenálló, ha nem, akkor fogékonyt mutat. Egy-egy rezisztens



17.TA2/4. ábra. A magyarországi lednek- és bükkönyfajok (Viciae tribusz, Leguminosae) magjaiban élő *Bruchus* genusba tartozó magpredátorok kapcsolata. A növényi rokonság csak taxonómiai alapon ismert. A rajtuk élő bogarak taxonómiai és morfológiai karakterek alapján készült eloszlása molekuláris genetikai vizsgálatokkal is igazolt. Fajszíntem nem, de tribuszszintű megegyezés látható a kladogram két része között [Jermy és Szentesi (2003)] nyomán módosítva].

Fotók: © Danièle Tixier és Manfred Heyde.

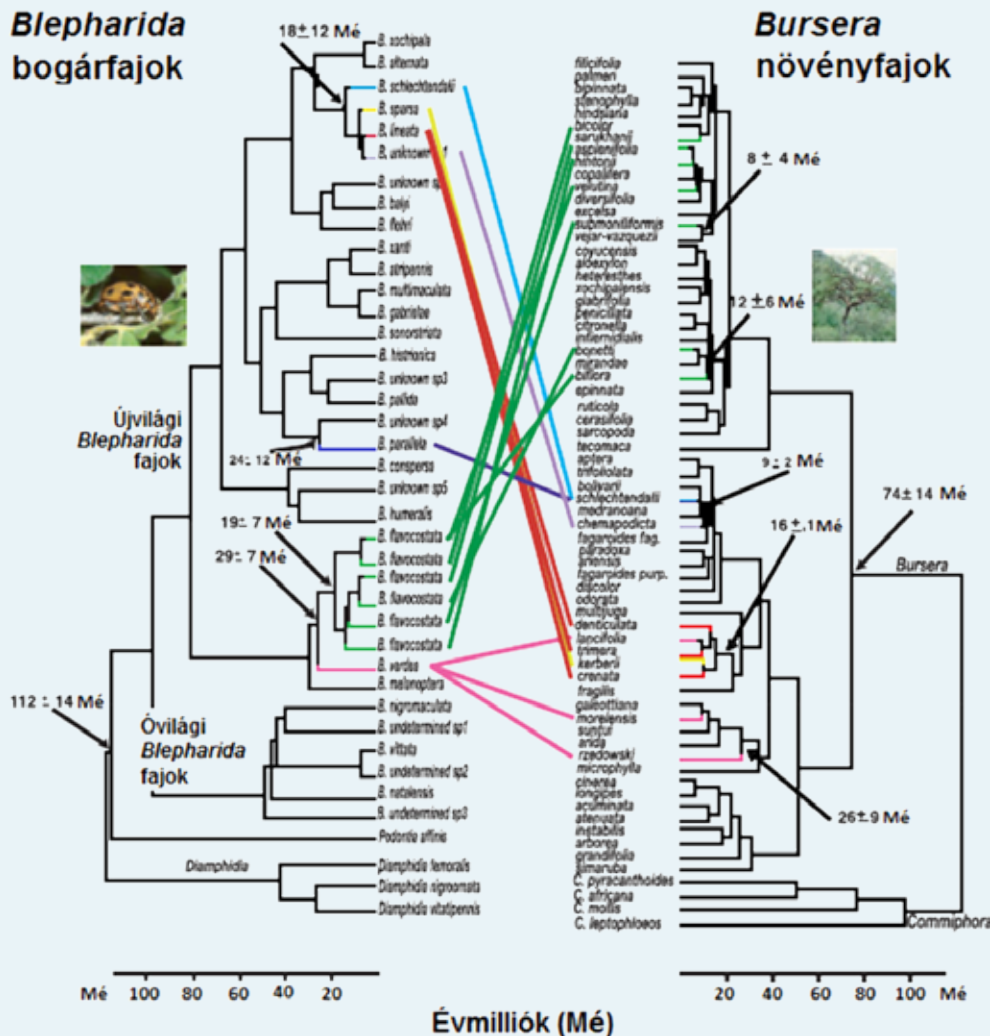
és avirulens génnek több alléja is létezik, amelyek komplementerek. Ez jelenik meg a már említett gazda–patogén és ritka növény–herbivor rovar (*Triticum–Mayetiola*) rendszerben is.

heterozigóta és recesszív variációkban vizsgálta a patogén és a gazda rátermettségét. Feltételezte, hogy a résztvevők kölcsönösen szelekciót gyakorolnak egymásra és a patogén teljes

rátermettségét az egyes gazda genotípusokkal való találkozások adják meg. Hasonlóan képezhető a gazda rátermettsége is. A modell további célja az volt, hogy – megfelelő matematikai apparátussal – meghatározott szelekciós értékek mellett géngyakorisági egyensúlyt mutasson ki. A kiegyensúlyozott polimorfizmus alapvető jelentőségű, mert lehetővé teszi, hogy a gazda fenntartsa ellenálló képességét, miközben a patogén is jelen van. Ha ugyanis a szelekció a patogén genotípusát nem tartaná állandó szinten és változna annak gyakorisága, előbb–utóbb egy virulensebb genotípus jelenne meg, ami fogékonytá tenné és elpusztítaná a gazdát, ami egyben öngyilkos stratégia a patogén számára. Emiatt a kölcsönösen követhető stratégia az, hogy az ellentétes szelekciós hatások közepette a gazda rezisztencia és a patogén avirulens génei konstans gyakorisággal koegzisztálnak hosszabb időn keresztül. Vegyük észre, hogy Mode modellje egy klasszikus **fegyverkezési modell** mikroevolúciós változásokat feltételezve és nem alkalmas a „megszökés–és–radiáció” koevolúció leírására, ahol kospeciáció zajlik.

A modell természetesen formális leírást is nyújt az érdeklődők számára. Az azóta eltelt időszak alatt rendkívül sok változatban készültek koevolúciós modellek: Slatkin és

Maynard Smith (1979), Taper és Case (1985), Bergelson és mtsai (2001), Adreazzi és mtsai (2017), Hui és mtsai (2018) és mások által.



17.TA2/5. ábra. A *Blepharida* bogárfajok és *Bursera* gazdanövény fajok filogenetikai fája, amely az egyes nagyobb kládusok korát is tartalmazza (millió években, Mé). A jobb oldali fa alsó részén a *Commiphora* genus fajai láthatók. A fa két oldalát összekötő színes vonalak táplálkozási kapcsolatokat jelölnek. A színesen megjelenő *Bursera*-fajok, a zölddel jelöltek kivételével, az alacsony molekulásúlyú terpéneket sérülésre kispircellő fajok. A zöld kivételével, a más színekkel jelölt *Blepharida*-fajok azok, melyek a növény védekezését (a sérülésre sűrűbben folyó gyanta kibocsátását) már sikerrel leküzdötték. A zölddel jelölt *Bursera*-fajok kémiaileg hasonló 7-12 terpént tartalmazó vegyület-komplexeket termelnek, melyeket a hasonlóan zölddel jelölt *Blepharida*-fajok képesek metabolikusan detoxifikálni. Ez a kládogram azt mutatja, hogy az egyes rovarok és növények hasonló korúak. A növények és a rovarok több megegyezést mutatnak a kémiai anyagok termelése és az azokra való specializáltság tekintetében, mint filogenetikai rokonság alapján [Becerra (2003) nyomán módosítva].

Mode az antagonisztikus koevolúciós modell felépítéséhez a rezisztens és avirulens komplementer genetikai rendszert vette kiindulásul, vagyis a kapcsolatban résztvevő domináns,

III. RÉSZ

KÖZÖSSÉGÖKOLÓGIA

Bevezetés a közösségökológiába

III.1 Bevezetés	442
III.2 A közösség mint szerveződési szint	443
III.2.1 Mi a közösség?	443
III.2.2 A közösségekre jellemző vonások	444
III.3 A közösségek szerkezete	444
III.4 Mintázatok a közösségben	445
III.5 A közösségek főbb tulajdonságai	445
III.6 Magasabbrendű kölcsönhatások	448
III.7 Szárazföldi és vízi közösségek főbb vonásai	448
III.8 Evolúció a közösségek és ökoszisztémák szintjén	451
Támogató anyagok	
III.TA1 Közösségdefiníciók sokfélesége	452
III.TA2 Testtömeg–denzitás összefüggés vízi környezetben	453
III.TA3 Fajtelítettség	454
III.TA4 Speciális és kevésbé ismert élőhelyek	454
III.TA5 Együttéseket és közösségeket vizsgáló módszerek	456
III.TA5.1 Mintázatdetektálás	456
III.TA5.2 Szerkezetfeltárás	456
III.TA5.3 Folyamat- és funkciófeltárás	456
III.TA5.4 Kísérletes vizsgálatok	456
III.TA5.5 Statisztikai értékelés	457

III.1 BEVEZETÉS

Az ökológiai közösségek (a továbbiakban közösségek) kutatásának virágkora csak az ezredforduló tájékán jött el, mégis több, mint száz évvel ezelőtt, 1887-ben jelent meg az első ilyen jellegű természetleírás, Stephen Forbes munkája „A tó mint mikrokozmosz” címmel. A szerző nemcsak korát megelőzve szemlélte egy komplex rendszert holisztikusan, hanem nagy előrelátással fogalmazott meg olyan koncepciókat is, melyeket ma forrásfelosztásnak, diffúzió versenynek, kompetitív kizárásnak, populációdinamikának és biológiai védekezésnek nevezünk. Az első valóban tudományos munkára azonban még negyven évet kellett várni. Elton (1927) a táplálkozási láncsal, hálózattal és a „Számok Piramisával”, ami az egyes trofikus szintek abundanciaarányait tüntette fel, már a közösségek elemi szerkezeti fogalmait alkotta meg. A soron következő fejezetekben kitűnik, milyen mértékben változott meg a gondolkodás egy olyan rendkívül bonyolult rendszer működéséről, melynek összetételét, szabályozó mechanizmusait, kölcsönhatásait, tér-időbeli változásait és evolúciós stabilitását a fejlett vizsgálati eszközök ellenére sem tudjuk teljességükben megragadni.

Nem véletlen, hogy éppen a **közösségökológia** az a diszciplína, ahol tudományfilozófiai kérdések merülnek fel. Például vannak-e az ökológiának általános törvényei (Lawton 1999)? Vagy, törvényszerű-e, hogy a populációkolektívumok közösségek alakulnak? Az általános törvény olyan széles körben megnyilvánuló tendencia, mely mögött rendszeresen megjelenő események és folyamatok sorozatát lehet megfigyelni. A legtöbb nagymértékben formalizált tudományterület (fizika, matematika és kémia) rendelkezik általános törvényekkel. Ez a kérdés azért a közösségökológiával kapcsolatban jelentkezik elsődlegesen, mert a közösség az élővilág szervezethez legmagasabb foka (III.2) és bonyolultsága fontos és általános törvények működését feltételezi. John Lawton – a XX. század egyik kiemelkedő ökológusa – azonban azt a következtetést vonta le, hogy talán egyetlen kivétellel, amely a szigetbiogeográfia terület-fajszerzés összefüggése (23. fejezet), nincsenek általános törvények az ökológiában. Az ökológia, és különösen a közösségökológia, szerinte egy nagy „összevisszaság”, mert a szabályok sok mindentől függenek és olyannyira esetlegesek, ami majdnem akadályozza az objektív vizsgálat minden szintjét. Nem csoda, hogy megjegyzése élénk visszhangot váltott ki és meg-megújuló próbálkozásokat generált törvényszerűségek kimutatására. Például Roughgarden (2009) vagy Vellend (2010) felvetette, hogy a szelekció, sodródás, speciáció és diszperzió is szervező elvek lehetnek a közösségökológiában. Berryman (2003) pedig a fizika általános törvényeiből kölcsönözve, a populációökológia exponenciális növekedésének szabályát Newton első törvényével analógnak és általános szabálynak tekinti.

Legalább három, a közösségökológiai eseményeket meghatározó folyamat ad keretet a közösség értelmezésének. Ezek a koegzisztenciában működő kiegyenlítő és **stabilizáló mechanizmusok**, a közösségszerkezet **lokális és regionális**

szabályozása és a **metaközösségi** koncepció. Ezekkel a soron következő fejezetekben foglalkozunk. Nem elhanyagolható szempont az sem, hogy a közösségek szerkezetét és működését az **evolúciós történetük** is meghatározza. Ez új fajok képződésével, kihalásával, szukcesszionális folyamatokkal, fajok migrációjával stb. van összefüggésben. A tudományos megközelítési módja is felelős azért, hogy mennyire képes általános törvényszerűségeket feltárni: az ökológia alapvetően **induktív diszciplína**, azaz adatokat gyűjt és mintázatokat keres, majd ezekből képez hipotéziseket, melyeket kísérletesen tesztel (Wilson 2003). Más tudományterületek általában deduktív módon közelítenek a világhoz, például ilyen a fizika.

Mint minden természettudományos területet, kezdetben az ökológiát is az eseményeket leíró jelleg uralta, és csak jóval később kezdődött a jelenségek mögötti hatóerők keresése. Amint azt a tudományterület történetéből láthattuk, a közösségökológiai szemlélet korán megjelent, majd később komplex területté vált, amely alterületeinek eltérő fejlődése következtében, különálló fejezetekben tárgyalható:

Faj-egyed diverzitás és becslése (18.) fejezetben tárgyaljuk a fajgazdagságot és összevetjük a faj-egyed diverzitással; értelmezzük a faj-egyed diverzitást és egyenletességet, valamint kvantitatív becslésre alkalmas módszereket ismeretünk. Áttekintjük a rang-abundancia görbék típusait és ökológiai, valamint statisztikai értelmezést adunk jelentőségüknek és gyakorlati alkalmazásukra is mutatunk példákat.

Ökológiai hálózatok (19.) fejezetben ismertetjük a táplálkozási hálózatok típusait, megjelenítésük módjait; tárgyaljuk a legfontosabb táplálkozás hálózati karakterisztikákat (konnectancia, kölcsönhatási erő, lánchossz stb.), majd a trofikus kaszkádot. Ismertetjük a klasszikus hálózati felfogást feszegető problémákat és a mutualista hálózatokat is bemutatjuk.

Stabilitás és komplexitás a közösségekben (20.) fejezet egy igen fontos kérdést jár körül: mitől – ha egyáltalán – stabilisak a táplálkozási hálózatok? Tárgyalunk egy, a stabilitás feltételeit vizsgáló klasszikus modellt, valamint az empirikus adatok alapján keletkezett ellentmondásokat és azok feloldását. Milyen komponensei vannak a stabilitásnak? Sorra vesszük a fajgazdagság kapcsolatát a produktivitással és a stabilitással, mely összefüggések nem mentesek a problémáktól. Ismertetünk néhány stabilitási fogalmakat és modellt is.

Közösségek szerveződése (21.) fejezetben olyan kérdésekre keressük a választ, mint: vannak-e szabályok, melyek szerint a közösségeket alkotó fajok összekerülnek, és ha ilyenek léteznek, akkor determinisztikus vagy véletlenszerű folyamatok befolyásolják-e a szerveződést? Milyen mechanizmusok vannak a szerveződés hátterében? Vizsgáljuk azt is, hogy egy adott közösség esetében vannak-e alternatív változatok? Vannak-e a közösségeknek építőkövei? Milyen szerepet játszanak a guildok vagy funkcionális csoportok a közösség működésében? A guildok kimutatására szolgáló módszereket is tárgyaljuk.

A közösségek szerkezetét, fajösszetételét és fajgazdagságát alakító hatások (22.) fejezetben a közösségeket rendszeresen érő külső (abiotikus) és belső (populációs interakciókból

eredő) hatásokat mutatjuk be, melyeket gyakran a „zavarások” kifejezéssel foglalnak össze. Megvizsgáljuk, hogy miként változik a fajgazdagság a „zavarások” mértéke és gyakorisága szerint. Az élőhelyfoltok keletkezése és megszűnése fontos dinamikai sajátossága a közösségeknek. Kitérünk arra is, hogy miként befolyásolja a közösségek szerkezetét és fajgazdagságát a területek feldarabolódása és az inváziós fajok megjelenése.

Kolonizáció és kihalás: szigetbiogeográfia és meta-közösségek (23.) fejezetben ismertetjük a terület–fajszám összefüggés elméleti és empirikus eredményeit és a szigetbiogeográfiai jelenségeket magyarázó elméleteket; elkülönítjük a terület- és élőhelyhatást; tárgyaljuk a szigeteken zajló folyamatokat; ismertetjük a metapopulációkat és metaközösségeket.

Energia áramlás a közösségekben (24.) című fejezetben központi szerepet kap a közösségekben és ökoszisztémákban keletkező és felhasznált szerves produkció (és a növények által megkötött napenergia mennyisége) és eloszlása, valamint a felhasználás módja és mértéke a táplálkozási hálózatokban. A produktivitással összefüggő értelmezési problémákat és egy esettanulmányt is megvizsgálunk.

Anyagok körforgása a közösségekben (25.) című fejezet bemutatja a szárazföldi és vízi környezetben zajló anyagáramlást, az anyagok szállításának, tárolásának és kibocsátásának formáit, valamint fontos elemek (szén, nitrogén, foszfor és kén) biogeokémiai körforgását és azok megzavarásának következményeit.

III.2 A KÖZÖSSÉG MINT SZERVEZŐDÉSI SZINT

Juhász-Nagy (1993, p. 100) így körvonalazza a kérdés súlyát: „... az egész biológiának – meglehet, bármely természettudománynak – nincs nehezebb problémája, mint az ’organizáció evolúciója’”, és az általános magyarázó elméletet talán az **evolúciós ökológia** területéről várhatnánk. Erre utal Roughgarden és Diamond (1986) is, amikor azt írja, hogy *a priori* nem nyilvánvaló, hogy bármiféle szerveződés létezen az egyed felett. Másfelől közelítve, alacsonyabb szerveződési szinten (pl. populáció) zajló szelekció nem képes magasabb szerveződési szinten (pl. biom) „optimalizálni” rendszereket, mert az integritás és a szelekció ereje a szerveződési szint növekedésével csökken (Levin 2005). De ugyanezt a szkeptikus véleményt fogalmazta meg már korábban, csak éppen más szerveződési szintre értve, Jacques Monod Nobel-díjas francia molekuláris biológus is. A „Véletlen és szükségszerűség” c. könyvében (1970) arról ír, hogy egy idegen világbeli megfigyelő nem sok különbséget látna élő és élettelen között a Földön, ha bizonyos kritériumokat nem alkalmazna. A legnehezebb azonban éppen a kritériumok megadása. Míg a populációk természetes egységek, a kérdés az, hogy a közösségekről is elmondhatjuk-e ezt? Milyen kritériumok alapján definiálhatjuk a közösségeket? Sokféle módon definiálták már, mégsem létezik egyetlen elfogadott meghatározása.

A mai tudásunk szerint minden élőlény egy vagy több közösség tagja, mert valamilyen módon kapcsolódik élő és élettelen forrásokhoz, melyeket más élőlények állítanak elő, vagy befolyásolnak. Emiatt joggal tételezhetjük fel, hogy az egyed és populáció felett, melyekről tapasztalataink vannak, léteznie kell olyan szerveződési szintnek is, amely a különféle populációk közötti sokféle kapcsolatot magában foglalja, és valamilyen hatóerők szervezik a működését. **A populáció feletti szerveződés minőségileg magasabb szintje a közösség.** Vélemények ütköznek abban, hogy az ökoszisztéma organizációs szintnek tekinthető-e: míg Juhász-Nagy (1986) szerint nem, mert bármilyen szuprapopulációs szintre vonatkoztatható, Levin (2005) szerint viszont igen, mert elemei, melyekből önszerveződő módon „összeszerelődik”, fenotípusos változatosságot mutatnak, és bár az egészre természetes szelekció nem hat, azonban komponensei a szelekció alanyai. Levin az ökoszisztéma mellett a bioszférát is komplex, adaptív rendszernek tartja, amelynek elemei kölcsönhatásban vannak és ezek eredményére épülő evolúció zajlik. A felfogások különbözősége mögött értelmezési ellentétek állnak: az angolszász „ökoszisztéma” a biotikus oldal mellé rendeli az abiotikus környezetet és általában egységként kezeli azt. Juhász-Nagy felfogása viszont arra vonatkozik, hogy bármely szerveződési szint mellé rendelhetünk abiotikus környezetet, ami ettől nem válik önálló szerveződési szintté.

III.2.1 Mi a közösség?

Charles Elton (1927, p. 5) az „Animal Ecology” című könyvében így adja meg a közösség (community) definícióját: „... minden különböző élőhely jellegzetes állatfaj készlettel rendelkezik. Ezeket állat asszociációknak, vagy megfelelőbben, állatközösségeknek nevezzük, mert, ..., ezek nem pusztán együtt élő fajok együttese, hanem szorosan-szőtt közösségek vagy társadalmak, az emberhez hasonlóak.” Látható, hogy egy mai közösség-definíció majdnem összes szükséges kritériuma megtalálható benne. Ezt követően 14 pontba gyűjti össze azokat a teendőket, amelyek közösségek vizsgálata során felmerülnek: például faunalisták készítése élőhelyekről; közösségek csoportosítása; közösségek változásának regisztrálása környezeti gradiensek mentén; a vegetáció hatásának kimutatása az állatfajok és a közösségek eloszlására stb.

Giller (1984) szerint a közösség együtt-előforduló fajpopulációk csoportja, azonban mint szervezett egésznek kell tekinteni, tehát a közösség több, mint az alkotó egyedi populációk és kölcsönhatásaik összessége. Giller közösségnek tekinti a kölcsönhatásban lévő populációk olyan asszociációját is, ami egy adott élőhelyen valamennyi trofikus szintet érinti. Továbbá: szerinte a közösség koncepciója gyakran csak **absztrakció**. A közösségek **nyitottak**, a folytonosan változó környezeti feltételek miatt egymással átfedők lehetnek és kiterjedésük nem kapcsolható világos határvonalakhoz. A közösségek

körülhatárolására a terület–fajsám összefüggés alkalmazását javasolja. A mintázatok kialakulásában Giller szerint legalább 16 szempontot lehet azonosítani: verseny, forráseloszlás, faji rokonság, élőhelykomplexitás, fizikai lépték stb. (III.5).

A közösségnek megfelelő magyar terminológia már az 1950-es években a **cönózis**, az állatközösségeké az állattársulás vagy **zoocönózis** volt, erős német szakirodalmi behatás alapján, elsősorban Thienemann (1939) felől, bár az angol szerzők is ismertek voltak. Szelényi (1956) az alábbi definíciót használta: “Az állattársulás (zoocönózis) egymással a táplálékláncok mentén függőségi viszonyban álló, a közös energiaforrás kihasználása céljából egymással társuló populációk összessége.” Ebben a leírásban a „függőségi viszony” a kölcsönhatást jelenti. Hasonló megfontolások alapján értelmezhetők a fitocönózisok is. Juhász-Nagy (1986) **halmazelméleti** alapon értelmezi a közösségeket: az alaphalmaz a biota (amely egy adott topográfiai térben, adott időben megtalálható fajok összessége), melynek egy részhalmaza a közösség és az utóbbi elemei a populációk.

A napjainkban széles körben használt közösségdefiníció a következő: **olyan különböző faji minősítésű populációk csoportja, amelyben a populációk között kölcsönhatások vannak.** Természetesen minden élőlényt beleértünk és elsősorban a kapcsolatokat hangsúlyozzuk. Azonban még ez a közösségmeghatározás is érezhetően túlságosan tág, ezért érvényességét a gyakorlatban korlátozzuk: **azonos időben jelen lévő és adott térben körülhatárolható populációkra** értjük. Ezt a tér–idő szűkítést a kezelhetőség érdekében érdemes megtenni. Ennek ellenére **a mérete szabadon választható**, minden léptéket magában foglalhat az óceántól az egy állategyeden élő parazitáig (Clarke 1959) és emiatt meghatározása és kijelölése jelentős mértékben szubjektív (III/1. ábra). Ha a kölcsönhatásokat nem vesszük figyelembe, **fajegyüttesről** (assembly) beszélünk. Egy gyűjtőeszközzel, például fénycsapdával (18/4. kép) fogott rovarfajok együttest képeznek. Ezzel szemben az alábbi példa sokrétűen összekapcsolt, egymástól függő részközösségeket mutat be: a Serengeti síkságon az oroszánok által elejtett antilopból nemcsak a ragadozók maguk, hanem az elhalt szerves anyag eltakarítók (hiénák, keselyűk, húslegyek stb.) is részesednek. Az áldozat elszívargó testnedvein mikrobák és mikrogombák növekednek a talajban, esetleg nappali lepkék szívogatják azt a helyet (nátriumot és folyadékot vesznek fel). A ragadozók, eltakarítók ürülékét más szervezetek hasznosítják. Az áldozatból visszamaradt részek (pata, tülok) speciális lebontó szervezetek (gombák, a Dermestidae családba tartozó rovarfajok) táplálkoznak és szaporodnak. A megnövekedett mikrobiális aktivitás következtében a talaj ásványi anyag tartalma megnő és az ott található növényfajok dúsabb vegetációt hoznak létre. Ez ismét több herbivort vonz legelésre. A herbivorok ürülékét ganajtűrő bogarak, a ragadozókat gombák hasznosítják.

A közösségre vonatkozó definíciók „gyártása” napjainkban sem szűnt meg (III.TA1).

III.2.2 A közösségekre jellemző vonások

Az alábbi, közösségszinten értelmezhető tulajdonságok (attribútumok) elkülönítik a közösségeket a populációktól és a szempontok többségében a fajegyüttesektől is:

- (1) Az egyik legfontosabb a **fajgazdagság**, mely a fajok számát jelenti a közösségben vagy együttesben. Hasonló a helyzet a **faj–egyed diverzitással**, ami a fajok számát és az egyedszámok fajok közötti eloszlását jelenti (18. fejezet).
- (2) A **vegetáció növekedési formái** (lágyszárú, fás stb.) és **szerkezete**, például a trópusi esőerdő színtezettsége (sztratifikáció), a források megszerzéséért (pl. fényért) alkalmazott növényi stratégiákat jelentik, egyben a közösség szerkezetét is meghatározzák.
- (3) A fajok eltérő mértékű **funkcionális jelentősége**, mely az abundanciától független. Például egy kulcsfaj (22.4), alacsony egyedszáma ellenére is fontos lehet, mert populációk méretét és koegzisztenciális folyamataikat befolyásolhatja. A fajok funkcionális jelentőségét nem vizsgáljuk a fajegyüttesek szintjén.
- (4) A fajok **relatív abundanciája** (egyedszámarányok). A közösségek többségében (és a fajegyüttesekben is) ritka és gyakori fajok egyaránt előfordulnak. A ritkaság ökológiai okai nem ismertek kellően (26. fejezet).
- (5) A populációk közötti kölcsönhatások jellemzésére gyakran használják a **trofikus szerkezetet**. A legegyszerűbb változata a „mi-mit eszik” viszonyok feltárása, amely az anyag és energia táplálkozási hálózaton belüli útját és sorsát követi nyomon (19., 24., 25. fejezetek). Tudnunk kell azonban, hogy nem minden közösségen belüli kapcsolat fogyasztás-jellegű, lehetnek például szociális kapcsolatok: interspecifikusan értelmezhető jelzések ragadozók jelenlétére. Egyes közösségvizsgálatok a szerkezet és folyamat fraktál-jellegére hívják fel a figyelmet (Palmer és White 1994 és 8.TA2).

III.3 A KÖZÖSSÉGEK SZERKEZETE

Mit jelent a **közösség szerkezete**? Alapvetően azt, hogy milyen faji minősítésű populációk vannak jelen és ezek milyen topológiai elrendezésben, azaz összeköttetésben található a trofikus hierarchiában (19.TA1). Ha azokat a közleményeket áttekintjük, melyek címükben *expressis verbis* „szerkezetet” ígérnek, általában fajlistát és táplálkozási módokat (pl. egy növényeslád néhány képviselőjén táplálkozó herbivorok számát) adják meg, és csak elvétve a résztvevő elemek **kapcsoltságát** valamilyen szempont, például testméret, trofikus hierarchia vagy más aspektus szerint elrendezve. Mindkét megközelítés egyezik abban, hogy a mintázatok (III.4), melyeket a szerkezet és az általa generált folyamatok meghatároznak, a résztvevő fajoktól és kapcsolataiktól egyaránt függenek. A populációk tulajdonságai, amelyek

alapján egyáltalán tagjai lehetnek egy közösségnek, meghatározott szerkezeti elrendezést hoznak létre és ha az összetétel megváltozik, a szerkezet is módosul.

Giller (1984) szerint a közösség szerkezetéről adnak információt olyan speciális, a táplálkozási hálózathoz köthető sajátosságok, mint a táplálkozási lánc elemeinek hossza (rendszerint három), a ragadozó–zsákmány arány (3:4), amelyet több kutató konstansnak tekint, és a guildeket alkotó fajok állandó arányai (Moran és Southwood 1982).

III.4 MINTÁZATOK A KÖZÖSSÉGBEN

A közösségek nem uniformizált entitások, hanem heterogén módon strukturált rendszerek (Cao és mtsai 2002) számtalan mintázattal. A **mintázatok ismétlődő szerkezeti szabályosságok**. A közösségek vizsgálata során először ezeket a szerkezeti szabályosságokat, az általuk létrehozott egységeket (pl. guildeket, 21.4.1) keressük. A mintázatok folyamatok generálják és a létrejövő mintázatok újabb folyamatokat hoznak létre (8.2.4). A mintázatok vizsgálata a közösség szerkezetének feltárására és megértésére irányul. Egyes **mintázatgeneráló tényezőket** már a III.2.1 pontban említettünk. Itt részletesebben áttekintjük ezeket.

Diverzitás

A fajgazdagság és a faj–egyed diverzitás jellemző mintázata egy közösségnek. A részleteket lásd a 18. fejezetben.

Rang–abundancia görbék

A közösség szerkezetének egy speciális megközelítése, mely az abundanciák fajok szerinti eloszlásának grafikus és statisztikai megjelenítésével (pl. 18/23. ábra) mutat jellegzetes mintázatot. A részleteket lásd a 18. fejezetben.

Testtömeg és abundancia

A testtömeg (ritkábban testméret) és denzitás (ritkábban abundancia) allometrikus összefüggése, amiről már volt szó (1.2.1 és III.TA2): a kisebb testtömegű élőlények abundanciája nagyobb és fordítva. Az összefüggés szárazföldi és vízi környezetben élő szervezetekre egyaránt érvényes.

Fajok eloszlása a forráshasználatban

A tapasztalat azt mutatja, hogy egy adott forrásdimenzió használatát tekintve, a forrást használó **fajok egyenletesebben oszlanak el, mint ami várható lenne véletlenszerűség alapján**. A fajok „csomagolásának” (species packing) legszorosabb módját May optimális hasonlóság modellje szerint szomszédos fajoknak minimum $d/w = 3$ (12.7) távolságra kell lenniük „egymástól”, hogy fennmaradhassanak a verseny során. Azonban más mutatók is figyelembe vehetők a fajeloszlás meghatározására, amely a közösségszerveződés területére vezet (21. fejezet).

„Korlátozott tagsági lehetőség”

Az előbbi ponttal összefüggő és a közösségi szerkezetre specifikus módon utaló kérdés, hogy a tapasztalat szerint miért csak bizonyos fajok lehetnek egyes közösségek tagjai, annak ellenére, hogy a közösség szerveződéséhez rendelkezésre álló regionális fajkészlet sokkal nagyobb. Miért nem lehet egy faj tagja bármely közösségnek? Ezt a kérdést már Elton (1927) felveti, azonban a mai napig nyitott maradt, azaz nincs egyértelműen jó válasz. Ricklefs (2004) szerint a limitált tagság oka a fajok közötti kölcsönhatásokban rejlik, melyek nem tesznek lehetővé további belépést a közösségbe. A 21. fejezetben látni fogjuk, hogy a fajok szerkezeti és funkcionális egységeibe (pl. guildekbe), az egységek pedig közösségbe szerveződnek, melyeken belül a „limitált tagsági lehetőség” elve érvényesül. Mintázatként azt észleljük, hogy egy adott közösségszerveződésnek milyen fajok a tagjai.

III.5 A KÖZÖSSÉGEK FŐBB TULAJDONSÁGAI

Míg az előző pontban tárgyalt témák a közösségek magasabb szintű szerveződéséből következő, elsősorban a *priori* elméleti megállapítások, az alábbiak a közösségek vizsgálata alapján szerzett tapasztalatokból levont tulajdonságok, melyeknek szintén hatása van a mintázatok kialakulására és módosulására.

Szukcesszió

A primer és a szekunder szukcesszió során a növényi közösségek markáns és jól megfigyelhető változáson mennek át. Ebben a folyamatban a fajgazdagság, fajösszetétel és a dominancia viszonyok egyaránt változnak. Bár módszertanilag nehezebb vizsgálni, de feltehető, hogy az állati közösségek szukcessziója is hasonló folyamat, esetleg függetlenül a vegetációs változásoktól. Ilyen például hangyafajok szukcessziója száraz homoki gyepeken (Gallé 1994), vagy *Mytilus*-, *Balanus*-, *Chthamalus*- és más fajok szukcessziója sziklás tengerparti árapály zónában (Berlow 1997). Más állatfajok megjelenése („szukcessziója”) szorosan kötődik a növényzet életkorához: például egy fiatal és még nyitott lucfenyő (*Picea sitchensis*) állomány elsősorban a repülni képes és kisebb testmretű, az idős, zárt állomány pedig a túlnyomóan röpképtelen, nagytestű futóbogarak élőhelye (Butterfield 1997) (23.TA3/3. ábra).



III/1. kép. Jó repülő a szőrösszárnyú fémfutó (*Harpalus affinis*, Carabidae) © entomart



III/2. kép. Röpképtelen magyar futrinka (*Carabus hungaricus*, Carabidae) © Bérces S

Kulcsfajok

Közösségek gyakran tartalmaznak olyan fajokat, melyek – a táplálkozási hálózati szinten elfoglalt helyükre való tekintet nélkül – **kiemelkedő szerepet töltenek be a lokális közösség szabályozásában**. Ezeket kulcsfajoknak nevezzük (22.4). Jelenlétük vagy hiányuk jelentősen megváltoztatja a közösségi mintázatot, például a fajösszetételt és abundanciát. Kulcsfajok lehetnek növények, ragadozók, paraziták, de mutualisták is.

Fajgazdagság és produkció összefüggése

A tapasztalatok szerint a növényi **fajgazdagság** befolyásolja a **produkciót** és viszont, a primer vagy szekunder produkció pedig a fajgazdagságot. A kapcsolat nem mentes ellentmondásoktól, amelyeket a 20. fejezetben megvizsgálunk. Nyilvánvalónak látszik, hogy az eltérő funkcionális jelentőségű fajok és a produktivitás kölcsönhatása mintázatgeneráló mechanizmus.

Fajképződés

A közösségekben jelenlévő fajok a kölcsönhatások, az izoláltság vagy allélgyakoriság változások következtében **evolúciós folyamatok** alanyai, melyek miatt a mintázatok idővel megváltoznak. Új fajok keletkezhetnek ugyanazon élőhelyen (szimpatrikusan) a génáramlás lehetősége ellenére, és földrajzi akadállyal elválasztott területeken (allopatrikusan), ahol a populációk közötti génáramlás nem lehetséges. A szimpatrikus fajképződésre példa a *Rhagoletis pomonella* gyümölcslevegő (Diptera, Tephritidae) (8/3. kép) galagonyán és almán élő populációi, melyek a fajképződés stádiumában vannak, vagy az afrikai Malawi-tó bölcsőszájú halfajai (23. TA13/2. ábra). Az allopatrikus fajképződés példái a Karib-tenger



III/3. kép. *Anolis grahami* (Dactyloidae)
© Charles J. Sharp

szigetein izolálódott *Anolis* gyíkfajok, vagy a 14 Darwin-pintyfaj előfordulása a Galápagos-szigeteken (2/16. ábra).

A klasszikus táplálkozási hálózatban nem szereplő kölcsönhatások

Az Elton nyomán kialakult klasszikus táplálkozási hálózatban nem kaptak helyet olyan fontos kölcsönhatások, mint a szerves anyag lebontása, a parazitizmus és a kölcsönösség. Ezek az eddig **„kimaradt kölcsönhatások”** bekerülnek a táplálkozási hálózatba (19.TA5) és jelentősen átalakítják a közösségek mintázatait. Sokan (pl. Poulin 1999, Lafferty és mtsai 2008) különösen nagy jelentőséget tulajdonítanak a közösségek működésében a **parazitáknak**, rendkívüli fajgazdagságuk, közvetlen és közvetett hatásai miatt. A paraziták kulcsfajként is szerepelhetnek, elősegíthetik a fajok koegzisztenciáját, csökkentik vagy növelik gazdáik funkcionális jelentőségét azok fenotípusának megváltoztatásával, befolyásolják a közösség szerkezetét. A paraziták a gazdákon belül is közösségeket alkotnak, közöttük interakciók lehetnek (III.7).

„Közösségi egyensúly”

A közösségek **nyitott, nem-egyensúlyi rendszerek**, fajok be- és kiléphetnek vagy kipusztulhatnak, új fajok keletkezhetnek, az anyagok, táplálékok, detritusz áthaladnak rajtuk. A közösségek a fajok száma és abundanciájuk tekintetében sohasem érnek egyensúlyi állapotba, azt mindössze megközelítik (7. fejezet), mert folyamatosan „zavarások” alatt állnak (22. fejezet). A **közösség „egyensúlyával”** kapcsolatos egyik fontos elv a **közepes gyakoriságú „zavarások” elmélete** (Connell 1978). Invazív fajok betelepődése egy közösségbe, vagy az intenzív ragadozás jelentősen módosíthatja a közösségi mintázatot.

A növények által termelt kémiai vegyületek hatásai

A növények által termelt másodlagos növényi anyagsereterek (MNA-k) befolyásolhatják a közösségi mintázatot. Egy speciális, az MNA-k által kialakuló növény–növény kölcsönhatás az **allelopátia**. Manapság egyre fontosabbnak tartják az allelopátia jelentőségét és javasolják az egész ökoszisztémát befolyásoló szerepének vizsgálatát (15.TA6). A tapasztalatok szerint a növényekből a környezetbe kerülő MNA-k befolyásolják a növényi közösség összetételét, a herbivorokat, a lebontási folyamatokat és más ökoszisztéma sajátosságokat is (Wardle és mtsai 1998).

A növények földfeletti részei is rendkívüli változatosságban tartalmaznak jelentős élettani hatással rendelkező MNA-kat (10. és 15. fejezetek). Ezek meghatározzák a növényeken kialakuló herbivor rovarok, vagy a velük táplálkozó nagytestű gerinces növényevők közösségeinek összetételét. Szembetűnő mintázat, hogy az egyes növénycsoportokra jellemző specifikus vegyületcsoportok csak ezekhez adaptálódott specializált rovarcsoportok táplálkozását engedik meg (Jermy 1984). Ezek a hatások általánosak az ökoszisztémákban és komplex kölcsönhatások okozói. Egyben egy új közösségökológiai fogalom és egy új kutatási terület megszületését eredményezték, amelyet **tulajdonságok által közvetített** (tehát indirekt) **hatásoknak** (trait-mediated effects) nevezünk, és amelynek napjainkra már jelentős dokumentációja van (Ohgushi és mtsai 2007, van Veen 2015).

Fragmentáció

A napjainkban különösen erőteljessé vált élőhelyek **feldarabolódása** (fragmentálódása), amely terület-, fajszám- és abundanciacsökkenést okozhat (22.TA13), egyúttal a közösség mintázatait is megváltoztatja. Például a specialista táplálkozású (monofág) lepkefajok denzitása nőtt, viszont a poli- és oligofág fajok denzitása csökkent a fragmentálódás következményeként megjelenő területcsökkenéskor (Steffan-Dewenter 2000).

Emberi tevékenység

Az ember általi **környezetmódosítás** (ipari, bányászati tevékenység, szennyezés stb.) egyre súlyosabb mértékben befolyásolja a természetes közösségek összetételét. A mintázatváltozások megismerése létfontosságú a természetvédelmi feladatok szempontjából. Ide tartoznak azok a hatások is, amelyek a

közösségek, illetve ökoszisztémák energia- és anyagforgalmára hatással vannak (24. és 25. fejezetek).

Fajtelítettség

A közösségekben észlelhető mintázatok felvetnek egy sajátos kérdést: telítettek-e populációkkal a közösségek? A nehezen definiálható **telítettség** azt jelenti, hogy a közösség az élőhely által valamilyen módon meghatározott felső határt ért el a lokális fajgazdagságban. Feltételezik, hogy a közösség fajgazdagsága független az azt kolonizáló fajok készletétől, melyeknek az adott élőhely megfelelt volna (Cornell 1999), mert a közösségbe jutás más feltételek miatt akadályozott. Kimutatása nem könnyű feladat és az általános vélemény az, hogy a lokális közösségek nem telítettek, ami természetesen is összefügg a nem-egyensúlyi jelleggel (III.TA3).

Közvetlen és közvetett kölcsönhatások

A közösségekben ugyanazon vagy két szomszédos trofikus szinten található populációk közötti kölcsönhatás **közvetlen** (direkt), míg, ha az egy harmadik populáció vagy trofikus szint közvetítésével valósul meg, **közvetett** (indirekt). Közvetlen a ragadozás, herbivoria stb., közvetett a **trofikus kaskád** (19.5), a tulajdonságok által közvetített hatás (pl. a növényi toxinok befolyása a növényi nedveket fogyasztó levéltetvek parazitoidjaira).

Kompartmentalizáció

A közösségeknek **térbeli** kapcsolatai alakulnak ki egyes populációk közösségek közötti mozgása révén. Ezek a populációk mindkét közösséghez tartoznak és ezáltal a közösségek egymás **kompartmentjeivé** válnak. A két vagy több kompartment közötti mozgás alkalmasszerű, ezért a kapcsolatok erőssége a kompartmentek között rendszerint kisebb, mint ugyanazon populációk között egy kompartmenten belül.

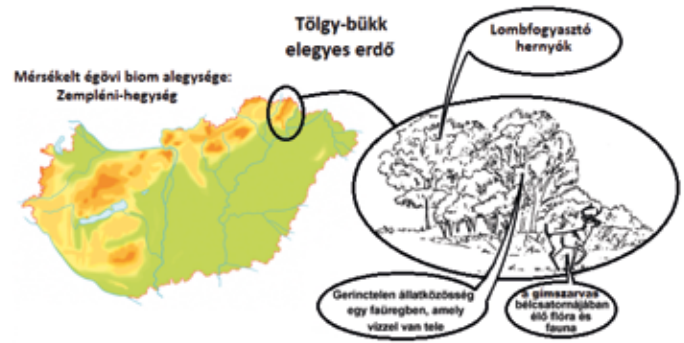
Egymásbaágyazottság

Minden közösség része (részközössége) egy nagyobb közösségnek és az is egy még nagyobb. Az **egymásbaágyazottság** (nestedness) a közösségek alapvető vonása és több sajátosságában (pl. táplálkozás hálózati egységek) is megnyilvánul. Más szavakkal, egy közösség akkor egymásba ágyazott, ha ugyanaz a populáció megtalálható egy közösségben és annak egy részközösségében is. A III/1. ábra szemléletesen mutatja ezt be. Az egymásbaágyazottság kimutatására csoportosítási eljárások, például klaszteranalízis, alkalmasak. A kisragadozó guildek részei a nagyobb testű ragadozókat is magában



III/4. kép. Eurázsiai menyét (*Mustela nivalis*, Mustelidae)
© Keven Law

foglaló fogyasztó szintnek. Tagjai, például az eurázsiai menyét (*Mustela nivalis*), nyest (*Martes foina*) és mások esetenként nagyobb ragadozók zsákmányává válnak.



III/1. ábra. A közösségek mint vizsgálati egységek. A térbeli méretnek csak a vizsgálat ráfordítási feltételei szabnak határt [Begon és mtsai (1990) nyomán módosítva].

Közösségek és a térlépték

A közösségek ún. **távolsággal csökkenő hasonlósága** (distance decay similarity) egy rendkívül triviális összefüggés abban az értelemben, hogy az egyre távolabb lévő közösségek, például fajösszetételben, egyre kevésbé hasonlítanak egymásra. Ellenben a háttér mechanizmusok, melyek a csökkenő hasonlóságot okozzák többfélék és jelentős figyelmet kapnak. Sojinen és mtsai (2007b) háromféle okra vezetik vissza a hasonlóság csökkenését:

- niche-alapú folyamatok, amelyek a környezeti sajátosságok csökkenő hasonlósága miatt jelentkeznek, például az ún. „**fajválogatásban**” (species sorting) mutatkoznak meg. Más szavakkal: a környezeti sajátosságok, például forrás gradiensekben jelentkező heterogenitás, erős különbségeket generálnak a fajok demográfiájában és csak azokat engedik meg jelen lenni, amelyek a legjobban alkalmazkodnak az adott fолthoz. A közösség térbeli szerkezete egy ilyen válogatási folyamatban alakul ki;
- a **tájléptékű heterogenitás** erőteljesebben csökkenti a közösségi hasonlóságot, mert csökkenti a diszperzió mértékét. Ez fokozottan igaz, ha a tájbéli akadályok jelentősek;
- a hasonlóság még akkor is csökken a távolsággal, ha a táj kellően homogén, mert a **diszperziós képesség** korlátozott. Ez a Hubbell-féle neutrális elmélet posztulátuma (21.3.2).

A közösségi hasonlóság és távolság összefüggése tipikusan **logaritmikus** modellt követ, ami a propagulumok **nem random** szóródására utal, vagyis a távolság logaritmusával csökken a propagulumok száma.

A közösségek több tulajdonságra nézve is **lépték invariánsok**. A fogalom azt jelenti, hogy a közösség egy tulajdonság, például a specializáció mértéke a pollinációban, nem függ a közösség méretétől, azaz a növény- és állatfajok számától (Montoya és Yvon-Durocher 2007). Vagyis, egy fajgazdagabb közösség nem specializáltabb a kevésbé fajgazdag közösségnél. Általában elfogadott, hogy a fajgazdagság és a specializáció mértéke növekedik a trópusok felé. Ugyanakkor az egyedenkénti

kapcsolatszám csökken és kisebb, mint a kevésbé fajgazdag rendszerekben. Blüthgen és mtsai (2007) kimutatták, hogy a kapcsolatok gyakoriságának eloszlása hasonló a közösségekben, és független a közösségben található fajok számától (13.TA13). Lehetséges, hogy ebben a természetes táplálkozási hálózatok stabilitására való törekvés kényszere mutatkozik meg.

Omnivoria

Az **omnivoria** szó szerint „mindenevést” jelent, a közösségökológiában azonban más az értelmezése. Olyan magatartást jelöl, amelynek során egy szervezet nemcsak egyetlen trofikus szinten táplálkozik. Például a legtöbb parazitoid rovar lárvakorban speciális ragadozónak tekinthető, adultként ellenben növények virágpórával, nektárjával táplálkozik. A táplálkozási hálózatok működése szempontjából az omnivoria nagy jelentőségű, mert általában stabilizáló hatásúnak tartják (19.TA5).



III/5. kép. Virágon táplálkozó gyilkosfűrész imágó (Braconidae)
© James Lindsey at Ecology of Commanster

III.6 MAGASABBRENDŰ KÖLCSÖNHATÁSOK

Az **elemi populációs kölcsönhatások** mindig csak két populáció viszonyát írják le. Ez nagyfokú leegyszerűsítésnek bizonyul, ha arra gondolunk, hogy a közösségekben – a mérettől függően – akár 10^5 nagyságrendű faj is előfordulhat, elméletileg csillagászati méretű fajkombinációt képezve, ami természetesen nem valósul meg.

A táplálkozási hálózat szerkezete szerint elméletileg a fajok legalább 1/3-a sohasem kerülne közvetlen kapcsolatba egymással, valamint ugyanazon a szinten igen sok hasonló táplálkozású faj található, melyek szintén nem szükségszerű, hogy kölcsönhatásban legyenek, és még további kitételek találhatóak. Azonban még 3 faj is 8 különféle kapcsolatot képezhet (21.TA2.1 táblázat), pedig ez csak egy növény, az azt fogyasztó herbivor és a herbivort fogyasztó ragadozó táplálkozási láncra vonatkozik. A 8 potenciális kapcsolatból azonban csak kettő a közvetlen kapcsolat egy tritrofikus rendszerben (növény–herbivor, herbivor–ragadozó).

Két faj közötti elemi kölcsönhatás erejének legegyszerűbb bemutatása, ha az egyik faj hatását a másikra, az abundanciák változásával (a t időbeli egyedszámok szorzatával) írjuk le (Roughgarden és Diamond 1986). Az i -edik faj populációjának változása a j -edik faj hatására:

$$\frac{dN_i}{dt} = aN_iN_j,$$

ahol a a kölcsönhatás típusára utaló állandó. Ha a kölcsönhatás tritrofikus, azaz három szintet átfogó rendszerbeli kapcsolat, akkor a harmadik résztvevő hatásával is számolni

kell. A direkt hatás mellett ekkor ún. **magasabbrendű kölcsönhatások** (MRK, higher order interactions) is megjelenhet. Az MRK definiálása még disputa tárgya (Sanchez 2019) az általunk használt definíció szerint egy MRK akkor keletkezik egy közösségben, ha egy fajnak egy másik faj fejenkénti (*per capita*) növekedési rátájára gyakorolt hatása nemcsak egy fajtól, hanem egy további fajtól is függ, vagyis **indirekt** kapcsolatot tartalmaz. A tritrofikus rendszer ilyen kapcsolatot is tartalmaz. Például két herbivor rovar közötti verseny, amely a herbivorok által a növényben indukált válaszon keresztül fejt ki hatását (III/2. ábra). (A **kölcsönhatási erő** témáját lásd 19.4.1).

Egy tritrofikus rendszerben a fenti egyenlet tehát így módosul:

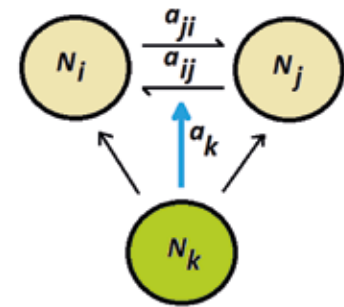
$$\frac{dN_i}{dt} = aN_iN_jN_k,$$

ekkor az a konstans függ N_k -től, viszont N_k nem gyakorol közvetlen hatást N_i -re vagy N_j -re, tehát N_k hatása indirekt módon érvényesül.

III.7 SZÁRAZFÖLDI ÉS VÍZI KÖZÖSSÉGEK FŐBB VONÁSAI

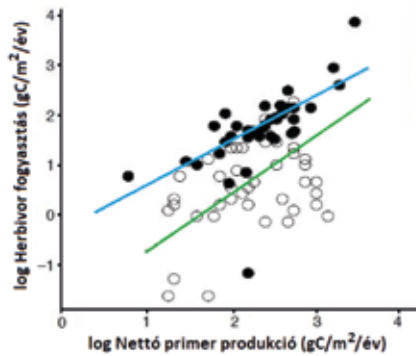
Az élőhelyek és az ott található különféle közösségek nagy száma következtében ezek felsorolására és jellemzésére nincs lehetőségünk. E helyen a szárazföldi és vízi közösségek fő vonásait emeljük ki. Az elsődleges különbségek a két élőhelyen a fizikai környezetből adódnak (Oriens és Paine 1983).

A verseny a fényért a szárazföldi növények között nagyobb, mint a tengeri vagy édesvízi fitoplanktonfajok között. A vízszlopban ugyanúgy, mint a szárazföldön, a forrásokért zajlik verseny, ellenben sokkal nagyobb léptékű rétegzettségben. Szemben a növények gyökérszintű versenyével a forrásokért, a fitoplankton a teljes testen át veszi fel a tápanyagokat. A víz sokkal lényegesebb fizikai „támaszt” jelent, mint a levegő, és sokkal nagyobb erőket is generál. Míg a szárazföldi növények a támasztó és szilárdító, a víziek a fotoszintetikus vagy szaporító szövetekbe juttatnak több energiát. Nagy jelentőségűek a fizikai környezetből adódó különbségek a lebontó hálózatok tevékenységére nézve is. A víz nagyobb hőkapacitása és a fény limitált



III/2. ábra. Egy magasabbrendű kölcsönhatás (MRK) vázlatos rajza a kölcsönhatási erők feltüntetésével. N_i és N_j herbivor rovarok között interspecifikus verseny van, amelyben a kölcsönhatás jellegét a_{ji} illetve a_{ij} fejezi ki. Amennyiben közös táplálékul N_k növény szolgál, amely indukció által befolyásolja mindkét populáció méretét, akkor az MRK az a_k kölcsönhatási állandó közvetítésével valósul meg (vastag nyíl).

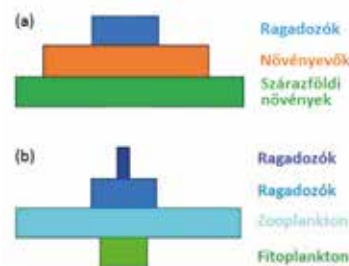
lehatolási képessége (kb. 1000 m) általában nem teszi lehetővé szárazföldi léptékben értelmezett heterogén regionális közösségek kialakulását, bár újabban világosan elhatárolható tengeri/óceáni régiók és rétegződések kimutatására is sor került (8/2. kép).



III/3. ábra. A herbivoria összehasonlítása vízi (telt körök) és szárazföldi (üres körök) rendszerekben. A kék és zöld vonalak a logaritmizált értékekre illesztett egyeneseket mutatják. A vízi rendszerekben – adott primer produkció mennyiségére nézve – a herbivoria nagyobb mértékű [Cyr és Pace (1993) nyomán Chase (2000) által módosítva].

A legtöbb szárazföldi közösség saját maga termeli meg a fenntartásához szükséges anyagokat (autochton). Ezzel szemben sok vízi közösséget külső anyag és energiaforrás tart fenn (allochton). A forráskihasználás domináns módját (pl. a herbivorok legelése, növények kompetitív kizárása) a szárazföldi rendszerekben gyakran a ragadozó/herbivor akadályozza meg, a vízi rendszerekben ez nem jelentős. Az ún. „egységes

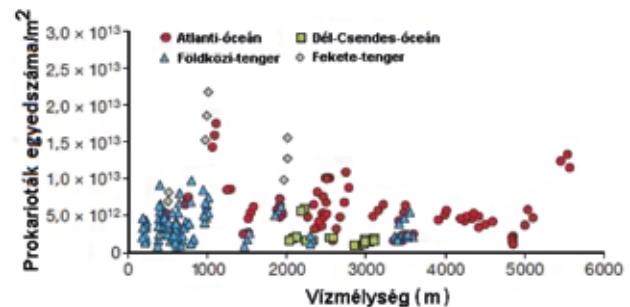
fogyasztás” (19.TA5) következtében gyakrabban alakulhat ki trofikus kaskád a vizekben, mert a fitoplankton szervezetek kémiai védekezése (a cianobaktériumok kivételével) csekély mértékű. Többek között azért is, mert a fitoplanktont egészben nyelik le, míg a szárazföldi növények – kémiai összetételben jelentősen eltérő – részeit fogyasztják a herbivorok. A zooplankton generalista és rendszerint jóval nagyobb testméretű a fitoplanktont alkotó szervezetekhez képest. A zooplanktont alkotó fajok általában nem specialisták, mert a fitoplankton hasonló kémiai összetételt és efemer forrást jelent. Ezzel szemben, a szárazföldi növényeket fogyasztó, túlnyomóan rovar herbivorok jelentősen kisebbek tápnövényeiknél és nagymértékben specializáltak (vegyületeket, növényi szövetféléseket tekintve). A szárazföldi növények jelenléte rendszerint megjósolható és időben tartós. A vízi herbivorok, az előbbieknél megfelelően, jelentősen nagyobb biomasszát fogyasztanak el (a primer produkció kb. 50%-át), ami a szárazföldi rendszerekben lényegesen alacsonyabb, csak kb. 10% (Cyr és Pace 1993, III/3. ábra). A reciklizáció (turn-over) nagyobb sebessége magyarázza azt, hogy a klasszikus,



III/4. ábra. (a) Szárazföldi (normál) és (b) vízi (inverz) Elton-piramis. A vízi rendszerek inverz piramisa a gyorsabb tápanyag reciklizáció következtében alakul ki.

ún. „Eltoni-piramis” vízi közösségekben megfordul („inverz”) a „normál” alakú szárazföldi piramisokhoz képest (III/4. ábra). Eltoni-piramisnak azért nevezzük, mert Elton (1927), angol ökológus, alkalmazta először a táplálkozási lánc egyes szintjein található tömegességi viszonyok vizuális megjelenítésére az állatközösségek esetében. Az inverz piramis arra is utal, hogy a dekomponálókhöz jutó elhalt szerves anyag kevesebb a vízi ökoszisztémákban, mert az elhalt sejtekből kioldódó szerves anyag azonnal felvehető.

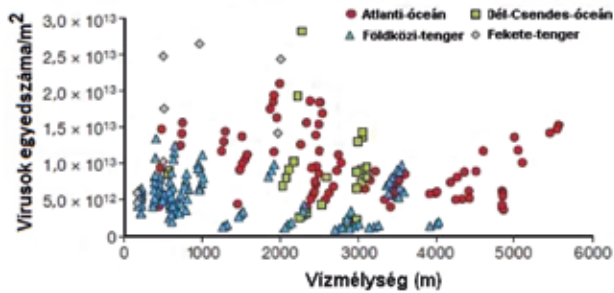
A vízi rendszerekben a trofikus szintek száma nagyobb (4-5), mint a teresztrisekében (2-3). Az utóbbi kialakulásában az omnivoria és intraguild predáció (19/8. ábra) is szerepet játszik. Az időfaktor jelentős az anyagok áramlása és reciklizációja, a közösségek szerkezeti változása, szaporodási ráta stb. tekintetében. A vízi rendszerekben ezek gyorsabbak, ami szintén egy érv az inverz piramis mellett. Ugyanitt a kölcsönhatási erők erősebbek, ugyanakkor a rendszer jobban puffert a fizikai hatások ellen. A vízi rendszerek homogénebbek, de vannak éles határvonalak is (pl. partvonal), a szárazföldiek heterogének elmosódó határokkal (Chase 2000). Míg a szárazföldi közösségek rendszerint nitrogén-, a víziek foszfor-limitáltak. Ha finomabb léptékeken végzünk összehasonlításokat, akkor egyes óceáni területek a szárazföldi félsivatagnak, a folyók leginkább a füves pusztaságoknak, a tavak az erdei ökoszisztémáknak, egy patak pedig a tundrai viszonyoknak felel meg.



III/5. ábra. A prokarioták becsült mennyisége (egedszám/m²) óceánokban és tengerekben. A területegységre eső egedszámot 160 és 5500 m tengermélység között vett 232 minta alapján, fluoreszcens mikroszkópos vizsgálattal állapították meg [Danovaro és mtsai (2008) nyomán módosítva].

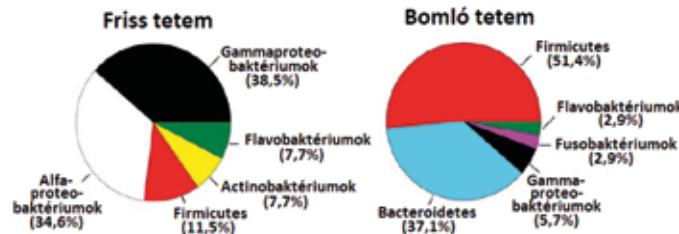
Mindkét rendszerben egyre jelentősebb szerepet tulajdonítunk a prokariotáknak és a vírusoknak. Abundanciájuk igen magas az óceánokban még nagy mélységeken is (III/5. és III/6. ábrák). Az előbbieknél a lebontásban, az utóbbiak, mint a lebontók patogénjei fontosak. A fitoplankton klimatikus hatású gázok (dimetil-szulfonio-propionát, 25.4.3) előállításában is szerepet játszik (Strom 2008).

A mikrobiális közösségek szerepét, a közösségeket belül, külön is ki kell emelnünk. Annak ellenére, hogy jelentőségük ismert volt az egyes kölcsönhatás-típusokban, mint növényi és állati patogének, mutualisták és lebontó szervezetek, egységes kép a táplálkozási hálózatokban betöltött szerepükről nem alakult ki. Ez változott meg, nagyrészt a fejlettebb vizsgálati



III/6. ábra. A vírusok becsült mennyisége (egyedszám/m²) óceánokban és tengerekben. A területegységre eső egyedszámot 160 és 5500 m tengermélység között vett 232 minta alapján, fluoreszcens mikroszkópos vizsgálattal állapították meg [Danovaro és mtsai (2008) nyomán módosítva].

módszerek eredményeképp. Janzen (1977) már korábban felvetette, hogy a mikrobiális szervezetek, nemcsak az energia és anyag áramlásában, hanem a táplálkozási hálózat működésében is részt vesznek, például a forrásokért folytatott versenyben. Ezt a szerepet már láthattuk a szerves anyagok lebontásában, az immobilizációban (14.TA2). A forrásverseny egy más aspektusa jelenik meg akkor, ha a forrást, például egy tetemet, a baktériumok más szervezetek számára fogyasztásra alkalmatlanná tesznek toxinok termelésével. Burkepille és mtsai (2006) kísérletekkel igazolták, hogy a mikrobiális bontás állapotában lévő haldetemek jóval kevésbé vonzóak a tengeri

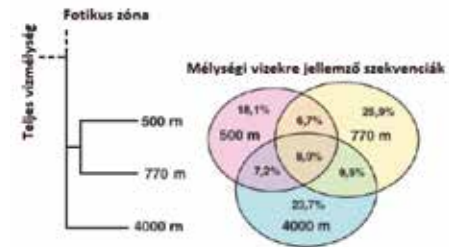


III/7. ábra. Baktériumpopulációk eloszlása friss és bomló haldetemen. A százalékok a molekuláris módszerekkel izolált klónok részeseződését mutatják az egyes taxonokban [Burkepille és mtsai (2006) nyomán módosítva].

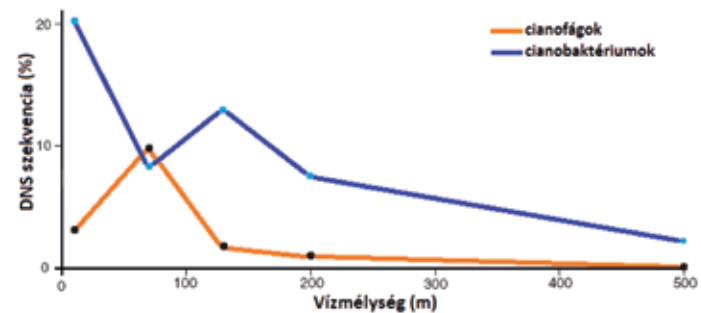
rakok számára, mint a frissek. A III/7. ábra mutatja a kétféle tetemen található baktérium populációk eloszlását, melyet molekuláris módszerekkel állapítottak meg. Ismét megemlítjük olyan fontos folyamatokban játszott szerepüket is, mint a szukcesszió.

Az óceánokat a mikrobiális életforma dominálja. A mikrobiális planktonközösségek genomikai vizsgálata azt mutatta, hogy például a észak-csendes-óceáni ökoszisztémában a mélységgel változó közösségek figyelhetők meg (III/8. ábra), melyek a szén és az energia metabolizmusával állnak összefüggésben (DeLong és mtsai 2006). Ezen az óceáni részen hét, nem egyenletesen elosztott mélységi réteget figyeltek meg 10 és 4000 m között. Például egyes cianobaktérium taxonoknak megfelelő DNS klónok eloszlása a felszíntől 500 m mélységig jelentősen csökken (III/9. ábra).

Hasonlóan keveset tudunk a talaj mikrobiális közösségeiről, melyek a növényi forrás felosztásban játszhatnak szerepet. Ebben az esetben a lebontó mikroszervezetek nem egységként, hanem **speciális növény-mikroba kapcsolat** szereplőként jelennek meg (Reynolds és mtsai 2003). Például ammónium ionok különféle forrá-

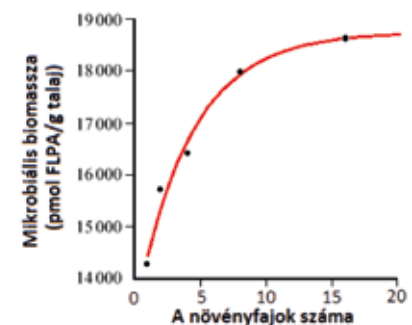


III/8. ábra. Élőhelyspecifikus mikrobiális génszekvenciák százalékos arányai a Csendes-óceán északi részének mélységi vízből. Bal oldalon három vízmélység szekvenciáinak hasonlósága látható egy klaszteranalízis szerint, jobb oldalon pedig egy Venn-diagram, amely több mint 26 ezer mélyvízi génszekvencia alapján a hasonlóság százalékos megoszlását mutatja, vízmélység szerint. A különböző színű ellipszisek bizonyos mértékig elkülönülő mikrobiális közösségeknek felelnek meg, a hasonlóság azonban jelentős [DeLong és mtsai (2006) nyomán módosítva].



III/9. ábra. Cianofágok és cianobaktériumok DNS szekvenciáinak vertikális profilja a Csendes-óceán északi területéről vett mintákban. (Az előfordulási százalék a mintákból kimutatott összes szekvenciához viszonyított arányt jelöli.) [DeLong és mtsai (2006) nyomán módosítva].

sokból nyerhetők. Az egyes forrásokat (kitin, urea, fehérjék) különböző mikroorganizmusok bontják le. Egy másik jelentős funkciójuk a növény és a talaj mikroorganizmus közösségei közötti pozitív és negatív **visszacsatolásban** való részvétel. A mikrobiális közösség növekedése attól a növénypopulációtól függ, amellyel kapcsolatban van, és viszont, ha a növényvel a kapcsolat specifikus, az befolyásolhatja a lokális növényabundanciát. A növényi fajgazdagság növeli

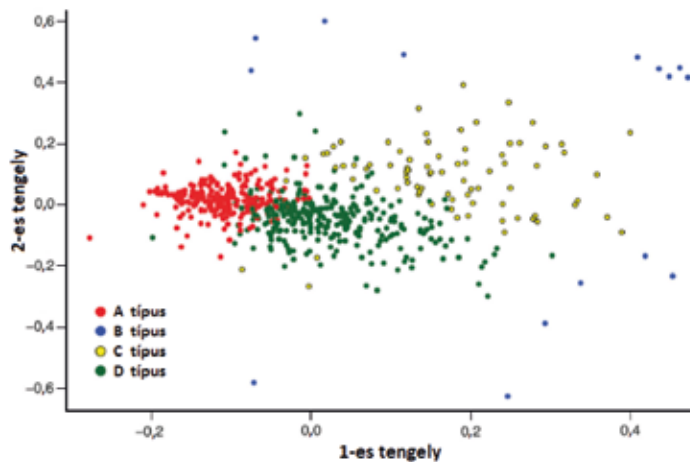


III/10. ábra. A növényi fajgazdagság és a talajban található átlagos mikrobiális biomasza közötti összefüggés. A biomaszt a bakteriális foszfolipid zsírsav (FLPA) mennyisége alapján becsülték [Zak és mtsai (2006) nyomán módosítva].

a talaj mikrobiális közösségeinek biomasszáját (III/10. ábra) és összetételét (Zak és mtsai 2003). A talajfelszín feletti és alatti táplálkozási hálózatok kapcsolatához, valamint speciális élőhelyekhez lásd III.TA4.

Nem hagyható figyelmen kívül magán az **emberen** megtalálható mikrobiális közösség sem, főleg annak egészségügyi vonatkozásai miatt is. Az Emberi Mikrobiális Projekt elsődleges célja egy referencia gyűjtemény felállítása volt 16SrRNS génszekvenciák alapján, melyet az emberi test különböző régióiról vett mintákkal hoztak létre. 300 egészséges felnőtt, 18 testtájékáról vettek mintákat 12-18 hónapon át, de ezt kiegészítették további adatokkal is. A baktériumok a *Bacteriodes*, *Prevotella*, *Ruminococcus*, *Alistipes* és *Faecalibacterium* genusokba tartoztak. Megfelelő módszerekkel mikrobiális közösségtípusokat állapítottak meg az egyes testtájékokon és három fontos megállapítást tettek (Ding és Schloss 2014):

- erős kapcsolat volt a különböző testtájakon kialakult mikrobiális **közösségtípusok** és a között, hogy az illetőt csecsemőkorától kezdve anyatejvel táplálták-e vagy sem, fiú vagy lány volt, és milyen iskolai végzettséggel rendelkezett. A székletben található mikrobiális közösség alapján az anyatejvel etetett személyek mikrobiális közösség típusa „A” volt, a nem etetetté pedig „D” (III/11. ábra).



III/11. ábra. Emberi székletből meghatározott négyféle mikrobiális közösségtípus. Az ordináció során megfelelő módszerrel az egyes közösségtípusokat a pontokhoz rendelték [Ding és Schloss (2014) nyomán módosítva].

- bár a szájból és bélben található mikrobiális közösségek taxonómiai összetétele eltért, a közösségtípusok, melyeket ezeken a helyeken találtak, „megjósolták” egymást;
- a mintavételi időszak alatt az összetételükben legállandóbb mikrobiális közösségtípusok a hüvelyben és a bélrendszerben voltak, de a szájjüregben belül is többé-kevésbé stabilak voltak.

A vizsgálat azt bizonyítja, hogy – a különbségek ellenére, melyek egy személyen belül és személyek között jelentkeztek – az emberi mikrobiom mikrobiális közösségei típusokra

bonthatók, melyek valószínűleg genetikai és életvitel sajátosságok következményei.

A gerinctelen és gerinces **herbivorok** nagy fajszaúmuk és abundanciájuk következtében rendkívül fontos elemei a táplálkozási hálózatoknak. Közösségeik szerveződéssel más fejezetekben, például a 21. fejezetben részletesen foglalkozunk.

A közösségeket vizsgáló módszereket tekintve át vázlatosan a III.TA5.

III.8 EVOLÚCIÓ A KÖZÖSSÉGEK ÉS ÖKOSZISZTÉMÁK SZINTJÉN

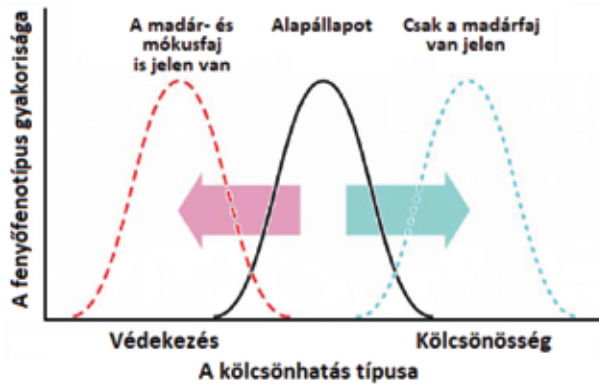
A **közösségi** (és ökoszisztéma) **genetika és evolúció** új tudományterületek, melyek azt vizsgálják, hogy az intraspecifikus genetikai variáció miként és milyen mértékben befolyásolja a vele kapcsolatban lévő közösség szerveződéssel, összetételét és működését (Whitham és mtsai 2008).

Ha egy ún. „alapító” faj (pl. egy növényfaj) genotípusa hatással van a rajta élő (mikroba, gomba, rovar stb.) fajok relatív rátermettségére, **indirekt genetikai kölcsönhatás** keletkezik. Amennyiben ez megváltoztatja a közösség fajösszetételét és a populációdensitásokat, akkor ez közösségek közötti különbségekhez vezethet. Egy vizsgálat szerint a keskenylevelű nyárfán (*Populus angustifolia*) kialakuló ízeltlábúközösség fajszaúmának variációját a növény genotípusa 60%-ban magyarázta (Whitham és mtsai 2008). A genetikai vonások ismerete fokozott jelentőséget kap nagyobb léptékű (táj, regionális) közösségszerveződéssel folyamatok értelmezésében.



III/6. kép. Amerikai keskenylevelű nyárfá (*Populus angustifolia*, Salicaceae) © Mason Brock

Napjainkban fordulnak az evolúciós ökológia művelői olyan fontos kérdések felé, mint hogyan működik az evolúció az ökoszisztémában, hogyan evolválódhatott egy ennyire bonyolult rendszer? Általában Lotka (1922, 1925) energetikai megfontolásaihoz nyúlnak vissza, mely szerint a természetes szelekció maximalizálja az ökoszisztémán áthaladó energia mennyiségét. Azóta az elméletnek egy sor variánsa született, melyek abban hasonlítanak egymásra, hogy az energiafelhasználás és -szétosztás hatékonyabb módját a fejlettebb közösséghez kapcsolják. Az elmélet szerint, ez a felfogás az ökoszisztémák szintjén értelmezhető csoport szelekciót rejt magában, mert ignorálja a populációs kölcsönhatásokból eredő és szabályozó dinamikát és evolúciót (Fussmann és mtsai 2007). Mindazonáltal tartja magát az a gondolat, hogy a komplex közösségekben a szelekciós erő a hatásosabb forráshasználat felé irányulnak és e tekintetben diverzifikációt okozhatnak. A fajgazdagság–produktivitás összefüggés (20.3) – bár nem ellentmondások nélkül – éppen ezt a megnövekedett hatékonyságot demonstrálja (Turcotte és mtsai 2012). Lawrence és mtsai (2012) pedig mikrobiális



III/12. ábra. A *Pinus contorta* fenyőfaj hipotetikus fenotípusos változása, amely evolúciós folyamatot is magában foglalhat és divergens szelekció folyamatában jelentős morfológiai változásokat okozhat (pl. a magvakat védő szövetek mennyiségében). Amennyiben csak a fenyőszajkó van jelen (amely magfogyasztás mellett a magdiszperziót is végzi), kölcsönhatása a fenyővel jobbra, a kölcsönösség felé ható szelekciót eredményez (kék nyíl és szaggatott vonal). Ha a fenyőszajkó és a mókus is jelen van, akkor a mókus magfogyasztói tevékenysége a növényt védelme fokozására készíti. Ennek eredménye a tobozpikkelyek megvastagodása és ellenállóbb szövetek megnövekedése lesz a tobozban, ami megakadályozza a fenyőszajkót a magvakhoz való hozzáférést (rózsaszín nyíl és vörös szaggatott vonal). További részletek a 17.1.2.1-ben [Turcotte és mtsai (2012) nyomán módosítva].

III.TA1 KÖZÖSSÉGDEFINÍCIÓK SOKFÉLESÉGE

A közösségdefiníciókra is áll az az általános vélemény, hogy minél részletesebb és hosszabb egy tárgyra vagy jelenségre vonatkozó meghatározás, annál kevésbé tekinthető általános definíciónak, és fordítva, minél általánosabb a megfogalmazása, annál inkább érezhető, hogy pontosítást igényelne.

Legkorábbi és legcélszerűbb kiindulásnak Clements (1916) és Gleason (1926) felfogása látszik. Mint az már ismeretes, Clements a közösségeket szuperorganizmusnak, Gleason ezzel ellentétben, egyedek véletlen halmazának tekintette. A mai felfogásunk közelebb áll Gleason-éhoz, azonban nem azonos vele. Ez azt jelenti, hogy a közösségek szerveződésében determinisztikus és véletlenszerű hatások egyaránt érvényesülnek. Az előbbinek elsősorban a forrásverseny, az utóbbinak a diszperzió felel meg.

A legtöbb korai és sok mai közösségdefiníció megmarad a populációk tér–időbeli együtt-előfordulásának keretén belül, ami a jelen tankönyv felfogása szerint az **együttes** fogalmával azonos. Nem tartják feltétlenül szükségesnek a populációk közötti **kölcsönhatások** hozzákapcsolását és hangsúlyozását, ami azért különös, mert minden folyamat és az általuk létrehozott mintázatok kizárólag a kölcsönhatások eredményeként jelennek meg és értelmezhetők. Mindaddig, amíg az elsődleges cél a mintázatok detektálása és leírása volt, például a közösségbe lépő energia mennyisége és felhasználása (Lindeman, Odum, majd az 1980-as évek IBP programjai, 2.TA1), a kölcsönhatások

közösségekkel kísérletezve bizonyították, hogy közösségekben a fajok „jobban” (több faj és gyakrabban) változnak (evolválódnak), mint monokultúrákban.

Nem számolva az immigrációval, az evolúció csak akkor befolyásolhatja a közösséget és az ökoszisztémát, ha van fenotípusos variáció (Loeuille 2009). Viszonylag kevés empirikus vizsgálat zajlott a közösségi dinamika és evolúció tekintetében. Ilyennek minősül az üreginyúl és a myxomatózisát okozó vírus (11.4.1), amelyben mindkét résztvevő evolúciós változásokon ment át. További példák a Galápagos-szigeteken élő Darwin-pintyek, vagy az észak-amerikai *Pinus contorta* fenyőfaj mikroevolúcióját ellentétesen befolyásoló magdiszperziót végző és magfogyasztó madár- és emlősfajok (17.1.2.1). Az utóbbi kapcsolat evolúciós változását mutatja a III/12. ábra. Bár a fajok száma alacsony, amelyekre a vizsgálatokban fókuszáltak, tudjuk, hogy a változások a közösség többi részét is érintik, konkrétan például a fenyő magpredátorai által végzett magterjesztői viselkedés befolyásolja a fenyőmag terméshoz kötődő rágcsálófajokat is.

Egy további tudományos irányzat is kibontakozik, melyet **filogenetikai közösségökológiának** nevezhetnénk, azzal a céllal, hogy filogenetikai analízisek segítségével magyarázza a közösségeken belüli és a közösségek közötti hasonlósági mintázatokat (Cavender-Bares és mtsai 2009, Violle és mtsai 2011).

nem kerültek előtérbe egészen MacArthur munkásságáig, aki viszont éppen az ellenkező oldalra, az interspecifikus verseny „mindenhatósága” irányába tolta el a súlypontot. Lindeman (1942) számára nem is a közösség jelentett természetes alapegységet, hanem Tansley (1935) ökoszisztéma fogalma, amelyben a fizikai–kémiai–biológiai folyamatok képeztek olyan rendszert, amely bármely léptéken működött egy adott tér–idő egységben.

Fauth és mtsai (1996) négy, populáció feletti szerveződési egységet különböztet meg: együttes, közösség, guild és filogenetikai guild (**ensemble**). Ezek közül a legutolsó új és a „filogenetikailag összekapcsolt fajok csoportját jelenti, amely a közösségen belül hasonló forráskészletet használ”. Gyakorlatilag nem használatos, nem is nagyon indokolható ez az újabb guild fogalom, hiszen az eddig használt terminológia már tartalmazza a filogenetikailag guildbe sorolható fajokat is. Vitatkozni lehet a sorrendiséggel is, mert a guild a közösség építő eleme (21. fejezet).

A 2000-es években üti fel fejét az „egyedek közössége” koncepció (Parker 2001), amely Looijen és Andel (1999) szerint azért szükséges, mert a jelenlegi közösség definíciókat a kétértelműség, a határok és a heterogenitás tisztázatlansága terheli. Nem mellesleg, hogy ez az irányzat a közösségekre vonatkozó általános törvényt is megkísérli kimutatni. Lokális populációkban gondolkodnak és elvetik a metapopulációkat, aminek szerintük az az eredménye, hogy egy közösség csak különböző populációkhoz tartozó egyedek csoportjaiból áll, amelyek a populációk elterjedési területeinek átfedésében fordulnak elő. A határprobléma (és a heterogenitás) szerintük abból következik, hogy az elméletek

ellenére, a populációk a valóságban nem „ütköznek össze”, más szavakkal, nem fordulnak elő együtt térben és időben. Javaslatuk szerint: (a) taxonómiai rokonság álljon a korlátozott közösségi tagság mögött és (b) az említett átfedések területeinek meghatározása legyen az alapja egy új definíciónak. Mindkét szempont fogalmi szűkítést jelent, az első szerint a közösséget csak taxonómiai együttesek alkotják (növények, madarak, rovarok). A második olyan egyedek készlete, amelyek a populációik által elfoglalt területek átfedéseiben találhatóak. Továbbá, a kölcsönhatások nem szükséges és nem elégséges feltételek a közösségi tagsághoz, mert létezhetnek nem interaktív szervezetek is! A koncepció elhagyja a szerveződés hierarchikus jellegét is, csak egyedek léteznek. A javaslat abszurditása mindkét ponton tetten érhető: hogyan képezhetők táplálkozási hálózatok rokon taxonokból és hogyan határozhatjuk meg pontosan populációk elterjedési határait és az átfedéseket? A legracionálisabb közösségszerveződési elvnek az elemek **funkcionális** szerepén kell alapulnia.

Stroud és mtsai (2015) szerint az **együttes** a közösség taxonómiai rokon fajcsoportja, amely jelentős fogalmi szűkítés a közösséghez képest, ugyanakkor szinte megegyezik a guild filogenetikai meghatározásával.

Törekvéseket nemcsak a definíciók újrafogalmazására találhatunk, hanem a teljes közösségfogalom megszüntetésére is. Ricklefs (2008), napjaink tekintélyes ökológusa szerint a lokális közösség csak másodlagos jelentőségű fogalom (epifenomenon), amely csekély magyarázó erővel bír és akadályozza a fajgazdagság megértését, ezért el kellene hagyni. Helyette a fajok eloszlása egy régióban sokkal többet árul el azokról a folyamatokról, amelyek a diverzitás mintázatokat létrehozzák. Ehhez az elsődleges entitás a populáció és a megfelelő vizsgálati lépték a regionális skála. A lokális közösségek definíálási nehézségeit Lawton (1999) is hangsúlyozta. Természetesen ezt a felfogást sokan igen élesen bírálják, például Brooker és mtsai (2009). Egyik érv az, hogy a lokális folyamatok a regionálisakkal kombinálódva alakítanak ki kölcsönösen függő rendszereket. Itt is jelentkezik azonban tudományfilozófiai probléma: az a tény, hogy magasabb-szintű jelenségeket alacsonyabb szintűekkel magyaráznak, az ún. **redukcionista** megközelítés (Nagel 1961). Például ilyen a mendeli genetika magyarázata molekuláris genetikával, vagy a lokális közösségfolyamatok „felskálázása” regionális szintre. Az eljárás rendszerint az, hogy először az eredeti elméletből egy egyszerűsített változatot alakítanak ki, majd ebből az eredeti egy javított analógiát (Inchausti 1994). Aki ezt az eljárást először alkalmazta a közösségek vizsgálatára, az éppen MacArthur (1958) volt, aki a közösség bonyolult működését populációszintű kapcsolatokra szűkítette.

Megjegyezzük, hogy Juhász-Nagy (1986) halmazelméleti közösségfelfogásához jól illik Cohen (1978) **koalíció** fogalma, amely lényegében a közösség egy részhalmazát jelenti. Nem terjedt el a használata, bár a halmazelméleti megközelítés másoknál is előfordul.

A fentieket is figyelembe véve, a közösségek fogalmának meghatározásához a III.2.1 pontban leírtakat tekintjük mérvadónak.

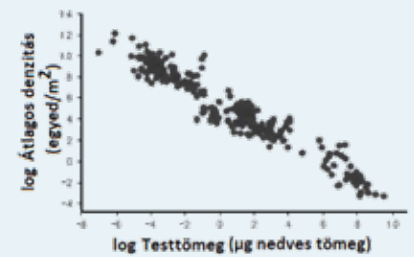
III.TA2 TESTTÖMEG–DENZITÁS ÖSSZEFÜGGÉS VÍZI KÖRNYEZETBEN

A címben említett összefüggés szárazföldi és **vízi** környezetben élő állatfajokra egyaránt érvényes. Általános összefüggéseit az 1. fejezetben, részleteket az 1.TA1-ben tárgyaltuk. A planktonikus szervezetek testtömegének mérése érthetően nehézkes vagy nem lehetséges, emiatt **mérettartományokat** alakítottak

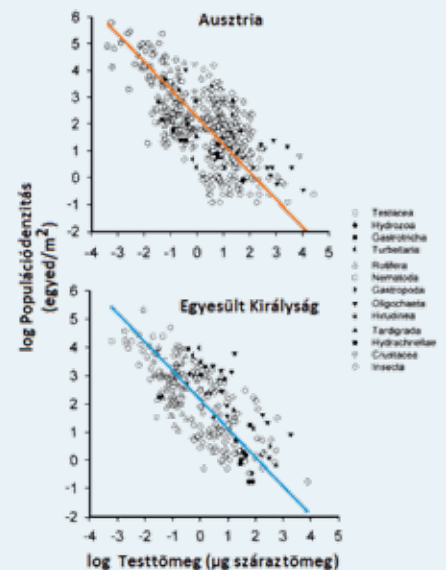
ki, amelyek taxonómiai hovatartozásra való tekintet nélkül készülnek. Ezek korrelációja a mérettartományba sorolt populációk átlagos denzitásával (egyed/m³) a már ismert log-lineárisan csökkenő összefüggést adja (1/7. ábra) ebben a környezetben is. A tengeri és édesvízi plankton esetében több vizsgálat is ismert, azonban a bentikus szervezetekre kevesebb az adat.

A III.TA2/1. ábra széles geográfiai léptékekkel 18 állóvíz valamennyi taxonómiai csoportjának (fitoplankton, zooplankton, makrogerinctelen és halak) testtömeg és denzitás összefüggését mutatja (Cyr és mtsai 1997). A lineáris illesztés meredeksége $-0,89$, amely eltér a szárazföldi szervezetekre kapott „általános” $-0,75$ értéktől. Fennáll megfelelő a és pozitív b paraméterre denzitás \approx testtömeg ^{$-b$} (hatványfüggvény típusú, azaz allometrikus kapcsolatot). **Folyóvizek** (két patak) vizsgálatával kapott tömeg–denzitás összefüggés az állóvizeknél tapasztaltaknál is meredekebbnek ($-1,03$) bizonyult (III.TA2/2. ábra, Schmid és mtsai 2000).

White és mtsai (2007) részletesen vizsgálták, hogy miért különböznek a meredekségek a különböző tanulmányokban.



III.TA2/1. ábra. A testtömeg és az átlagos populációdensitás kapcsolata. A fitoplanktonra, zooplanktonra, bentikus szervezetekre és halakra vonatkozó adatokat 18 édesvízi tóból gyűjtötték [Cyr és mtsai (1997) nyomán módosítva].



III.TA2/2. ábra. A testtömeg és populációdensitás kapcsolata mikro- és makrogerinctelen taxonoknál Ausztria és az Egyesült Királyság egy-egy patakjában [Schmid és mtsai (2000) nyomán módosítva]. A testtömeg és a denzitás kapcsolata allometrikus (hatványfüggvény) jellegű (vö. az 1/7. ábrával).

Megállapították, hogy a különbségeket az eltérő léptékek mellett felvett adatok, azaz a **lokális és regionális** érvényességű adatok és analíziseik okozzák. A testtömeg és denzitás összefüggés (az ún. Damuth-szabály, 1.TA1) a legnagyobb denzitásokat veszi figyelembe, míg a lokális denzitások, melyek az itt bemutatott vizsgálatokban szerepeltek, a maximálistól esetenként lényegesen eltérőek.

III.TA3 FAJTELÍTETTSÉG

A **fajtelítettség** vagy „fajcsomagolás” (species packing), ahogy MacArthur és Levins (1967) a probléma felvetői nevezték, a niche-felosztással (particionálás) kapcsolatos. Arra utal, hogy egy adott niche-tengelyen, a forrásokat kis eltérésekkel használó fajok mennyire szorosan helyezkednek el (azaz a macarthuri forráshasznosítási függvényben a forrástengelyen hány hasznosítási görbe (2.3), milyen átfedéssel található). Szoros fajcsomagolást guilddek (21.4.1) esetében várhatunk és ezt Terborgh és Robinson (1986) szerint egy összefüggéssel is leírhatjuk:

$$SP = \frac{(S - 1)}{\log_2 \left(\frac{W_n}{W_k} \right)},$$

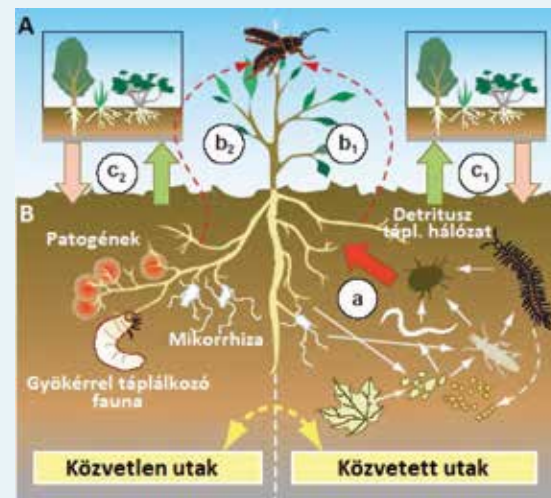
ahol SP a fajcsomagolás, W_n a legnagyobb és W_k a legkisebb guildtag testtömege, S pedig a fajszám. Az egyenlet azért testtömeget vesz figyelembe, mert háttérben az ún. **hutchinsoni arányok** (21.3.1.2) állnak, melyek feltételezik, hogy ugyanazon a niche-tengelyen található két szomszédos (akár rokon) faj testtömegének az aránya 2,1. Emiatt „közelebb” a niche-tengelyen nem kerülhetnek egymáshoz. Feltételezések szerint a hutchinsoni arányok szerinti niche-felosztás akkor várható, ha a fajok versenyeznek egymással. (Ugyanakkor, invazív fajok gyakran verseny nélkül lépnek be közösségekbe.)

A fajtelítettséget másként is megállapíthatjuk. Vizsgálatunk során a gyűjtött egyedek függvényében ábrázoljuk a talált fajok számát; az összefüggést **fajgazdagság függvénynek** nevezik (18/2. ábra). Bármely szabadon választott méretű terület esetében, megfelelő alaposágú gyűjtést végezve rendszerint telítési görbét kapunk. Más szavakkal, egy idő után hiába gyűjtünk további egyedeket egy területen, új fajok nem kerülnek elő. A függvény alakja megmutatja, hogy elértük-e azt a fajszámot, amely azon a területen megtalálható. Ez természetesen nem jelenti a telítettségi fajszámot vagyis, hogy több faj már nem lehetne jelen és a niche-felosztás maximális. Annak megállapítására, hogy a fajtelítettséget elérték-e, Bartha és Ittész (2001) a lokális és regionális fajgazdagságot hasonlította össze. A telítettséget a „közepes” (a kettő közötti) térbeli léptékű területek mutatták. A tapasztalatok is azt bizonyítják, hogy – összhangban azok **nem-egyensúlyi** jellegével – a lokális közösségek általában nem telítettek (Cornell 1999). Például Hawkins és Mills (1996) azt a következtetést vonták le két nagy parazitoid adatkészlet értékeléséből, hogy gazda genusokon belül, a

lehetséges parazitoid guilddek „foglaltsága” maximum 69%-os volt. Hasonló eredmények mutatkoztak a herbivor rovarok és tápnövényeik tekintetében is (Novotny és mtsai 2012), ami azt a feltételezést engedi meg, hogy a rovarközösségek sem fajtelítettek.

III.TA4 SPECIÁLIS ÉS KEVÉSSÉ ISMERT ÉLŐHELYEK

A talajban, a földfelszín alatt élő közösségekben is megfigyelhető a **tritrofikus** szintenkénti tagolódás. A talaj felső 5-10 cm-es rétege eltér az alatta lévő rétegektől és az itt található szervezetek önálló közösséget alkotnak. A földfelszínről származó elhalt szerves anyagokat daraboló és bontó szervezetek itt meghatározó jelentőségűek. A lebontási folyamatokban a talaj mikrobiális közössége kulcsfontosságú szerepet játszik. Közöttük sok szimbionta (pl. nitrogénkötésben) és patogén mikroba található. A mikrobiális aktivitás (Crawley 1993) és a gerinctelen talajfauna (De Deyn és mtsai 2003) szerepe jelentős a szukcessziós folyamatokban. A talajban élő herbivorok (sok esetben talajfelszíni fajok lárvái) növényi gyökerekkel, mint primer producensekkel vannak kapcsolatban. A talajban élő szervezetek és növények közötti kapcsolat azonban sokkal specifikusabb, mint korábban gondolták (Wardle és mtsai 2004), mert a talajban élő és a felszín feletti közösségek szorosan kapcsolatosak, egyetlen rendszernek tekinthetők. A talajfelszín feletti és alatti rész két alrendszernek minősül (III.TA4/1. ábra). Az alrendszerek között a növények



III.TA4/1. ábra. A földfelszíni (A) közösségeket közvetlen és közvetett utakon befolyásolják a talaj táplálkozási hálózatának (B) szervezetei. (a) Az ábra jobb oldali részén az elhalt szerves anyag lebontási folyamatából (vékony fehér nyílak) származó anyagokat felveszi a növény (vastag vörös nyíl). A növény állapotát és a rajta élő herbivorokat ez befolyásolja (b_1 és a szaggatott vörös nyíl). A bal oldali részen látható szervezetek gyökérrágással és a növény megbetegítésével közvetlenül hatnak a növény állapotára és fogyasztóira (b_2 és a vörös szaggatott nyíl). Mind a közvetlen, mind a közvetett hatásoknak a növény egyedeken keresztül befolyása van a növényi közösségre (c_1 és c_2), ami visszahat a talaj biotára [Wardle és mtsai (2004) nyomán módosítva].

a közvetítők. A **visszacsatolás** típusa (pozitív vagy negatív), kontextus-függő, és számos tényező befolyásolja: a talajszerkezetek milyensége, a talaj termékenysége, a növényfajok, a tér-időbeli léptékek és az abiotikus faktorok. Ez a túlságosan is általános megállapítás háromszintű vizsgálatot igényel:

- miként befolyásolja a talajfelszín feletti alrendszer a felszín alattit? Ebben a növényi közösség határozza meg a talaj mikrobiális közösségét, valamint a gerinctelen mikro- és makrofauna jellegét is. Ugyanakkor a növényeket érintő hatások, mint a herbivorok, patogének a növény állapotának megváltoztatásával, indirekt módon befolyásolják a földfelszín alatti közösségeket. Az ezektől származó visszacsatolás újabb változásokat okoz, melyek pozitív vagy negatív jellege kontextus-függő. Jellemző különbségek alakulnak ki attól függően, hogy a növények termékeny, jó minőségű talajhoz adaptálódtak-e vagy fordítva. Az előbbiek nagy herbivordenzitást viselnek el és ezáltal a primer produkció akár 50%-a is visszajut a talajba gyorsan bomló ürülék formájában. Ezzel szemben a rossz talajminőségű helyeken élő növényközösségeknek szinte a teljes nettó primer produkciója a talajba kerül, azonban itt csak lassú bontási folyamatok zajlanak.
- miként befolyásolja a földfelszín alatti alrendszer a földfelszín felettit? A visszacsatolás csak akkor teljes, ha ez a hatás is megvalósul. Negatív visszacsatolás keletkezik, ha a gyökérszónában a patogének és kártevők abundanciája növekedik, megakadályozva a normális gyökérfunkciókat. Ezzel szemben pozitívak a hatások, ha mikorrhiza, N-kötő baktériumok növelik a növényi produkciót. A detrituszt feldolgozó trofikus rendszer növényekre gyakorolt hatását a 14. fejezetben tárgyaltuk. A földfelszín alatti alrendszer is képes a növényi közösség összetételének megváltoztatására. A talaj biota hatása az egyes növényfajokra szelektív, amit a szukcessziós folyamatokra fentebb tett megállapítások is támogatnak.
- hogyan kapcsolódik össze a két alrendszer? Mivel a közvetítő szervezet a növény, a kapcsolat alapvetően indirekt. Több fontos részlet azonban még nem kellően ismert: a növény esetében a „közvetítésnek” költség–megtérülés vonzatai is vannak; úgy látszik, hogy a két alrendszer között közvetlen hatások is működnek, valamint a növény „manipulálása” is valószínű (Heil 2011).

A **sivatagi környezet** jelentős fiziológiai adaptációkat követel meg, amelyek elsősorban a szervezet vízháztartását érintik. A sivatagokat a napközbeni magas, az éjszakai alacsony talaj- és léghőmérséklet, az alacsony relatív páratartalom, az erős napsugárzás és a rendszerint folyamatos szél jellemzi. Száraz környezet azonban nemcsak a valódi sivatagokban, hanem a poláris területeken is található. A korlátozó körülmények ellenére a forró sivatagokban több ezer rovarfaj található (Sømme 1995), fél-sivatagokban pedig számos emlősfaj, elsősorban rágcsálók.

A **barlangi élőhelyek** szembeeső vonása a nagy páratartalom és egyenletes hőmérséklet. A források a valódi

barlangi élőlények számára allochton eredetűek, vízáramlással jutnak oda és csak csekély mennyiségű az autochton forrás, például kemoszintézis révén. Az állandó sötétség a szemek redukációjához, a látás elvesztéséhez vezetett sok fajnál, például barlangi halfajok (Amblyopsidae), vagy a vak bolharákok. Sok éjszaka aktív faj nappali tartózkodási, szaporodási és teledő helye (denevérek, madarak). Esetenként speciális közösségek élőhelyei, melyek tritrofikus szerkezettel rendelkeznek.



III/7. kép. Barlangi halfaj (Amblyopsidae)
© Chakrabarty P és mtsai (2014),
doi: 10.3897/zookeys.412.7245

A forró **termálvizes** környezeteket is jelentős mikrobiális közösségek népesítik be. A forró környezetben tartózkodást speciális hőszokk fehérjék segítik.

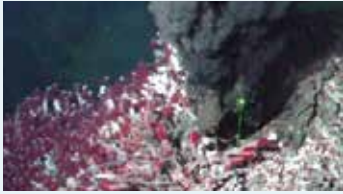
Időszakos élőhelyek azok, amelyek csak rövid ideig állnak fenn, például kiszáradó sekély víztestek, szikes tavak gyakran fajgazdag makrogerinctelen közösségekkel. A körülmények az itt élő fajokat esetenként elvándorlásra, tartós alak képzésére vagy esztivációra kényszeríti. Például az afrikai götéhalfélék (Protopteridae) kokont képeznek nyálkából, amely a kiszáradástól megvédi őket, miközben a légköri levegővel lélegeznek.



III/8. kép. Időszakos vizes élőhely egy fa tövében (dendrotelma).
Fotó: Laczi Miklós

Speciális állatközösségek (túlnyomóan rovarközösségek) alakulnak ki olyan növényi részekben (**fito- és dendrotelmák**), melyek képesek víz megtartására, például broméliák levéltöve, kancsóak, fák üregei stb.

A **mélytengeri** speciális ökoszisztémák (az ún. hadal vagy hadopelagikus zóna) 6 ezer m alatti óceáni mélységben található (Jamieson és mtsai 2009). (Az elnevezés Hades, a görög mitológia alvilági istenének nevéből származik.) Ismeretük alapvetően a technikai fejlettség függvénye. A hadopelagikus zóna bentikus felülete csak mintegy 1-2%-a a globális bentikus területnek. Tulajdonképpen mély szakadékok. Csökkent abundancia és biomassa jellemzi, ami a rendkívül nagy vízoszlop nyomásnak tulajdonítható. Az árkokban elsősorban kemoszintetizáló baktériumközösségek találhatóak. Szemcsés szerves anyag (POM) és elhalt testek süllyednek lefelé, az eufotikus zóna primer produkciójának 0,5-2%-a jut a mélybe. A POM-ot heterotrof baktériumok hasznosítják süllyedés közben. A mélytengeri bentikus közösségek tipikusan energia-limitáltak, mert a szerves anyagot már lesüllyedés közben felhasználják más szervezetek. Az ökológiai kölcsönhatások főként nekrofág szervezetek között vannak.



III/9. kép. Mélytengeri hidrotermális kürtő
© NOAA

Speciális életkörülményeket biztosítanak a bakteriális metán- (hideg környezet, kb. 1000 m) és kénhidrogén-hasznosításon (meleg környezet a hidrotermális kürtők közelében, kb. 4000 m) alapuló **mélytengeri „oázisok”** sok fajjal.

III.TA5 EGYÜTTESEKET ÉS KÖZÖSSÉGEKET VIZSGÁLÓ MÓDSZEREK

A közösségek vizsgálatában is alkalmazható módszerek alapos áttekintése található Southwood (1984) magyar nyelven is kiadott könyvében, valamint Demeter és Kovács (1991) munkájában. A vízi ökoszisztémákban alkalmazható eljárásokat tekinti át alapfokon Dukay (2000). Angol nyelven ad részletes módszertani áttekintést Krebs (1989). A természetes magbank vizsgálatának módszereit Csontos (2001) közli.

III.TA5.1 Mintázatdetektálás

Klasszikus és modern (molekuláris) mintavételi eljárások egyaránt tartoznak ebbe a csoportba. A **klasszikus módszerek** relatív vagy abszolút populációméretet becslését teszik lehetővé, ugyanakkor a fajgazdagság becslésére is alkalmasak. **Kvadrát** módszerek néven foglaljuk össze mindazon geometriailag változatos alakú eszközöket, amelyekkel mintát veszünk egy populációból, vagy egy együttesben található fajszámot határozzuk meg. Alakjuk és méretük a feladat jellegétől, az élőhely sajátosságaitól, a vizsgálatra kiválasztott taxonoktól stb. függ. Leggyakrabban véletlenszerűen, a vegetációba elhelyezett idomokkal végezhetjük, melyeken belül a megtalálható élőlények faji hovatartozását és egyedszámát rögzítjük. A **transzekt** különböző hosszúságú vonalak vagy sávok, melyek mentén detektáljuk az élőlényeket. Változataik (egyszerű, vonal, sáv, rétegzett stb.) részletes tárgyalása megtalálható Demeter és Kovács (1991) könyvében. Vízi élőhelyeken a kvadrátokat meghatározott térfogatú edényzet, hálók és más mintavételi eszközök helyettesítik. Egyik környezetben sem nélkülözhető az **egyelés**, ami – ha a kvadrát nem automatikusan működő eszközt jelent – a kézzel (csipesszel vagy más eszközzel) végzett gyűjtést jelenti. A klasszikus módszerek közé tartoznak a fény-, valamint a vonzó hatású kémiai anyagok felhasználásával végzett csapdázási módszerek is.

A molekuláris módszerek, mint a nagy átteresztőképességű szekvenálás (high-throughput sequencing, HTS), egyre fontosabbak mikrobiális közösségek vizsgálatában, mert extrém alacsony abundanciák detektálására is alkalmasak. A taxonómiai és ökológiai munkát egészíti ki a DNS vonalkód (barcoding) technika. Bizonyos élőhelyeken a környezeti DNS vizsgálatok segítik a nehezen detektálható fajok kimutatását.

III.TA5.2 Szerkezetfeltárás

Ez a csoport sok esetben igen aprólékos, egyedi vizsgálatokat foglal magában, melyek során egy adott forráson élő valamennyi fogyasztó fajt és azok egyedszámát, szezonális eloszlását, a fogyasztók kapcsolatait másodlagos fogyasztókkal, és így tovább, feltárják. Konkrétan ez jelentheti például egyetlen növényfajon előforduló összes herbivor rovarfajt, ezek ragadozóit és parazitoidjait, gomba és baktérium kórokozóit stb. begyűjtik. Ilyen vizsgálatot végzett Waloff (1968) a seprőzanóton (*Sarothamnus scoparius* [jelenleg *Cytisus*]), majd utóbb egy teljes csoport (Memmott és mtsai 2000) a növényen megtalálható patogén szervezetekig bezárólag. Lényegében egy leltár készül, amely azonban nem tartalmaz részletes megfigyeléseket és nem tüntet fel kapcsolatokat. A leltárba vett fajok képviselői véletlenszerűen is jelen lehetnek, ezért ugyanazokat a vizsgálatokat többféle időpontban is el kell végezni.



III/10. kép. Seprőzanót
(*Cytisus scoparius*, Leguminosae)
© Willow

III.TA5.3 Folyamat- és funkciófeltárás

Az előbbi szakaszban tárgyalt munka következő fázisa a kapcsolatok feltárása, amely a folyamatokra és funkciókra ad információt. Ehhez igen részletes vizsgálatokkal, mi-mit eszik, hogyan befolyásolja a fogyasztás a populációméretet, milyen hosszú a táplálkozási lánc, milyen horizontális kapcsolatok vannak, előfordul-e verseny vagy pozitív kölcsönhatás, milyen mértékű a konnektancia stb. kérdésekre kell válaszolni. Az előző szakasz példájánál maradva, Memmott és mtsai (2000) a seprőzanót esetében 370 trofikus kapcsolatot tártak fel 154 taxon között, melyekből funkció szerint 1 primer producens (növény), 19 herbivor, 66 parazitoid, 60 ragadozó, 5 omnivor és 3 patogén szervezet volt. A konnektancia, mely a tényleges és a lehetséges kapcsolatok aránya, alacsony (0,0156, azaz 1,56%) volt, ami arra utal, hogy sok specialista faj szerepelt a táplálkozási hálózatban.

III.TA5.4 Kísérletes vizsgálatok

Korlátaikat is figyelembe véve, széles körben alkalmazzák ökológiai kísérletekben modell és valóságos közösségek működésének (produkció, kölcsönhatások stb.) vizsgálatára a **mikro- és mezokozmosz** (Ecotron) berendezéseket (Drake és mtsai 1996). Az előbbieket akár egy Petri csészét is jelenthetnek,



III/11. kép. Szabályozott környezetű növénynevelő kamra, mezokozmosz (Ecotron) © Imperial College London, doi: 10.2307/2265488

amelyben mikroszervezetek közösségét vagy táplálkozási hálózatát hozzák létre. Az utóbbi gyakran jelentős beruházást igénylő automatikus szabályzású kamrák sorozata, amelyekben egyszerű (növény–herbivor rovar–parazitoid) táplálkozási hálózatokat tartanak fenn (20.3.2.2). Az abundancia, faj–egyed diverzitás változása, a produkció és fiziológiás paraméterek mérése stb. válik lehetővé.

III.TA5.5 Statisztikai értékelés

Az adatértékelő eljárások nagy változatosságát szolgáltatja például Podani (1997) és Reiczigel és mtsai (2010), az utóbbi az R-programkörnyezet használatával. A faj–egyed diverzitás értékelési módszereit Tóthmérész (1997, 2011) és Izsák (1998) ismerteti.

Faj–egyed diverzitás és becslése

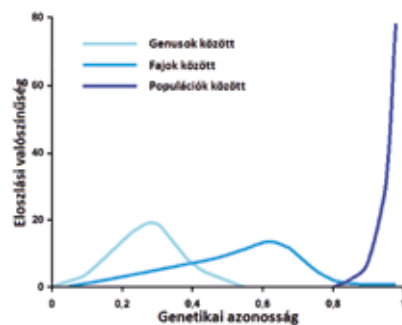
„Varietas delectat.”
(Marcus Tullius Cicero: De natura deorum)

18.1 Bevezetés	459
18.1.1 A biológiai sokféleség és szintjei	459
18.1.2 A fajgazdagság	460
18.2 Faj–egyed diverzitás	462
18.2.1 A faj–egyed diverzitás szintjei	463
18.3 Diverzitási indexek	464
18.3.1 Klasszikus diverzitási indexek	464
18.3.2 A diverzitási indexek kanonikus tulajdonságai	465
18.4 Egyenletesség (ekvitabilitás)	465
18.5 Fajabundancia eloszlások	465
18.5.1 Statisztikai jellegű eloszlási modellek	466
18.5.2 A SAD kialakulásának modelljei	468
18.5.3 Csökkenőleg rendezett abundancia sorozatokra vonatkozó egyéb modellek	469
18.6 A faj–egyed diverzitás léptékfüggősége és változása a kölcsönhatásokban	470
18.6.1 A faj–egyed diverzitás léptékfüggősége	470
18.6.2 A faj–egyed diverzitás változása a kölcsönhatásokban	471
Támogató anyagok	
18.TA1 Fajgazdagsággal és faj–egyed diverzitással összefüggő egyéb indexek	472
18.TA2 A faj–egyed diverzitás indexek algebrai magyarázata	475
18.TA2.1 Bevezetés	475
18.TA2.2 Diverzitási indexek algebrai magyarázata	475
18.TA2.3 Reciprok Berger–Parker index	476
18.TA2.4 Fajgazdagság	476
18.TA2.5 A fajabundancia eloszlás kérdései	477
18.TA2.6 A kumulált abundancia grafikon	478
18.TA2.7 A Zipf és a Zipf–Mandelbrot eloszlási modell	479
18.TA2.8 A Lotka-törvény	479
18.TA3 A Shannon entrópia és a H' min-max értékei	479
18.TA4 A béta-diverzitás sajátosságai és particionálása	480
18.TA4.1 A béta-diverzitás sajátosságai	480
18.TA4.2 A béta-diverzitás particionálása	481
18.TA5 A reciprok Simpson és a Shannon indexek használata, valamint két minta faj–egyed diverzitásának összehasonlítása	482
18.TA5.1 Valószínűségeen alapuló indexek	482
18.TA5.2 Információ elméleten alapuló indexek	482
18.TA5.3 Faj–egyed diverzitás és egyenletesség számítása	483
18.TA5.4 Két minta faj–egyed diverzitásának statisztikai összehasonlítása	484
18.TA6 Dominancia megelőző és dominancia csökkenés modellek	484

18.1 BEVEZETÉS

Az egyedek és legfőképpen a populációk inherens tulajdonsága a változatosság. Számos megválaszolatlan kérdés és aggály ellenére a diverzitási vizsgálatok a statisztikus ökológia nagyon gyakori vizsgálatai közé tartoznak. Az intuitív háttérrel maig érvényesen jellemzik a természettudós A. R. Wallace 1876-ból származó sorait, melyek egy trópusi erdőben szerzett élményen alapulnak (szabad fordításban): „ha az utazó megfigyeli egy faj egy egyedét és további egyedeket szeretne látni a fajból, hiába próbálkozik. Különböző alakú, méretű, színű és ritkán ismétlődő fák találhatók mindenütt.”

Az ökológiai diverzitásnak egyik, csak részben elkülöníthető fajtája a **faj-egyed diverzitás** és a később bevezetett, tágabban értelmezett **biodiverzitás** (26. fejezet). Míg az előbbire vonatkozó ökológiai és statisztikai vizsgálatok eredményeiről már mintegy fél évszázada összefoglaló művek jelentek meg (pl. Grassle és mtsai 1979) a biodiverzitásról mint a természetvédelem (szintén nem teljesen körülhatárolható) tárgyáról csak néhány évtizede beszélünk (a neves Harvard egyetemi ökológus, Edward O. Wilson használta a kifejezést 1988-ban a tudományos szakirodalomban), bár a XX. század elejétől voltak előzményei a koncepciónak (Colwell 2009). Juhász-Nagy (1993) biotikus diverzitásnak nevezi és megkülönbözteti ezen belül a **szünbiológiai diverzitást**, mely „az élővilág speciális, koegzisztenciális ('együtt-létezési') szerkezetével hozandó kapcsolatba;” (p. 66). A szupraindividuális szerveződési szinten is többféle tartalommal jelenhet meg a fogalom. A biodiverzitásnál maradván, a „biodiverzitás krízis”, azaz a politika szintjére emelt aggodalom az emberi tevékenység által veszélyeztetett élővilág – elsősorban fajszám csökkenésben észlelhető változásaira, az 1980-as évek nagy fajgazdagság felméréseivel kapcsolatos. Igen nagy számban jelennek meg a szakirodalomban és a bulvársajtóban is a trópusi területek, a tengerek és egyéb, speciális élőhelyek fajgazdagságával foglalkozó tudományos közlemények, melyek a többnyire címben is megjelenő „diverzitás” kifejezésen csak fajgazdagság értendő. Bizonyos mértékű értetlenséggel kell tudomásul venni, hogy még igényes szakanyagokban is a biodiverzitás és a faj-egyed diverzitás két nem elkülönülő fogalom. Bár igaz az is, hogy a biológiai sokféleség mint eredendően intuitív



18/1. ábra. A genetikai diverzitást kifejező Nei-féle genetikai azonosság mérőszámának eloszlása populációk és taxonok szintjén. A mérőszám az allélok megoszlását és az allélgyakoriság hasonlóságát veszi figyelembe. A genetikai diverzitást izoenzim adatok alapján állapították meg. A legnagyobb mértékű azonosság a populációk szintjén jelentkezik [Tregenza és Butlin (1999) nyomán módosítva].

fogalom fajtáinak minden követelményt kielégítő tárgyalására nem lehet vállalkozni (Izsák és Papp 2000). Talán egyszerűbben megragadható a faj-egyed diverzitásnak a szűkebb kérdésköre.

A biodiverzitás mindig is az ökológia és a természetvédelmi biológia egyik központi kérdése volt és lesz az „eltűnő sokféleség” (Juhász-Nagy 1993) következtében. A fajgazdagság és a fajabundancia (vagyis egy faj populációjához tartozó egyedszám egy adott területen) szélességi körök, magassági viszonyok, tengermélység, ökoszisztéma produkció stb. szerint széles sávban változnak (26. fejezet), melynek eredménye fajokban gazdag, vagy éppen fajszegény területek kialakulása, valamint a ritka és gyakori fajok kérdései. A diverzitás szó, amely sokféleséget jelent, bármely összefüggésben használható (éppen úgy, ahogy a fejezet mottóját értelmezzük). Például élőhely diverzitás, forrás diverzitás és más hasonló kifejezések szakanyagokban, vagy az ételek, programok, személyiségek stb. sokfélesége (diverzitása) a mindennapi életben. A biodiverzitás tehát a **biológiai sokféleséget** jelenti a biológiai szerveződések bármely szintjén, a génektől a bioszféráig.

18.1.1 A biológiai sokféleség és szintjei

A biológiai sokféleség maga is sokféle: beszélhetünk élőhelyek, tápanyag források stb. sokféleségéről vagy diverzitásáról. Például elemzés tárgya lehet valamely egyfajú populációban az egyedi változatosság a genomok szintjén. Így adott faj genomjának valamely lókuszához tartozó allélokra vonatkozó sokféleséggel sokan foglalkoztak. Vizsgálhatjuk az egyedek genotípusainak vagy fenotípusainak a sokféleségét is. Sokfajú közösségben az ún. funkcionális diverzitás is elemzés tárgya lehet. Ilyen elemzések során az egyedeket nem faji hovatartozásuk, hanem funkcióik szerint osztályozzuk (adott tápnövényt fogyasztók stb.) és az utóbbi tágabb osztályozás szerinti csoportok diverzitását vizsgáljuk. Lásd ezek tárgyalását kissé részletesebben alább különböző szerveződési szinteken.

- Az **egyed alatti** szinten a biológiai sokféleség formája például a **genetikai diverzitás** (variáció), amely allélok sokféleségében jelenik meg (Nei 1973). A genetikai diverzitás az alapja az evolúció működésének, lehetővé téve a szelekciós folyamatok populációkat alakító hatásait. Például az ember sarlósejtes heterozigóta allélváltozata olyan területeken jelenik meg, ahol a malária kórokozójának gyakorisága magas. A genetikai azonosság erősen kötődik a taxonómiai hierarchiához, ezért a közös allélok aránya a populációk, a fajok, valamint a genusok összehasonlításának irányába csökken (18/1. ábra). Az azonosság mértékét az ún. Nei-féle szám mutatja, amely a közös allélok aránya (Tregenza és Butlin 1999).
- Az **egyed szinten** a morfológia, a viselkedés, a kémiai anyagok stb. sokféleségében jelentkező **fenotípusos diverzitást** észleljük. A fenotípusok óriási variációja a populáción belül jelenti az egyedi szinten zajló szelekció



18/1. kép. A harlekinkatica (*Harmonia axyridis*, Coccinellidae) szárnyfedőinek színezete hatalmas fenotípusos variációt mutat a © entomart

lehetőségét, például a szexuális szelekcióban fontos tollszínezet kifejeződését, esetleg a mintázat kiterjedtségét, vagy a herbivorok elleni védelmet nyújtó növényi kémiai anyagok változatosságában. A növényekben általában (és különösen a trópusi fajokban) rendkívül magas a kémiai anyagok diverzitása. A kémiai variancia kialakulását és fennmaradását az ún. „szűrési

hipotézis” próbálja megmagyarázni (Firn és Jones 2003). E szerint a növények a sok vegyületet folyamatosan tesztelik védelmi funkciók tekintetében, de ehhez nagyon soknak kell képződnie. Vagyis a vegyületek nem azért vannak jelen, mert mindegyiküknek van funkciója, ami egyben növeli a hordozó egyed rátermettségét. Az egyes vegyületek a mutációknak köszönhetőek, melyek véletlenül hoznak létre funkcionálisan fontos metabolikus utakat. Ebből – a korábbi felfogással szemben – az következik, hogy a szervezetek nagyszámú, de túlnyomóan inaktív molekulákkal rendelkeznek.

- Az **egyed feletti** szinten a sokféleség a **fajgazdagság**, a **faj–egyed** és a **funkcionális diverzitás** formájában a közösségeket jellemzi. Részletesebben foglalkozunk a 18.TA1-ben több speciális diverzitással, amelyek fajcsoportok vagy taxonok közösségekben játszott funkcióját, a közösség működéséhez való hozzájárulást emelik ki. Például ilyen az N-kötő pillangósvirágú növényfajok funkcionális szerepe egy növényi asszociációban.

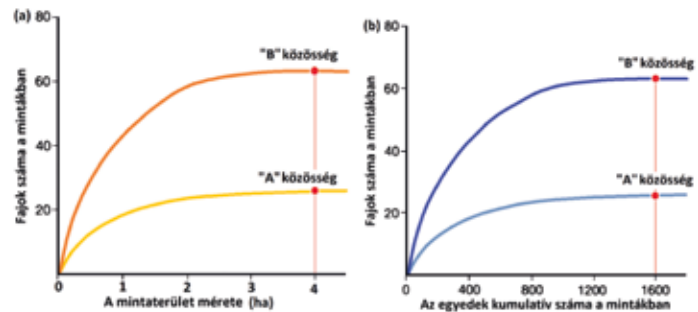
18.1.2 A fajgazdagság

A **fajgazdagság** (species richness) az adott élőhelyen, régióban, kontinensen és biomban található fajok számát jelenti (területegységre vonatkoztatva). Lényegében azonos egy florisztikai vagy faunisztikai listával, leltárral. Sem ez, sem a faj–egyed diverzitás (18.2) nem tesz utalást arra, hogy a listára felvett fajok egymással milyen viszonyban vannak, sőt arra sem, hogy egyáltalán van-e kapcsolat a fajok között. A Föld növényi és állati fajgazdagság „forró pontjai”-ról a 27. fejezet közöl adatoka.

A faji sokféleség ezen könnyen megragadható válfajának elemzésére térve, adott taxon fajait tartalmazó sokfajú populációra vonatkozó alapvető diverzitási mérték egy adott területre és mintavételi időszakra vonatkozó S fajszám, más szóval fajgazdagság. Különböző nagyságú területek fajgazdagságának az összevetésekor azonnal felmerül a fajgazdagság területfüggésének a kérdése. Már itt megjegyezhetjük, hogy többnyire elfogadott S -nek közelítő allometrikus területfüggése, vagyis az

$$S(A) \approx CA^c,$$

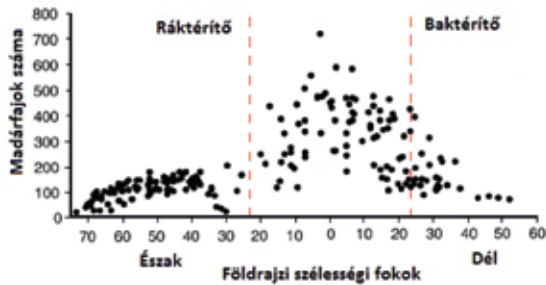
ahol C és α a vizsgált taxonra vonatkozó állandó, A pedig a terület nagysága mint változó. Azt jelzi, hogy a terület növelésével a fajszám növekedik, azaz minél nagyobb területet vizsgálunk, annál több fajt találunk (23. fejezet). Egy adott területre jellemző fajgazdagság megállapítása meglehetősen munkaigényes feladat, melyet vagy úgy végeznek el, hogy a kiválasztott terület minden négyzetmilliméterét átvizsgálják és az ott található élőlényeket összegyűjtik, vagy pedig az adott területről különböző mintaméreteket vesznek, és abból interpolálnak a fajok számára. Mintavételezés során a kumulatív fajszám telítődési görbét mutat, amely a területre jellemző aszimptotikus értékhez tart (18/2. ábra). A 18/2a. ábrán a vízszintes tengelyen a mintázott



18/2. ábra. Fajgazdagság megállapítása. Mindkét ábrán „A” közösség fajszegényebb, mint a „B” közösség. (a) A fajgazdagságot a terület növelésével állapították meg. A terület növelése négy hektáron túl nem eredményezett további fajszám növekedést. (b) A négy hektárra vonatkozó fajszámot a mintavételi intenzitás növelésével, vagyis ugyanarról a területről egyre több egyed begyűjtésével becsülték [Begon és mtsai (1990) nyomán módosítva].

terület mérete, az függőleges tengelyen pedig a megfogott fajok száma látható. A 18/2b. ábrán az adott területen a **mintavételi intenzitás** növelésével megfogott fajszámot ábrázoljuk. Azaz, egyre növekvő területeken végezzük a mintavételezést (A 8. fejezet szerint ennek a felbontási, vagy szemcseméret növelése felel meg). Először az „A” közösséget vizsgáljuk: növeljük az átvizsgált terület méretét, amíg már több faj nem kerül elő, vagyis a telítési görbe maximumot ér el. Vegyünk fel egy másik közösségre („B” az ábrákon) nézve is egy hasonló összefüggést. A „B” közösség fajgazdagabbnak bizonyul az „A”-nál. Ha a két közösséget szeretnénk összehasonlítani fajgazdagság szempontjából, ezt csak akkor tehetjük meg, ha a felvételezéseket ugyanúgy végeztük (ugyanannyi és ugyanolyan intenzitású gyűjtést végeztünk ugyanakkora területen). Mindkét közösség görbéjét ábrázolva, jelentős különbséget látunk a fajszámokban egy tetszőlegesen választott egyedszám értéknél. Egy ilyen vizsgálatban nem tudjuk megmondani, vajon egyes fajok ritkák-e vagy gyakoribbak, mert ezen a szinten csak az összes egyedszámhoz tartozó összes fajszámról kapunk információt. (A fajgazdagság algebrai leírását a 18.TA2-ben közöljük.) Természetesen léteznek a fajgazdagság meghatározására alkalmas indexek is (18.TA1).

A fajgazdagság jelentős változásokat mutat földrajzi szélességi fokok (18/3. ábra), taxonok, víz- és talajmélység, domborzati

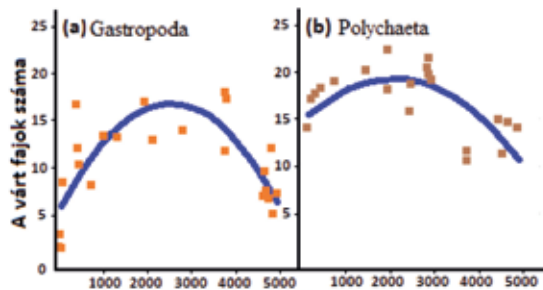


18/3. ábra. Szárazföldön élő madarak fajgazdságát négy nagy régióban (É-Amerika, É-Palearktis, Ausztrália és trópusi Afrika), 206 db 220x220 km méretű négyzetben észlelt fajszám alapján becsülték. A legnagyobb fajgazdság a Rák- és Baktérítő között mutatkozott [Turner (2004) nyomán módosítva].



18/2. kép. „Tengeri soksertéjűek” fajgazdságának ábrázolása M.J.J. Schleidt és Das Meer c. 1888-ban kiadott könyvéből
© Wikimedia Commons

magasság, közösség-típusok és az azokban játszó kölcsönhatások stb. szerint. A tengeri, óceáni vízmélységek vizsgálata meglepően magas bentikus fajgazdságot mutatott több taxon esetében, ugyanakkor a legmagasabb fajszámok 2300-2800 m mélységterományban jelentkeztek

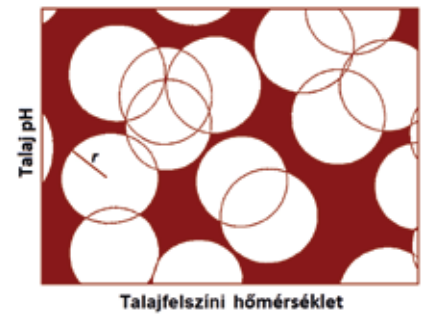


18/4. ábra. Csigák (Gastropoda) és soksertéjűek (Polychaeta) várható fajgazdságának változása a tengermélységgel. Mindkét állatcsoportnál 2-3 ezer méter mélyen legnagyobb a fajgazdság. A minták az Atlanti-óceán északnyugati részéből származnak. A várt fajszámot [E(S50)] az ún. Hurlbert-féle módszerrel 50 ténylegesen kifogott egyed alapján számították [Rex (1981) nyomán módosítva]. A Hurlbert-féle index magyarázatához lásd a 18.3.3-at és 18.TA2.2.3-at.

(Rex 1981). Ez jellegzetes, fordított „U-alakú” (unimodális vagy maximum) görbét eredményez (18/4. ábra). A mélyégi faj-egyed diverzitás okait a mélytengeri környezet nagyfokú stabilitásában, a lefelé süllyedő szemcsés szerves anyag, mint egyedüli forrás, mennyiségében, a makrofauna szegénységében és a biológiai kölcsönhatások, elsősorban a verseny intenzitásában keresik. Általános tendenciaként és nagy léptékre vonatkozóan a fajgazdság növekedést mutat földrajzi szélesség szerint az egyenlítő felé haladva. Willig és mtsai (2003) több mint 30 hipotézist gyűjtött össze a jelenség magyarázatára. Például magasabb speciációs rátákat tételeznek fel, ami nagyobb

energiafelhasználást és mutációs rátát, egyben csökkent generációs időket jelenthet az időben stabilis (perzisztens) trópusi környezetben (Hillebrand 2004). Kézenfekvő niche-elméleti feltételezés, hogy a fajgazdság növekedését elősegíti egy mikro-mozaikosan heterogén környezetben az olyan forrásfelosztás, amely nem kizáráson, hanem együttélés kialakulásán alapul (18/5. ábra, Chesson 2000). A fajgazdság változása fajcsoportok és funkcionális csoportok esetében is kimutatható (18/6. ábra).

A fajgazdság az egyre újabb gyűjtési és vizsgálati (pl. molekuláris) módszerek alkalmazása következtében folytonosan változik. Esetenként csökken, mert DNS analízisek alapján nem találnak elegendő különbséget fajok között. A fajgazdság megállapítása során speciális problémák is felmerülhetnek. Például mikroba közösségek esetében a számos tekintetben nem kielégítő fajszintű o s z t á l y o z á s r ó l újabban gyakran OTU (Operational Taxonomic Unit) egységekre térnek át. A fajgazdságot a migráció, evolúciós távlatban pedig a fajképződés (speciáció) növeli, viszont a (környezet)szennyezés



18/5. ábra. Niche-felosztás növényfajok között mikroheterogenitású környezetben. A Venn-diagrammal ábrázolt fajok egy-egy r sugarú körben életképesek. Az ábrán csak két niche-tengely (a talajfelszín hőmérséklete és a talaj hidrogénion-koncentrációja, pH) látható. Több forrásváltozó esetén sokkal bonyolultabb lehet a niche-felosztás [Tilman és Lehman (2002) nyomán módosítva].



18/6. ábra. A Kojot-cserjén (*Baccharis pilularis*, Asteraceae) élő herbivor rovarfajok fajgazdsága csökken a növény szélességi fokok szerinti elterjedése függvényében, észak felé haladva. A vizsgálatokat az USA keleti államainak partvidékén végezték. A bal felső kis ábrán a kék négyzetek és a folytonos vonal a partvonalon, a piros négyzetek és a szaggatott vonal a partvonalától beljebb eső szárazföldön végzett vizsgálat eredményeit mutatják [Barrios-Garcia és mtsai (2015) nyomán módosítva].

általában jelentősen csökkenti. Az 1980-as évek „túlzott” becsléseihez képest (kb. 30 millió faj), a jelenlegiek 500 millió–2,2 milliárd szélső értékek közé teszik a Földön élő fajok számát (Larsen és mtsai 2017, Li és Wiens 2022). Az utóbbi adatok magyarázatul, többek között, olyan megállapítások szolgálnak, melyek szerint a trópusi élőhelyek stabilitása, a forrásfelosztás intenzitása és fajképződési folyamatok által generált faji specializáltság korántsem olyan nagymértékű, mint azt korábban feltételezték. Például Novotny és mtsai (2002, 2007) lepkefajokkal *in situ* végzett növényetési kísérletekkel kimutatták Pápua Új-Guineában, hogy a monofág herbivor rovarok fajszáma jóval kisebb, mint amit a trópusi óriásfák rovarfaunájának vizsgálata alapján korábban Erwin (1982) becsült (10.TA5.4). A fajgazdagság becslése a hatékony gyűjtőmódszerek ellenére is pontatlan, mert a **ritka fajok** még a nagy mintaméretekből is rendszerint hiányoznak (Lande 1996).

Jelentős kérdés, hogy mi hozza létre és milyen mechanizmus tartja fenn a általánosan a biológiai sokféleséget, és speciálisan a fajgazdagságot?

A biodiverzitás generálásában a taxonok **filogenetikai sajátosságai** (inherens fajképződési „hajlam”) és a populáción belüli, illetve a populációk közötti folyamatok (verseny, ragadozás, parazitizmus stb.) valamint a populációméreteket befolyásoló környezeti faktorok játszanak szerepet (Chesson 2000). Mára a populációs kapcsolatok közül a versenynek nem tulajdonítanak akkora jelentőséget, mint korábban. A lassan zajló és nehezen detektálható **fajképződésnek** (speciáció), két fő típusát említjük: a szimpatrikus és az allopatrikus fajképződést. A szimpatrikus fajképződés azonos élőhelyen élő egyedek között létrejött pre-kopulációs (pl. viselkedési) izoláció, amely megakadályozza, hogy az egyébként még szaporodóképes egyedek egymással szaporodjanak. Az allopatrikus fajképződés során földrajzi akadályokkal elválasztott populációknál alakul ki reprodukív izoláció a helyi körülményekhez való adaptáció következtében. A niche-differenciációs és fajképződési folyamatokat összefoglalhatjuk a ma használatos „**ökológiai speciáció**” fogalom alatt, amely során a génáramlás a populációk között akadályokba ütközik az eltérő ökológiai környezetekben ható divergens szelekció következtében (Nosil 2012). A leírtak feltétele a populációk genetikai variációja és a gének közötti szoros fizikai kapcsolat (linkage disequilibrium), melyen a szelekciós folyamatok működhethetnek.

A biodiverzitás **fenntartásában** biotikus (pl. ragadozás, fajinvázió, diszperzió) és abiotikus (pl. klimatikus és geológiai) környezeti hatások (22. fejezet) fontosak, bár elég keveset tudunk róluk. Például több vizsgálat is bizonyítja, hogy a Karib-tengeren gyakran előforduló hurrikánok jelentős mértékben keverik az erdőállományok fajösszetételét és elősegítik a szukcessziós folyamatot (Weaver 1986). Másrészt, az is ismert, hogy a fajgazdagabb közösségek ellenálló képessége fajinváziókkal szemben nagyobb, mint a fajszegényebbeké (Naeem és mtsai 2000), ahogy azt már Elton (1958) megjósolta.

18.2 FAJ–EGYED DIVERZITÁS

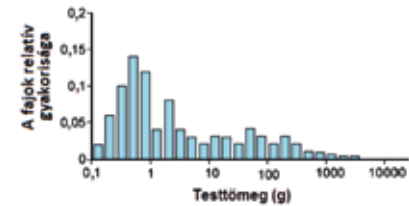
Juhász-Nagy (1986) szerint „... a szünbiológiai diverzitás a téridőbeli sokféleség olyan ’kvantitatív megjelenítése’, ahol valamilyen reprezentánsok (pl. egyedek) eloszlása vizsgálendő valamilyen minőségi kategóriák (pl. fajok) szerint.” Más szavakkal a diverzitás egy minta vagy terület faj- és egyedszámainak együttes figyelembe vételét jelenti (Begon és mtsai 1990). Hill (1973) azon a véleményen van, hogy a diverzitás logaritmikus formája az entrópia (annak Rényi-féle, generalizált formája, 18.TA3), ami azonban csak nehezen interpretálható, emiatt nem általános a használata. Tuomisto (2010) szerint a faj–egyed diverzitás koncepcióját a Hill-féle definíció közelíti meg legjobban, amely az **átlagos fajabundancia arányok inverzeként** adja meg.

A faj–egyed diverzitás meghatározásakor az egyedszámokat a fajok szerint vesszük figyelembe. A mintavételezéskor rögzítjük, hogy például az A-fajhoz 5, B-fajhoz 122, C-fajhoz 44 stb. egyed tartozik. Az egyedszámokat az összes egyedszám arányában adjuk meg. Az egyedek eloszlása a fajok között bevezeti az **egyenletesség** (evenness) fogalmát is (18.4). Minél hasonlóbb az **egyedszám** az összes faj esetében, annál nagyobb az egyenletesség és egyben a faj–egyed diverzitás is. A rametképző szervezetek esetében, melyeknél az egyedszám meghatározása nehézségekbe ütközik, a rametek vagy a **biomassza** (pl. szárazanyagban kifejezve) használható a faj–egyed diverzitás számolására. De nincs akadálya annak sem, hogy az abundancia-eloszláshoz hasonlóan a **testtömeg-eloszlást**

vegyék figyelembe uniter szervezetek esetében is, amely a Fisher-féle logaritmikus eloszláshoz (lásd alább) hasonló összefüggést ad (18/7. ábra).

A faj–egyed diverzitás leírására leggyakrabban a diverzitás indexeket alkalmazzák. Ezekből az ökológia története során igen sok keletkezett (18.TA2). Az egyes indexek sajátosságaikban eltérnek, és kisebb-nagyobb különbségeket mutatnak ugyanannak a mintának az elemzésekor, ezért más-más faj vagy abundancia eloszlásokra érzékenyek. Például a reciprok Simpson index a legnagyobb fajgyakorisági értékekre mutat érzékenységet, ezért is tekintik dominancia indexnek, de a mintaméret kevéssé befolyásolja. A Shannon indexet a mintaméret és a ritka fajok száma befolyásolja.

A faj–egyed diverzitás mérése és meghatározása mindig egy adott időpontra és lokalitásra érvényes, mert rendszerint egy élőhelyfoltra jellemző vizsgálatból áll (ez az ún. alfa-diverzitás, lásd alább). Értéke az ökológiai környezet foltossága



18/7. ábra. Halfajok relatív gyakorisági eloszlása a testtömegük függvényében. Az eloszlás erősen torzított a kisebb testtömegek felé. A vízszintes tengely logaritmikus beosztású [Brown (1995) nyomán módosítva].

következtében helyről-helyre és időben is változik, ezért általában nem szoktak többször ugyanott méréseket végezni és átlagértékeket számolni. Sem a Shannon, sem a reciprok Simpson index matematikai sajátosságaiból következően, nem rendelkezik varianciával (Lande 1996). Ebben közrejátszik a mért adatok függetlenségének hiánya is, ti. a területek folytonosak és a határok kijelölése viszont szubjektív. Egy vagy több lokalitásban mért értékét nem adhatjuk meg például tájleptékre nézve és átlagolni sincs értelme, mert nem jellemző. Tájleptéken a fajgazdagságnak van több értelme.

Ha mégis összehasonlítást szeretnénk végezni például két H' érték között (ez a Shannon index mérőszáma), akkor azt csak az erre a célra kidolgozott speciális és nagyon korlátozott érvényességű statisztikai teszttel (az ún. Hutcherson-féle t -teszt) tehetjük meg (18.TA5.2). Más szerzők (pl. Heip és mtsai 1998) viszont azon a véleményen vannak, hogy az indexek teljesítik az adatok függetlenségére alapozott statisztikai eljárások feltételeit. Ezt erősíti meg Taylor (1978) is, aki kimutatta, hogy több helyről vett minták Shannon index értékei normál eloszlást mutatnak, ami alkalmassá teszi ezeket a parametrikus statisztikai értékelésre. Általánosabban az ún. jackknife módszer is alkalmazható (Izsák és Papp 1994).

18.2.1 A faj-egyed diverzitás szintjei

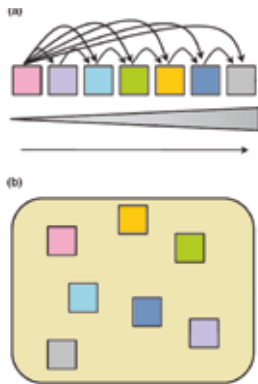
Whittaker (1972) három szintet javasolt: alfa- (α), béta- (β) és gamma- (γ) diverzitást. Ezek azonban nem ontogenetikai kapcsolatban állnak egymással, hanem észlelési és mérési szinteket jelentenek. A faj-egyed diverzitás a tulajdonképpen **alfa-diverzitás, amit egy élőhelyen belül mérünk.**

Fennáll viszont, hogy például terepi vizsgálatok során a terepi sajátosságoknak megfelelően az alfa-diverzitás lokációk szerinti változásokat mutat, vagy közelebről, valamely térbeli, időbeli mintavételi sorozatok alfa-diverzitásai változásokat mutatnak. Ezekre az ingadozásokra tekintettel beszélünk **béta-diverzitásról, amelyet élőhelyek között mérünk** (18.TA4). A béta-diverzitás általában növekszik az alfa-diverzitás csökkenésével. Másrészt a béta-diverzitás az alfa-diverzitási értékek megállapításakor használt mintavételi területek növekedtével általában csökken. A béta-diverzitás létrejötté mögött gyakran fajkicserélődési folyamat áll.

Az alfa-diverzitás tehát egyetlen mintára vonatkozik, a béta-diverzitás

(differenciális diverzitás) az élőhelyek jellemzésére használatos. Az utóbbit általában a következő összehasonlításoknál használják a különbségek kimutatására (a) egy gradiens vagy transekt mentén haladva, egyik élőhelyből a másikba lépve, vagyis jelzi a fajok kicserélődését (turnover) lokalitások vagy lokális és regionális fajgyűttek között (ezek mindig páros összehasonlítások) és (b) jelzi a közösségszerkezet variációját a mintavételi helyek között (18/8. ábra). Tehát a térbeli mintázatot ragadja meg. A fajkicserélődés a fajösszetételben, relatív abundanciában, a biomasszában és a borításban mutatózó változásokat méri. A béta-diverzitás második típusa adott téridőbeli léptéken, vagy élőhelyen belül mér eltérést a közösségszerkezetben és megfelel az átlagos Jaccard-féle disszimilitásnak (18.TA1.5). A kisebb jelentőségű **gamma-diverzitás** egy egész sor közösségre vagy geográfiai régióra vonatkozik és Whittaker (1972) nyomán általában az előbbi két diverzitásfajta összegeként ($\alpha + \beta = \gamma$) vagy szorzataként ($\alpha \times \beta = \gamma$) definiálják (Tuomisto 2010). Az első kettő meghatározza a harmadikat, amiből viszont az is következik, hogy az összefüggések átrendezése bármelyiket eredményezheti. Ez utóbbi dedukció és az összefüggés értelmezése körül igen élénk vita bontakozott ki Hill (1973) és később Jost (2006, 2007), valamint Tuomisto (2010) felvetései folytán. Tuomisto kiemeli, hogy az alfa-diverzitást a gammától háromféle módon különböztetik el, a béta-diverzitásnak pedig legalább 30-féle definíciója létezik. Érthető módon ez vitákat és bírálatokat váltott ki. Az egyik legfontosabb bírálat az volt, hogy mindez olyan diverzitást eredményez, amelyben **béta függ alfától**, mely elsősorban az additív változatból nyilvánvaló, de a másik esetében is jelentkezik egyes indexek használatakor. Ez a rejtett függőség problémákat okoz, mert így régiók béta-diverzitás értékeit alfa-diverzitásokkal hasonlítják össze. Például ha az alfa-diverzitás magas, akkor – az additív összefüggésből kifejezve –, a béta-diverzitás 0-hoz közelít, ami értelmetlen. Az alfa-diverzitás függetlenné tételére a megoldás az ún. **particionálás** (felosztás), amikor azt kell elérni, hogy az alfa- és béta-diverzitás egymástól függetlenül változzon [Jost (2010) és lásd a béta-diverzitás particionálását részletesebben a 18.TA4.2-ben].

A háromféle faj-egyed diverzitás szintén változik szélességi fokok szerint. Ez bizonyos mértékig evidens, mert mindegyik tartalmaz fajszámot. Például a béta-diverzitás a 18.TA4/2. ábra szerint csökken a szélességi fokok függvényében az újvilági denevérfajok esetében (Stevens és Willig 2002). A 32 eltérő közösség (parti, sivatagi, száraz szubtrópusi, nedves trópusi stb.) fajszámát és abundancia értékeit irodalmi adatok alapján vizsgálták és fajkicserélődési különbségekként értelmezték a fajkészlet és a lokális közösségek közötti különbségeket. Megállapították, hogy a trópusi közösségek viszonylag magas fajgazdagsággal és alacsony egyenletességgel rendelkeznek, míg a szubtrópusiak



18/8. ábra. A béta-diverzitás két típusa. (a) Az egyes mintavételi egységekben (négyzetek) az előző egységhez képest detektálható (erre utalnak a nyílak) faj-egyed diverzitást mérjük egy változó (itt növekvő) környezeti gradiens mentén (szürke sáv és nyíl). (b) A mintavételi területen belül a mintavételi egységek közötti faj-egyed diverzitás variációját mérjük [Anderson és mtsai (2011) nyomán módosítva].

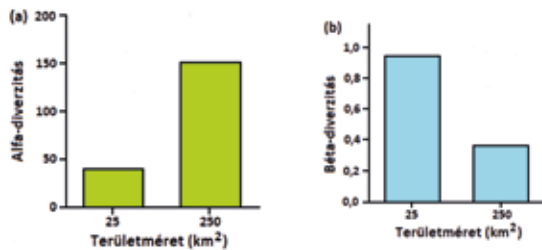


18/3. kép. Pallas-szelindekénévér (*Molossus molossus*, Molossidae)
© RLM Novaes,
ISBN: 978-85-67788-01-2

éppen fordítva. Azokon a helyeken, ahol magas béta-diverzitást mértek, sok faj volt a fajkészletben, melyek a közösségeket kolonizálták és növelték a diverzitást (a fajgazdagság emelésével). Ha viszont alacsony béta-diverzitást mértek, akkor csak kevés faj kolonizálta a területeket és az egyenletesség növelte a faj–egyed diverzitást.

Felvetődik az is, hogy a háromféle faj–egyed diverzitás miként és mennyire befolyásolja egymás változását. Az alfa-diverzitás például lényegesen befolyásolja a gamma-diverzitást a trópusokon kívüli területeken, a béta-diverzitás pedig éppen ellenkezőleg, a trópusi tájakon van hatással a gamma-diverzitásra (Willig és mtsai 2003).

Az egyes indexek másként viselkednek a mintázott terület mérete függvényében (18/9. ábra). Míg az alfa-diverzitás növekedik az egyre nagyobb mintaterülettel, a béta-diverzitás csökken, mert a nagyobb területrészek egyre kevésbé hasonlítanak fajösszetétel szempontjából. Éppen fordítva változnak a domborzati magasság szerint (pl. egy hegységen felfelé haladva). Az alfa-diverzitás csökken, a béta-diverzitás növekedik (18.TA4/2. ábra).



18/9. ábra. A skóciai Fife megye madarainak fajgazdagsága. Az (a) alfa- és (b) béta-diverzitás ellenkezően változott a terület növekedésével. A 25 km²-es területből 100, a 250 km²-ből 10 minta állt rendelkezésre. A béta-diverzitást az egyes területrész-párok összehasonlításával (1-Jaccard indexet használva) számították. Az (a) ábrán átlagok, a (b) ábrán mediánok láthatók [Magurran (2004) nyomán módosítva].

18.3 DIVERZITÁSI INDEXEK

A faj–egyed diverzitásnak az intuitív fogalma közelítésképpen megállja a helyét. Korrekt definícióját azonban csak valamely koncepcióhoz kötődő diverzitási indexszel lehetséges megadni. Ennélfogva ezek az indexek a faji sokféleség más és más oldalát hangsúlyozzák. Értékük egyrészt a fajszámától, másrészt a fajok gyakoriságainak eloszlásától függ. A két komponens kielégítő szétválasztása azonban nem lehetséges. Bizonyos értelemben a fent említett fajgazdagság is diverzitási indexnek tekinthető (18.TA2.4).

Az elmúlt évtizedekben igen nagy számú diverzitási indexet vezettek be. A szakirodalom széleskörben tárgyalja ezeket például Magurran (1988), Izsák és mtsai (1981), Tóthmérész (2011), Izsák and Papp (2000). Az indexek a különféle kívánalmaknak változó mértékben felelnek meg. Magukra a biológiai diverzitási vizsgálatokra vonatkozó nagy számú eredmény is csak részben elégitette ki az előzetes várakozásokat. A

diverzitási indexek alkalmazása során számos szempontra kell figyelemmel lenni. Azt már említettük, hogy egyik diverzitási index értéke sem inherens tulajdonsága adott fajegyüttesnek vagy fajközösségnek. Arra vonatkozóan szegényesek az adatok, hogy valamely diverzitási index funkcionális paramétere volna az adott fajközösségnek, vagyis, hogy egymagában az index értéke befolyásolná a fajegyüttes sorsát.

Fontos megjegyezni, hogy a diverzitási indexek eltérő módon rangsorolhatják különböző fajegyüttesek diverzitását. Lehetséges például, hogy két diverzitási indexet alkalmazva, valamely A közösség az első indexre vonatkozóan, a B közösség a második indexre vonatkozóan mutat nagyobb diverzitást. Ugyanakkor az is igaz, hogy – mint már említettük – az indexértékek között pozitív korreláció áll fenn.

Az egyes indexek részletesebb algebrai magyarázata a 18.TA2-ben, alkalmazásuk a 18.TA5-ben található.

18.3.1 Klasszikus diverzitási indexek

18.3.1.1 Gini–Simpson index (GS)

A leggyakrabban használt faj–egyed diverzitás indexek egyike. Legyen az s fajszámú közösségben az i fajnak **faji közönösségségeként** is értelmezhető előfordulási valószínűsége p_i ($i=1, \dots, s$). Ekkor a

$$D = \sum_{i=1}^s p_i^2$$

mennyiséget az **átlagos közönösségség** egyik mértékének tekinthetjük, a $GS=1-D$ mennyiség (**átlagos ritkaság**) pedig, amennyiben $1-p_i$ -t **ritkasági mértéknek** tekintjük, átlagos ritkaságként egyfajta diverzitási indexnek tekinthető. Hasonlóképpen diverzitási indexnek tekinthető $1/D$ (reciprok Simpson index, 18.TA5.1).

18.3.1.2 Shannon index

Definiáljuk most a faj **ritkaságát** az i faj megjelenésével járó **meglepetésként** az előzőektől eltérően $-\log p_i$ -ként (láthatóan p_i -nek ez is fogyó függvénye). Ekkor tekinthető

$$H' = -\sum_{i=1}^s p_i \log p_i$$

is **átlagos ritkaságként**, diverzitási indexként. Az alkalmazott logaritmus alapszámának megváltoztatása csak számszorozóbeli eltérést okoz, így nincs lényegi jelentősége. Ezt az indexet információelméleti megfontolások kapcsán már korábban bevezették.

Könnyen ellenőrizhetjük, hogy ha a p_i értékek azonosak a mintában, vagyis minden n_i -re $p_i = 1/s$, akkor $H' = s$ áll fenn. Utóbbi egyben H' maximuma: $H'_{max} = s$. Tájékozódás céljára hasznos lehet az összefüggés ismerete (lásd még 18.TA3.2).

18.3.1.3 Hurlbert-féle diverzitási indexcsalád

Említést érdemel a koncepciózus S_m az m paraméterrel, $m=2, 3, \dots$. Interpretációja lehet, hogy m -szeri véletlen ismételt visszatevéses egyedválasztáskor a mintabeli véletlen fajszám átlaga S_m .

$$S_m = \sum_{i=1}^s (1 - (1 - p_i)^m).$$

Ezek szerint paraméteres indexcsaládról van szó. Fontos körülmény, hogy m növekedésével S_m egyre érzékenyebb lesz a kis gyakoriságok körében történt változásokra, egyben egyre kevésbé érzékeny a legnagyobb gyakoriságok változásaira (lásd még 18.TA2.2.3).

18.3.1.4 Hill-féle diverzitási indexcsalád

Használatosak az N_a paraméteres indexei is. Az indexcsalád képlete:

$$N_a = \left(\sum_{i=1}^s p_i^a \right)^{\frac{1}{1-a}},$$

ahol a nem $= 1$. N_1 határesetként értelmezett és $e^{H'}$ -vel azonos [itt és alább e ($\approx 2,72$) a természetes alapú logaritmus alapszáma]. Az a paraméter növekedésével az index egyre érzékenyebb lesz a kis gyakoriságok megváltozásaira.

18.3.1.5 Fisher-féle alfa-diverzitási index

Az index ún. **logaritmikussorozat** szerinti fajabundancia eloszlás paramétereként vezethető be. Nevezetes, hogy az adott logaritmikussorozat szerinti fajabundancia eloszlás esetében (egyben adott alfa esetében) a mintaelemszámot e -szeresre növelve a minta elemszáma alfa-szorosára nő (lásd még 18.TA2.2.4).

18.3.1.6. Kvadratikus entrópia index

Ennek az indexnek a használata az utóbbi években terjedt el. Alkalmazása lehetővé teszi a fajok egyedei közti különbözőségek mértékének a figyelembe vételét. A figyelembe vett különbözőség taxonómiai, táplálkozásbeli és egyéb természetű is lehet. A megállapított különbözőségeket kielégíthetik a távolsági axiómákat, amikor is fajok közti távolságoknak tekinthetők. Lényegében az egyedek faji változatosságán alapul. Két egyed távolságát tekinthetjük 1-nek, ha különböző fajhoz tartoznak, azonos fajhoz tartozó egyedek távolsága pedig választható 0-nak. Általánosabban azonban, akár faji, akár egyéb kategóriákhoz tartozásra tekintettel, valamely i és j csoporthoz tartozó egyedek távolságát, különbözőségét d_{ij} -vel jelölve, bevezethetjük a Q átlagos különbözőséget vagy **kvadratikus diverzitási indexet** (Rao 1982) a következő képlettel:

$$Q = \sum_{i=1}^s \sum_{j=1}^s p_i p_j d_{ij},$$

ahol d_{ij} az i és j faj egyedei közti különbözőség, $i, j = 1, \dots, s$. Így a populáción belüli egyedek különbözőségének általánosabb mérőszámához juthatunk. (Ha a faji hovartartozásnak megfelelően d_{ij} szerint 1 vagy 0, hogy i nem $= j$ vagy $i = j$, ld. fentebb, visszajutunk a GS diverzitási indexhez). Például bevezethetők a d_{ij} ún. taxonómiai távolságok, ld. lentebb. Ebben az esetben Q -t **taxonómiai diverzitási indexnek** tekinthetjük (lásd 18.TA1.4).

Meg kell említenünk, hogy n -nel jelölve a mintaelemszámot és n_{max} -szal a legnagyobb gyakoriságot, a kezdetleges n_{max}/n az ún. **Berger–Parker-féle dominancia index reciproka**. A reciprok Berger–Parker index bizonyos korlátok között zavarba ejtően jól alkalmazható diverzitási index (18.TA2.3)

18.3.2 A diverzitási indexek kanonikus tulajdonságai

A diverzitási indexekre vonatkozó számos elvárható tulajdonság közül a két legalapvetőbb: (1) adott diverzitási index és adott fajszám esetében az index értéke érje el a maximumát akkor, ha a fajgyakoriságok egyenlők. Továbbá ez a maximum a fajszám növekedésével maga is növekedjék. (2) I -vel jelölve a szóbanforgó diverzitási indexet, A -val és B -vel két tetszőleges közösséget, egyszerűség kedvéért azonos fajszámokkal, azaz a tulajdonság szűkített értelmezésével fennáll az $I(A) + I(B) \leq I(A + B)$ reláció (Gadagkar 1989, Baczkowski és mtsai 2001). Ez összefügg az indexek „konvex” vagy „konkáv” jellegével (lásd ehhez 18.TA1.6-ot).

18.4 EGYENLETESSÉG (EKVITABILITÁS)

Ha minden fajhoz azonos egyedszám tartozik, akkor a faj-egyed diverzitás is maximális. Az **egyenletesség** (E) 0 és 1 közötti szám lehet. Ha értéke 0, nincs egyenletesség, egyetlen faj van jelen. Ha értéke 1, maximális az egyenletesség, minden faj azonos egyedszámúban van jelen. A reciprok Simpson index esetében az egyenletesség kiszámításához a D értékét elosztjuk a fajszámmal, S -sel. A Shannon index használatakor az egyenletességet megkapjuk, ha H' értékét osztjuk a fajok számának természetes logaritmusával ($\ln S$). Ha két faj 50-50 egyeddel rendelkezik $H'_{max} = \ln 2$ és $H' = 0,69$. Mivel $\ln 2 = 0,69$, ebből $E = 1$.

További információk az egyenletességről a 18.TA1.2-ben találhatók.

18.5 FAJABUNDANCIA ELOSZLÁSOK

A fajabundanciák eloszlása (species abundance distribution, SAD) a sokfajú populációk statisztikai sajátosságainak gyakori elemzési tárgya. Az abundancia (egyedszám) eloszlás leírására szolgáló modellek két családját különböztetjük meg, mely

a történetiséget is tükrözi: (1) a mezőgazdasági és erdészeti gyakorlatban gyűjtött nagy abundancia adatsorok **statisztikai** elemzésével kapott modelleket, (2) a **niche-konceptió alapján** kialakított, **biológiai jelentést hordozó**, nagyrészt elméleti modelleket (Tokeshi 1999).

18.5.1 Statisztikai jellegű eloszlási modellek

A mezőgazdaságban fontos rovarfajok populációdinamikai sajátosságainak vizsgálatára szolgáló rendszeres adatgyűjtés a XX. század első felében indult meg. E tekintetben a leghosszabb adatsorokkal az angol Rothamsted mezőgazdasági állomás büszkélkedhet Európában, azonban a magyar mezőgazdasági és erdészeti fénycsapda hálózat is több mint 60 éve szolgáltat



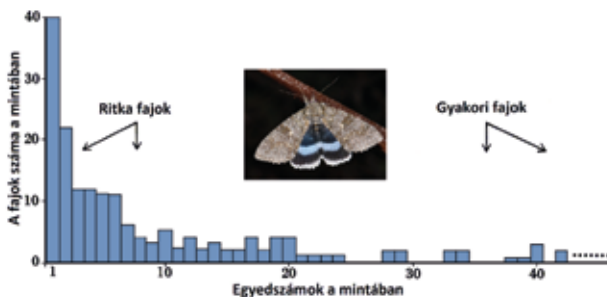
18/4. kép. Fénycsapda. A fényre repülő rovarok a fényforrás alatti tölcserbe esnek, amely alul alkalmas ölfanyaggal ellátott gyűjtőedényben végződik.

Fotó: Csóka György

adatok. A fénycsapdán kívül is, amely egy egyszerű eszköz a repülő rovarok gyűjtéséhez, léteznek olyan módszerek, amelyek egy terület fajszáma és a fajkhoz tartozó egyedszáma vonatkozásában nagy mennyiségű adatot szolgáltatnak. Vizsgálhatjuk több faj illetve mintának a vonatkozásában, hogy milyen sajátosságokat mutat a fajabundanciák(!) előfordulási gyakorisága. Ilyen sajátosság lehet például az, hogy a kis fajabundanciákkal (fajgyakoriságokkal) előforduló fajok száma (tehát

a kis fajgyakorisági értékek gyakoriságai) relatíve nagyok, vagy hogy éppen viszonylag ritkák az ilyen fajok. Másfajta megfigyelés lehet, hogy maguk a csökkenőleg rendezett abundancia-gyakoriságok nagyon meredeken csökkennek (ld. alább).

A két paraméter összefüggésének egyik megjelenítési módja a 18/10. ábra. A vízszintes tengelyen az egyedszámot, az függőleges tengelyen a fajszámot ábrázolják. A fajok száma tehát gyakoriságként jelenik meg: hány faj képviselteti magát 1, 2, ..., n számú egyeddel. A diagramból azt látjuk, hogy a legtöbb faj alacsony egyedszámban fordul elő, sok fajt mindössze

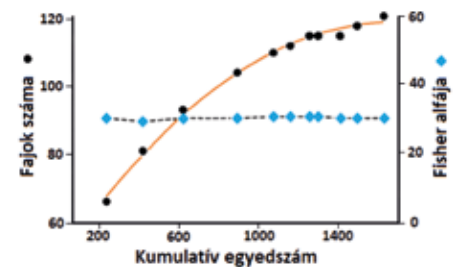


18/10. ábra. Fénycsapdával fogott lepkefajok egyedszámainak gyakoriságaira vonatkozó hisztogram. Az eloszlásból kitűnik, hogy például 40 faj csak egyetlen egyeddel szerepelt a csapdázott lepkék között, ugyanakkor csak néhány faj egyedszáma érte el a 40-t [Krebs (1985) nyomán módosítva]. Fotó: Baranyi T.

csak egyetlen egyed képvisel és kevés faj viszont nagyon nagy egyedszámban van jelen. A fogási adatok feltehetően tükrözik a természetes körülmények közötti előfordulást, vagyis egyes fajok ritkák, mások gyakoriak (feltételezve, hogy valamennyi fajnak azonos esélye volt a csapdába kerülni).

A függvény alakja nem általános, más eloszlási típusok tapasztalhatók más gyűjtési eszközökkel, gyűjtési időtartammal és más közösségekben. Ez utóbbiak figyelembe vétele igen fontos, különösen a gyűjtési időtartam, mert mint látni fogjuk ez a relatív fajabundanciákat jelentősen befolyásolja, ahogy erre már a 18/2. ábra is utalt.

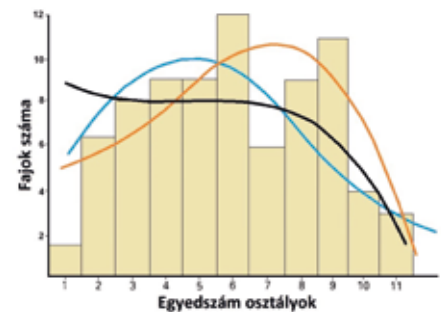
Az első ilyen jellegű adateloszlásokat Fisher és mtsai (1943) kísérelték meg statisztikailag elemezni. Különböző függvények illesztésével próbálkoztak, és amelyik a legjobb (statisztikailag szignifikáns) illeszkedést eredményezte, azt tekintették az eloszlás leírására a legmegfelelőbbnek. Így például a 18/10. ábrára nézve a **logaritmusos** illeszkedés bizonyult legjobbnak, amit az αx , $\alpha x^2/2$, $\alpha x^3/3$, ...stb. sorozattal lehetett leírni, ahol az αx az 1 egyeddel, az $\alpha x^2/2$ a 2 egyeddel és



18/11. ábra. Fisher alfája független a mintamérettől. Az adatok fénycsapdával gyűjtött lepkefajokat és egyedszámait mutatják [Rosenzweig (1999) nyomán módosítva].

így tovább reprezentált fajok számát jelenti. Az összefüggésben x mesterséges skálaparaméter, $\alpha (>0)$ pedig diverzitás mérőszám („Fisher alfája”, ahogy az irodalomban elterjedt), melynek értéke függ a görbe alakjától, de nem függ a mintamérettől (18/11. ábra). Értéke megkapható az $\alpha = N(1-x)/x$ képletből, ahol N az egyedek száma a mintában. A statisztikai jelleget többek között az is erősíti, hogy az összefüggés viselkedése általános formában is leírható az $S = \alpha \ln(1+N/\alpha)$ egyenlettel, ahol S a fajszám, N pedig az egyedek száma a mintában. Ennek értelmében a minta akár végtelen nagy lehet és a várt fajszám ennek megfelelően emelkedik. A valóságban ez irreális feltételezés, a logaritmusos szemben, mely dominálón egyetlen vagy kevés egyed által reprezentált fajt tartalmazó eloszlás.

Egy másik fajszám–egyedszám adatsoron (18/12. ábra) több függvény illesztését is



18/12. ábra. Fészkelő madárfajok egyedszám osztályaihoz tartozó fajszámokra illesztett görbék. Kék vonal: lognormál, fekete vonal: logaritmusos, narancssárga vonal: negatív binomiális illesztést jelent. További magyarázat a szövegben [Gray (1987) nyomán módosítva].

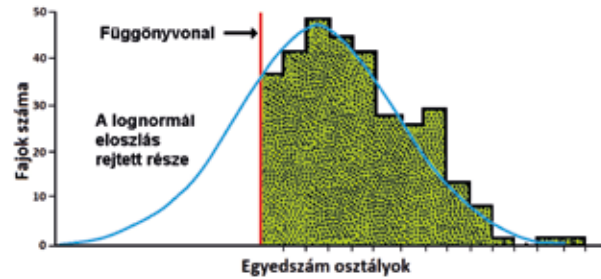
feltűntették. Látható, hogy az adatsorhoz nagyon eltérő módon illeszkednek, azonban ebben az esetben a **negatív binomiális** adja a legjobb illeszkedést (18.TA2). Ezt általában térbeli, például foltos eloszláshoz illesztik populáción belül. Biológiai jelentése nem ismert (Gray 1987).

Gyakori az összevont egyedszám osztályok alkalmazása. Lehetnek például az abundancia vagy gyakorisági osztályok: 1, 2-3, 4-5, ... stb. Tartozhat az első osztályba (Preston eredeti elnevezésével „oktávok”) például 8 faj, vagyis 8 faj fordul elő a mintában 1-es gyakorisággal stb. A kezdetben tapasztalt

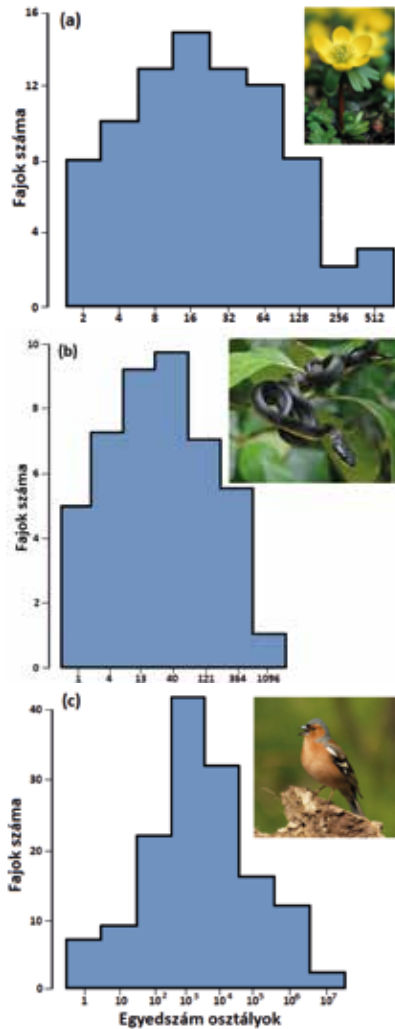
lognormális fajabundancia eloszlás (ld. alább) gyakori előfordulása és matematikai megfontolások alapján bevezetésre kerültek és gyakran használatosak a „logaritmált” abundancia osztályok. Ez esetben a gyakorisági vagy abundancia osztályok melletti gyakorisági (mondhatjuk: gyakoriság-gyakorisági) hisztogramokat láthatunk például a 18/13. ábrán. A ma leggyakoribbnak tartott **lognormál** eloszlásra (Preston 1948) a közepesen gyakori fajok jelenléte jellemző. Preston

javaslata az egyedszám (vízszintes tengely) logaritmus értékben való ábrázolása volt, melynek eredményeként egy, a normál eloszláshoz közel álló görbe jelentkezett. Az ilyen alakú eloszlásokat nevezzük lognormálnak. Preston szerint a biológiai rendszerek azért lognormál jellegűek, mert multiplikatív és

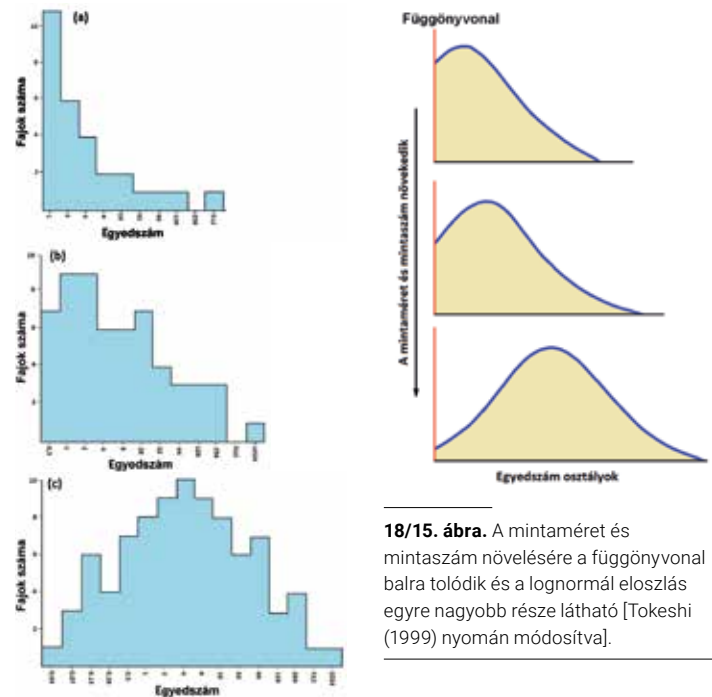
független változók random kölcsönhatásai zajlanak természetes közösségekben.



18/14. ábra. A csontított lognormál eloszlás rejtett része függőny-vonallal [Krebs (1985) nyomán módosítva].



18/13. ábra. (a) Geofiton növényfajok, (b) panamai kígyófajok és (c) angliai madárfajok kettő hatványai (\log_2 , \log_3 és \log_{10}) szerinti abundancia osztályokkal képzett gyakorisági hisztogramjai (ld. a szöveget). Az (a) esetben 1-2 abundanciával (gyakorisággal) 8 növényfaj fordult elő, 3-4 gyakorisággal 10 faj stb. Az egyedszám osztályok a Preston-féle oktávoknak felelnek meg [Magurran (1988) nyomán módosítva]. Fotók: Téltemető (Szentesi Á.), *Pseustes poeilonotus* (Geoff Gallice, CC BY), erdei pinty (Laczi M.).



18/15. ábra. A mintaméret és mintaszám növelésére a függőnyvonal balra tolódik és a lognormál eloszlás egyre nagyobb része látható [Tokeshi (1999) nyomán módosítva].

18/16. ábra Egyedszám-fajszám összefüggés az Arab-öbölben fogott halaknál. Amennyiben a mintázás időtartamát kiterjesztették, a lognormál eloszlás írta le a kapcsolatot. (a) Egyetlen minta, (b) két hónap mintái, (c) egy év alatt gyűjtött minták szerinti halfaj eloszlás. Valamennyi vízszintes tengely 2-es alapú logaritmus beosztású [Magurran (1988) nyomán módosítva].

csontított – normális eloszlás (!) sűrűségfüggvényének. Az alacsony abundanciák gyakoriságait itt egy elképzelt ún. **függőnyvonal** mögé rejtőzik (18/14. ábra, 18.TA2). Ez a rejtett rész nagyobb mintaszámmal, hosszabb időtartamú mintázással fokozatosan megjeleníthető (18/15. ábra). Erre vonatkozó konkrét példát mutat a 18/16. ábra.

Az is gyakori, hogy a közösség ritkább fajai nem szerepelnek a mintában. Ekkor (balról) csontított eloszláshoz és annak megfelelő fajgyakorisági hisztogramhoz juthatunk. Számos kollektív vizsgálatakor az ilyen esetben a gyakorisági hisztogram megfelel egy – esetenként



18/5. kép. George Kingsley Zipf (1902-1950)



18/6. kép. Benoît B. Mandelbrot (1924-2010)

A pusztán statisztikai eloszlásoknak bizonyuló modellekhez tartozik a fenti három (logaritmikus, negatív binomiális és lognormál), valamint a **Zipf-Mandelbrot-féle** eloszlás (18.TA2). Ez a jellegük azonban nem zárja ki, hogy bizonyos esetekben jól közelítik a biológiai jelentés-hátteret.

18.5.2 A SAD kialakulásának modelljei

Egyik fajtájuk, a pálcatorési modellek (Izsák és Szeidl 2009) alapvetően **niche-elméleti megfontolásokon alapulnak**. Az irodalom több mint 10 pálcatorési modellt tart számon (Tokeshi 1999). Számunkra négy modell lényeges, melyek közül kettőt tárgyalunk részletesebben, mert ezeknek van fontos biológiai jelentése. Ezek a **geometriai** és az ún. **pálcatorési** modellek (18.TA2.5.3 és 18.TA2.5.4).

A niche-elméleti kapcsolatukat a 18/17. ábra mutatja be. Lényege, hogy egy niche-tengely mentén a forráskészletet a fajok (pl. egy guild tagjai), kolonizációt vagy speciációt követően, egymás után (szekvenciálisan) vagy egyidejűleg felosztják. Ezután az egyes fajok, abundanciájuk arányában foglalnak le egy-egy niche-tengely szakaszt, amely a következő lépésben abundancia-eloszlássá transzformálható.

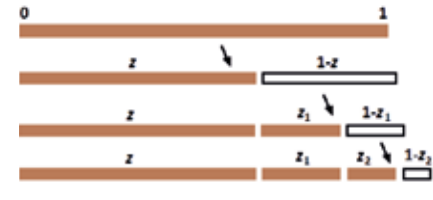


18/17. ábra. Egy niche-tengely felosztása és abundanciává transzformálása. Feltételezzük, hogy a niche-tengely használata arányos az abundanciával. [A RUF a forráshasznosítási függvény (2.3).] Az egyedi RUF-reprezentációk összege azonos az első alakzat teljes méretével [Tokeshi (1999) nyomán módosítva].

„pálca” egyik végéről úgy választunk le töredékeket, hogy a töredék-hosszúságok csökkenő geometriai sorozatot képezzenek (18/18. ábra). Eredményként a **jobbról csonkított geometriai**

eloszláshoz mint determinisztikus pálcatorési SAD-hoz jutunk. A felosztási szabályra nézve ez az egyetlen determinisztikus modell, az összes többi sztochasztikus. A **determinisztikus** jelleg azt jelenti, hogy a niche-felosztás meghatározott sorrendben (nem véletlenszerűen) történik. Eredetileg Motomura (1932) javasolta.

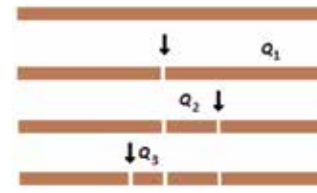
Ilyen eloszlást mutatkozott a norvégiai Oslofjord erősen szennyezett részének bentikus élővilágában (Gray 1981). Ez azt jelentette, hogy a kevés számú faj között, melyek jelen voltak, a szennyezéseket toleráló fajok viszonylag nagyobb, a



18/18. ábra. A geometriai sorozat keletkezésének elvi folyamata. Az utóbb érkező faj a megmaradt niche-tengely z-ed részét használja [Tokeshi (1999) nyomán módosítva].

nem toleráns fajok pedig kis egyedszámban fordultak elő. Ez a niche-felosztás nem tükröz versenyt, inkább túlélési képességet.

A **sztochasztikus** modellek azt emelik ki, hogy a niche-tengely rendelkezésre álló részeit véletlenszerűen osztják fel a fajok, de nem zárja ki azt, hogy ez a megmaradt nagyobb

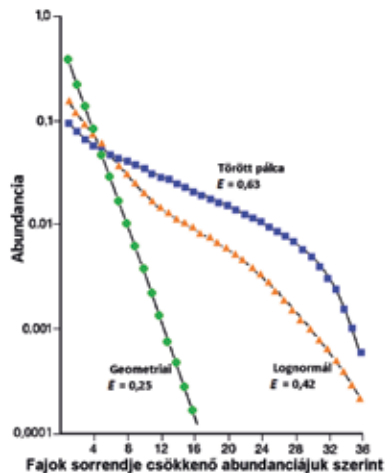


18/19. ábra. A MacArthur-féle törött-pálca modell általánosított folyamata, amelyben a törések nem egyszerre, hanem szekvenciálisan és véletlen méretben keletkeznek a részeken.

részen történjék, mint ezt a legnagyobb valószínűséggel a MacArthur-féle modell teszi. A legismertebb modellé a **törött-pálca** modell vált, melynek egyik változata a MacArthur-féle, a másik a szoros értelemben vett random modell (Tokeshi 1999). A kettő közötti lényegi különbség a törések **szekvenciális** (MacArthur) vagy **teljesen random** (Tokeshi) bekövetkezésében áll. Általános folyamatát a 18/19. ábra mutatja. Sztochasztikus változatának mint egy lehetséges sztochasztikus niche-kitöltési vagy pálcatorési modellnek az esetében a niche-teret jelképező $[0, 1]$ intervallum vagy „pálca” egyik végéről egy Q_1 véletlen arányú intervallumot választunk le, a maradékból egy Q_2 arányút stb. A nem feltétlenül azonos eloszlású, de azonos várható értékű Q valószínűségi változók eloszlásai egy adott modellnek megfelelően specifikálhatók (egyenletes eloszlású, béta eloszlású stb.). A véletlen töredék-hosszúságok együttes eloszlása ezután megadható és sztochasztikus abundancia eloszlásnak tekinthető.

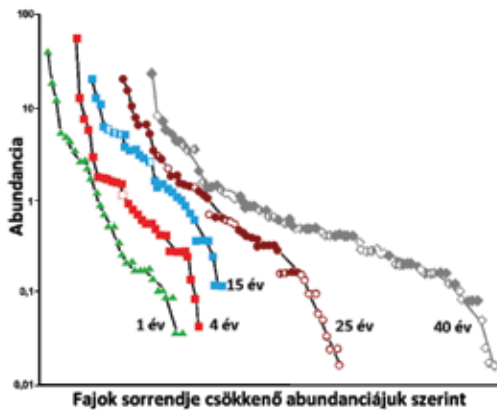
Míg MacArthur modelljében a niche-tengely foglalása arányos az érkező faj abundanciájával, addig Tokeshi modelljében ez egyidejűleg történik, az abundancia nem befolyásol, tehát egy kisebb abundanciájú faj is elfoglalhat nagyobb hasznosítási tartományt. Ez a típusú niche-felosztás verseny-helyzetre vonatkozik (18.TA2.5).

18.5.3 Csökkenőleg rendezett abundancia sorozatokra vonatkozó egyéb modellek



18/20. ábra. Rang-abundancia görbék általánosított alakjai. Az E-érték az egyenletesség. A függőleges tengely logaritmikus beosztású [Begon és mtsai (1990) nyomán módosítva].

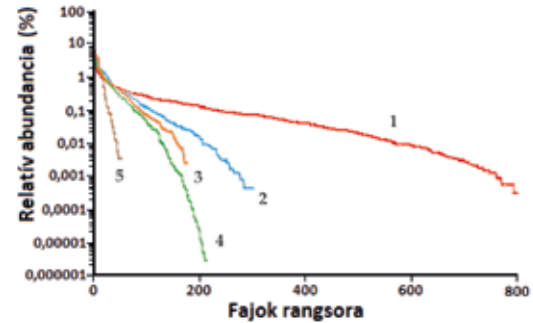
csenyebb egyenletesség értéket mutatja, vagyis egyetlen vagy kevés faj dominanciáját. A másik véglet a törött-pálca modell görbéje, mely magas egyenletességet fejez ki, arra utalva, hogy valószínűleg sok faj viszonylag hasonló egyedszámban található a közösségben.



18/21. ábra. Felhagyott szántón zajló szukcesszió rang-abundancia görbéinek változása 40 év alatt. A tömegességi és fajgazdagsági viszonyok egyaránt változtak. Az telt jelek lágyszárú-, a félig-teltek cserje-, és az üresek fafajokat szimbolizálnak. Az évek során emelkedett a fajszám és az egyenletesség, valamint a fás jellegű fajok száma jelentősen növekedett. A függőleges tengely logaritmikus beosztású [Tokeshi (1999) nyomán módosítva].

A grafikonok alakja azonban a SAD típusának meghatározására csak korlátozottan alkalmas (Izsák és Pavoine 2012). Jelentős környezeti eltérések következtében, például egy szántó föld művelésének felhagyását követően egy korábbi változási folyamat fordítottja figyelhető meg (18/21. ábra).

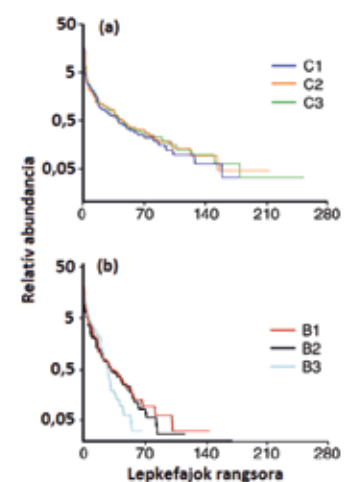
A SAD sajátosságainak másfajta megközelítése során rendezzük először is csökkenőleg a mintabeli abundanciákat. Ekkor általában gyorsan csökkenő sorozathoz jutunk. A pontsorozat mint ún. **rang-abundancia grafikon** alakja az adott SAD típusa szerinti alaki sajátosságokat mutat (18/20. ábra). A geometriai és lognormál közé képzelhetjük a logaritmikus eloszlást. Az ábrán az egyenletességeket is feltüntettük. A geometriai – összhangban a fent leírtakkal – a legala-



18/22. ábra. Teljes közösségek rang-abundancia eloszlásai. 1 = Trópusi esőerdő az Amazonas mentén; 2 = Trópusi száraz lombhullató erdő Costa Rica-ban; 3 = Tengeri planktonikus Copepoda közösség az Csendes-óceán északi térségéből; 4 = Szárazföldi madárközösségek Angliában; 5 = Egy trópusi denevér közösség Panamában. Jelentős különbségek láthatók a görbék lefutásában. A függőleges tengely logaritmikus beosztású [Hubbell (2001) nyomán módosítva].

A rang-abundancia görbékkel folyamatot, például szukcesszió alatti diverzitásváltozást is jellemezhetünk. A 18/24. ábrán nemcsak a fajszám növekedett, de a tömegességi viszonyok is jelentős átrendeződést mutattak 40 év alatt. A végső fázis lognormál eloszlásnak felel meg.

A legkülönbözőbb közösségeket jól jellemezhetik az így kapható grafikonok is (18/22. ábra). Jelentős különbségek is megállapíthatók az egyenletességben, amely a figyelembe vett fajszámokkal áll összefüggésben. Az élőhelyek kezelési módja kritikus befolyásolja a rang-abundancia görbék alakját. A 18/23. ábrán nappali lepke együttesek rang-abundancia görbéit látjuk, amelyeket Borneó szigetén **egyszeri** (vagy két) alkalommal (15 év különbséggel) végzett



18/23. ábra. Lepkefajok rang-abundancia eloszlása Borneó szigetén (a) nem égetett és (b) égetett területeken. C1: fakitermelésre nem használt; C2 és C3: fakitermelésre használt; B1: egy alkalommal égetett; B2: két alkalommal égetett; B3: égetés után mezőgazdasági művelésbe vont. A görbék az (a) ábrán egyenletesebb fajeloszlást mutatnak, mint a (b)-n, amely log-sorozatra hasonlít, különösen a B3 területen. A függőleges tengely logaritmikus beosztású [Cleary és Genner (2006) nyomán módosítva].



18/7. kép. Égetési módszer agrárterületek nyeresére Brazíliában © H. J. Meier, Jr.

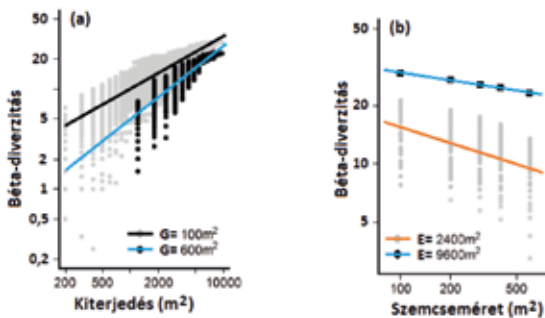
égetés, a **folytonos** égetés alatt lévő, valamint az **égetéses mezőgazdasági termelést** végző területeken vettek fel. Az utóbbi az erdei terület kivágása és felégetése utáni azonnali mezőgazdasági termelésre fogását (ún. slash-and-burn módszer) jelenti.

18.6 A FAJ-EGYED DIVERZITÁS LÉPTÉKFÜGGŐSÉGE ÉS VÁLTOZÁSA A KÖLCSÖNHATÁSOKBAN

18.6.1 A faj-egyed diverzitás léptékfüggősége

Az eddigiekből is kitűnik, hogy a faj-egyed diverzitás nem állandó érték egy közösség életében. A nyitottság nemcsak abundancia, hanem fajszám és funkcionális változást is von maga után. A közösségbe fajok lépnek be és különböző okokból el is vándorolhatnak vagy kihalhatnak (extinkció). A faj-egyed diverzitás tehát tér-időben folyamatosan változik.

Valamennyi faj-egyed diverzitás függ a térléptéktől: az alfa- a lokális, a gamma- a regionális léptéktől és a béta-diverzitás mindkettőtől. Általában azonban csak az első kettő léptékfüggőségét vizsgálják. Ez – nem meglepően – azonos összefüggést eredményez a 23. fejezetben tárgyalt terület-fajszám kapcsolat függvényeivel, azzal a különbséggel, hogy az utóbbiak esetében a terület függvényében csak a **fajszám** változását vizsgáljuk, míg a jelenlegi esetben a faj-egyed diverzitás léptékfüggőségére vagyunk kíváncsiak. Erre legalkalmasabb a béta-diverzitás, mert a két másik (alfa- és gamma-) diverzitás elemeit, valamint



18/24. ábra. A béta-diverzitás térléptékfüggősége. (a) A szemcseméret ($G = \text{grain}$) két értéke mellett a kiterjedéssel nő a diverzitás, és (b) a kiterjedés ($E = \text{extent}$) két értéke mellett a szemcsemérettel csökken a diverzitás. A felvételezéseket Peking környéki tölgyesben végezték transzekt módszerrel (56 növény család, 119 genus, 210 faj és 71617 egyed). Mindkét tengely logaritmikus beosztású [Zhang és mtsai (2015) nyomán módosítva].

a szemcseméretet és a kiterjedést (8. fejezet) egyaránt magában foglalja (Zhang és mtsai 2015). A kapott függvények exponenciális jellegűek, amelyeket logaritmizált tengelyeken egyenesként látunk (18/24. ábra). Az adatok egy észak-kínai, Peking melletti tölgyesben végzett transzektből származnak, amely mentén a fás és lágyszárú növényfajokat felvételezték. A kiterjedés (azaz a vizsgált terület) méretének növekedésével két szemcseméret (azaz mintavételi egység méret) mellett a béta-diverzitás **pozitív**, a szemcseméret növelése és két kiterjedés érték mellett pedig **negatív** összefüggést kapunk. Mi magyarázza az ellentétes változást? A nagyobb térbeli kiterjedés növeli a környezeti

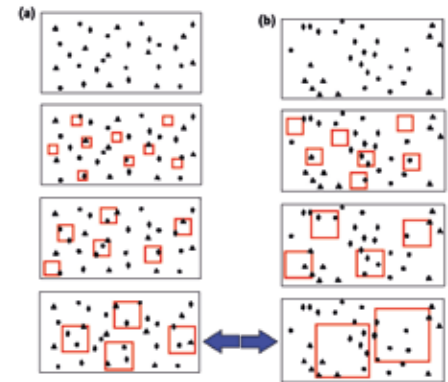
heterogenitást, ami pozitívan hat a béta-diverzitásra. A nagyobb szemcseméret viszont elveszti a finomléptékű környezeti heterogenitást, ami csökkenti a béta-diverzitást. A nagyobb kiterjedés (növekvő szemcseméret mellett) és a nagyobb szemcseméret (növekvő kiterjedés mellett) egyaránt meredekebb, de eltérő előjelű összefüggést eredményez.

Ismételten hangsúlyozni szeretnénk, hogy a térbeli heterogenitás (mikro- vagy makro léptéken, foltosság stb.) komponenseinek és a faj-egyed diverzitás összefüggése teljes mértékben analóg a szigetbiogeográfiai fejezet 23.2.5 pontjában leírt „területhatás vagy élőhely-hatás” problémával. Érdekességként említjük az élőhely-heterogenitás illusztrálására, hogy a legnagyobb emlős faj-egyed diverzitást az észak-amerikai kontinensen, a hegyi területeken mérték.

Magyarázata az, hogy a magashegyi topográfia több élőhelyet tartalmaz és nagyobb izolációs hatást is okoz, mint más, például síkvidéki helyek.

A faj-egyed diverzitás és különösen a béta-diverzitás térléptékbeli változása egyaránt függhet a térbeli heterogenitástól (források elrendeződése, illetve magát a heterogenitást növelő „zavarások” miatt) és mintavételi módszerüktől. Alapvető hatást a fajeloszlás és a lokális abundancia gyakorol a térléptékbeli változásra. Amennyiben az eloszlás **véletlenszerű** és kisméretű kvadrátokat használunk, a Shannon-féle bizonytalanság alacsony lesz, vagyis biztosak lehetünk abban, hogy csak kevés, vagy csak egyetlen faj lesz jelen a mintánkban. Növelve a kvadrát méretét egyre több fajt találunk benne és lesz egy olyan méretű kvadrát, amelyben a faj-egyed diverzitás a legnagyobb. Bizonyítható, hogy ez nem a legnagyobb, hanem egy köztes-méretű kvadrát lesz (Podani és mtsai 1993, 18/25. ábra). A legkisebb kvadrátban tehát csak kevés faj, a legnagyobbban pedig valamennyi benne lesz.

Ha ugyanazon abundancia mellett viszont **aggregált** fajeloszlást tapasztalunk, akkor az előbbi legtöbb információt adó közepes kvadrát túl kicsinek bizonyul és csak egyetlen faj lesz jelen. Ezért nagyobb kvadrátokra van szükség és az előbbi véletlenszerű eloszlásban a legtöbb információt szolgáltatató kvadrátnál nagyobbat kell használnunk.

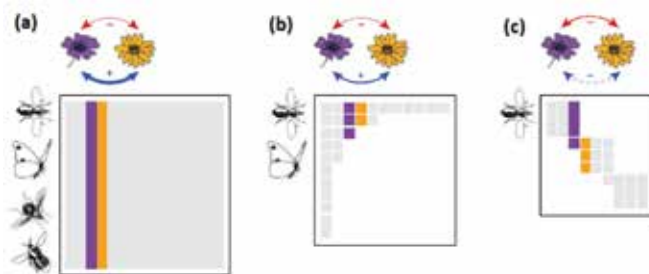


18/25. ábra. Három növényfajjal, négy kvadrátmérettel (vegyesen láthatók az (a) és (b) ábráson) és azonos abundanciával generált modellközösségek. Az (a) ábráson véletlenszerű az eloszlás és a „közepes” kvadrát méreténél kaptak maximális faj-egyed diverzitást (kék nyíl). A (b) ábráson aggregált a fajeloszlás és a legnagyobb kvadrátnál (kék nyíl) érték el a maximális faj-egyed diverzitást [Podani és mtsai (1993) nyomán módosítva].

18.6.2 A faj–egyed diverzitás változása a kölcsönhatásokban

A **ragadozás** elméletileg legalább két módon növelheti a faj–egyed diverzitást. Egyfelől, megakadályozhatja a kompetitív kizárást a populációméretet alacsonyabb szinten való tartásával. Ez a feltételezés a versenyt aszimmetrikusnak tekinti. Másfelől, a ragadozás növelheti a teljes faj–egyed diverzitást, ha populációkat **ellenségmentes helyekre** (12.5.4) szorítja, ahol azok differenciálódáson és végső soron fajképződésen mehetnek keresztül. Egy további faj–egyed diverzitás növekedés úgy is keletkezhet, hogy új zsákmányfajok lépnek be egy közösségbe, ha ott a ragadozó már jelen van.

A **mutualizmus**, például a pollinátorokkal való kölcsönhatás, nem növeli a növényi faj–egyed diverzitást, sőt csökkenti azt, mert a már meglévő aszimmetriákat az abundanciákban felerősíti azzal, hogy a beporzók abundanciával arányos látogatási gyakoriságot mutatnak (Benadi és mtsai 2013). Általában is feltételezhetjük, hogy minél specifikusabb a kölcsönhatás, annál kevésbé van hatással faj–egyed diverzitásra, többek között a kapcsolat létrejöttének alacsony valószínűsége miatt, például az orchidea fajok magjainak csírázásához szükséges gombafajok nem bizonyos, hogy jelen vannak. Ezzel ellentétben, egy generalista és mozgékony magszállító növeli a faj–egyed diverzitást; ilyenek például a sokféle gyümölcsöt fogyasztó főemlősök a trópusi esőerdőkben.



18/26. ábra. Pollinációs hálózatok és a diverzitás (ebben az esetben lényegében fajgazdagság) kapcsolata. (a) Teljes konnektivitású, (b) egymásbaágyazott és (c) kompartmentalizált hálózatok. A piros nyilak a negatív, a kék színűek a pozitív (kivéve a (c) ábrát) hatásokat, a vonalvastagságok pedig a hatások erejét mutatják. A mátrixok mérete a fajgazdagsággal arányos. A lila és sárga színű sávok és négyzetek a mátrixokban a lila és sárga színű virágokat látogató pollinátor fajok részvételi arányát mutatják. Bővebb magyarázat a szövegben [Bastolla és mtsai (2009) nyomán módosítva].

A kölcsönösségi hálózatok szerkezete jelentősen befolyásolja a fajgazdagságot. Hasonlóan előtérbe kerülő jellegzetes szempont lehet, hogy milyen mértékű a vizsgált populációk **egymásbaágyazottsága** (nestedness), vagyis hogy a mintavételi sorozatban a populációhalmazok mely mértékben részei

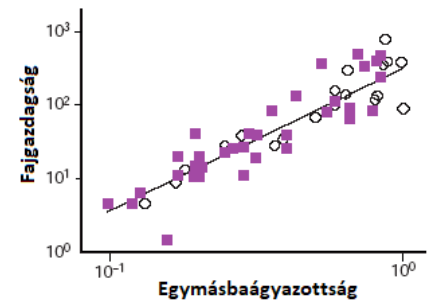
az előzőeknek. Az egymásbaágyazottság alapvető vonása a közösségeknek (Bevezetés III.5). Háromféle pollinációs kölcsönösségi hálózat közül (18/26. ábra) a teljes konnektivitású hálózatok biztosították a legnagyobb fajgazdagságot. Az első esetben (18/26a. ábra, **teljes konnektivitás**) minden beporzó és növény kölcsönhatásban van. Ekkor a kölcsönösség csökkenti az interspecifikus versenyt és növeli a fajgazdagságot, de egyúttal határt is szab a résztvevők számának. Amennyiben a szerkezet

egymásbaágyazottá

válik (18/26b. ábra), csökken a verseny. Ilyenkor egy specialista faj csak néhány más specialistával kerül kölcsönhatásba és ezek együtt pedig generalistákkal. Ha a szerkezet **kompartmentekre** (térben elkülönülő egységekre) tagolódik (18/26c. ábra), akkor a kapcsolatok elszigetelődhetnek, az egy kompartmentbe tartozók között viszont növekedik a verseny, ami csökkenti a fajgazdagságot (Bastolla és mtsai 2009). Bastolla-ék

modellje szerint, ha nő az egymásbaágyazottság mértéke, akkor nő a fajgazdagság is (18/27. ábra). Ugyanakkor James és mtsai (2012) 59 valós hálózat analízise alapján kimutatták, hogy az egymásbaágyazottság csökkentette a fajgazdagságot és növelte a versenyt.

A **herbivor rovar–növény kapcsolatot** a növény fizikai sajátosságai és a másodlagos növényi anyagok elfogadhatósága alapvetően meghatározza. Emiatt az ilyen tulajdonságok sokféleségétől várhatjuk a herbivor rovarok fajgazdagságának alakulását is. Egy globális léptékű korrelatív vizsgálatban Becerra (2015a) azt kapta, hogy a lepkefajok fajgazdagsága azokban a régiókban volt a legmagasabb, ahol a rovarok táplálkozását gátló tulajdonságokban legnagyobb volt a növények közötti különbség. Más szavakkal, ahol a kémiai anyagok és a fizikai védelem legkevésbé voltak hasonlóak a növénypárok között, ott sok lepkefaj élt együtt. Azokban a régiókban, ahol a herbivor rovarok voltak a domináns fogyasztók, ott a növények faj–egyed diverzitás magasabb volt, mint ahol emlősfajok töltötték be ugyanezt a szerepet. Természetesen mindez nem jelent ok–okozati viszonyt e tulajdonságok létrejöttére nézve.



18/27. ábra. Az egymásbaágyazottság növekedésével a fajgazdagság (a résztvevő növény és beporzó fajok együttesen) növekedik. Az ábra 56 valós pollinációs hálózat vizsgálata alapján készült. A lila négyzetek azokat a hálózatokat jelzik, amelyek fokozottan egymásbaágyazottak voltak. Mindkét tengely logaritmusos beosztású [Bastolla és mtsai (2009) nyomán módosítva].

18.TA1 FAJGAZDAGSÁGGAL ÉS FAJ–EGYED DIVERZITÁSSAL ÖSSZEFÜGGŐ EGYÉB INDEXEK

Fajgazdagság index

A fajgazdagság (speciális esetektől eltekintve) általában növekedik a mintázott egyedek számával. A fajszám növekedés azonban nem lineáris, hanem nagyjából logaritmikus, amint az alábbi egyenlet kifejezi: $S = (S-1)/\ln N$, ahol S a fajszám, N pedig az egyedszám (Maurer és McGill 2011).

Egyenletesség index

A Shannon formula egyik problémája, hogy nem lehet pontosan tudni, vajon az érték kialakításában a fajszám, vagy az egyenletesség, vagy mindkettő (arányosan) vett-e részt. Ezt felismerve Buzas és Hayek (1996) egyszerű módszert javasolt az egyes komponensek szétválasztására és hozzájárulásuk kimutatására. Az eljárás logikája az, hogy – amint azt már megismertük – az egyenletesség akkor maximális, ha $H' = H'_{max}$, azaz $\ln S$, vagy másként felírva $e^{H'} = S$, vagyis $E = e^{H'}/S$ értéke 1. Az egyenletben $e^{H'}$ megadja azt a fajszámot, amely akkor lenne a mintában, ha minden faj azonos egyedszámmal rendelkezne. Abban az esetben, ha a p_i értékek nem azonosak, akkor az érték 1-nél kisebb lesz. Ha az $E = e^{H'}/S$ egyenletet átrendezzük, akkor $e^{H'} = ES$, majd ebből $H' = \ln S + \ln E$ egyenletet kapjuk, amelyből már látható a részvételi arányuk. Ha nem azonosak az abundanciák, akkor $\ln E < 1$ és negatív lesz. Ekkor a H' értéke maximális marad ($\ln S$), viszont a negatív $\ln E$ -t le kell vonnunk. Hasonló összefüggést ad meg Heip (1974) is: $E_{Heip} = (e^{H'} - 1)/(S - 1)$. Smith és Wilson (1996) szerint is az egyenletességi indexek legfontosabb kritériuma, hogy a fajgazdagságtól függetlenek legyenek és az előbbi Heip-féle egyenletet tartják megfelelőnek. Függvényel ábrázolva, a fajgazdagság növekedése ellenére, az egyenletességnek a vízszintes tengellyel párhuzamos vonal felel meg. A függetlenség logikája az, hogy a fajszám mellékes jelentőségűvé válik, ha valamennyi faj abundanciája azonos.

A Simpson index az abundancia viszonyokra érzékeny és elsősorban a leggyakoribb faj abundanciájára. Ezért is a **dominancia** index a neve a $D = \sum p_i^2$ alakban. Rosenzweig (1999) szerint **reciprok** alakja ($1/D$), azaz a **diverzitás** index, súlyos variancia-problémákkal terhelt és ezért a $-\ln(D)$ transzformációt ajánlja helyette. Az indexszel számítható **egyenletesség** azonban már nem érzékeny a fajszámra (Magurran 2004). Az $E = (1/D)/S$ összefüggés olyan szoros kapcsolatot jelöl, hogy átrendezéssel az elemei kiszámolhatók. Itt jegyezzük meg, hogy a Simpson dominancia indexnek az irodalomban szintén diverzitási indexként kezelt változata, az $1 - \sum p_i^2$ már kifejezhető mint variancia és használható ANOVA típusú összehasonlításokban (Lande 1996).

Az egyenletesség önálló hatását, elsősorban a közösség stabilitására, de a produkcióra is, a 20. fejezetben tárgyaljuk. Itt egy olyan kísérlet eredményét ismertetjük, amelyben a mikorrhiza

kapcsolat befolyásolta az egyenletességet. Az USA Kansas államának füves pusztáin (préri) obligát mikotrofikus kapcsolat van a domináns C4-es fűfajokkal (*Andropogon gerardii*, *A. scoparius* és *Sorghastrum nutans*). Ha a területet gombaölő szerrel (benomil) kezelték, akkor a nevezett fajok gyökérkapcsolata mikorrhizával a korábbi 1/4-ére csökkent és az addig szubordináns fakultatív mikotrofikus C3 fajok (*Aster ericoides*, *A. oblongifolius*, *Salvia azurea*, *Kuhnia eupatroides*, *Solidago missouriensis* stb.) jelentek meg egyre nagyobb számban, szignifikánsan növelve a faj–egyed diverzitást és az egyenletességet. A jelenség nyilvánvaló oka a korábbi fajok kompetitív dominanciájának és más fajokat kizáró hatásának megszűnése, de rávilágít a regionális léptéken rejtett működő közösség-szervező hatásokra is (Hartnett és Wilson 1999).

Funkcionális diverzitás index

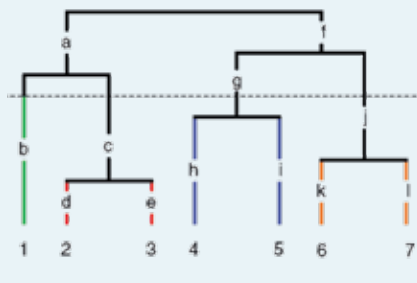
A **funkcionális diverzitás** vagy tulajdonság (trait) diverzitás olyan **fenotípusos tulajdonságokat jelöl**, amelyek egy együttesben vagy közösségben befolyásolják a résztvevő fajok és az egész közösség produkcióját, stabilitását és más sajátosságait, elterjedt szóhasználatlaltal összefoglalóan, az **ökoszisztéma funkciókat** (Tilman és mtsai 1997a, Tilman 2013, Weiher 2011). Az ökoszisztéma funkciók többek között a biomaszra produkció, tápanyagok megszerzése, felhasználásuk mértéke, veszteségek stb. és mindezek időbeli dinamikája. Például, ha a közösségben olyan fajok vannak jelen, melyek nitrogénkötésre képesek (pl. a Fabaceae család tagjai), ez jelentősen növelheti a növényi biomaszát, ami esetleg visszahat a herbivorok fajgazdagságára. Más esetben a nektártermelő növényfajok között olyan fajok lehetnek jelen, amelyek a pollinátoroknak nem adnak ilyen ellenszolgáltatást, de ennek ellenére (pl. a virágok hasonlósága miatt) azok beporozzák őket. Együttesen azonban ezek is részei egy nagyobb produkciós rátának. Látható, hogy nem taxonómiai szempontok, hanem egyéb tulajdonságok különítik el a faj–egyed diverzitástól. A funkcionális tulajdonságok alapján ún. **funkcionális csoportok** képezhetők. Ezeket a speciális tulajdonságokat azonban fel kell deríteni és a hatásukat is a környezetre és a közösség tagjaira. A növényeknél funkcionális tulajdonságnak tekintik a C3-as vagy C4-es anyagcsere utakat, az egyéves vagy évelő élettartalmat, a légyszárú vagy fás jelleget, vagy a nitrogén kötés képességét stb. Állatfajok esetében a lokális környezet fizikai szerkezetének megváltoztatása (a fakopáncsok által készített odúk, prérikutya földalatti járatrendszere, hód által épített gátak, természetfajok várai), a fűfajok által dominált biotop fenntartása (nagytestű legelésző herbivorok) és más funkciók jelentik.

A funkcionális diverzitás koncepció igen hasznosnak bizonyult a fajgazdagság–produktivitás–stabilitás kapcsolat értelmezésében (20. fejezet) és ezen belül legalább két okból fontos: az egyik a közösségökológia számára az, hogy a faji tulajdonságok alapján működnek azok a „szűrők”, amelyek a fajkészletből a közösségbe engedik a fajokat (21.1), a második pedig az ökoszisztéma funkciók szempontja, amelyek minősége a

tulajdonságoktól függ (20.3). Az alapok a niche-elméletre vezethetők vissza. A kulcs-mechanizmus az ún. **komplementaritás** (itt kiegészítő funkció), amely során a közösség – a niche-felosztás következtében – hatékonyabban használja a forrásokat a fajok egymást kiegészítő funkciói által (lásd a fenti példákat).

A tulajdonságok és magának a funkcionális diverzitásnak a kvantifikálására számtalan és különböző típusú próbálkozás történt. Fontos megjegyezni, hogy még ma sem létezik egyetlen általánosan elfogadott, matematikailag is leírható funkcionális diverzitás index. Jelentős problémák adódnak a funkcionális csoportok körülhatárolásának és a funkciók meghatározásának

kérdéseiben. A módszerek közül hármat említünk, mert magyar kutatók is közreműködtek kidolgozásukban. Az egyik az ún. **távolság módszer** (Botta-Dukát 2005 és mások). Lényege, hogy a párok összehasonlításánál a tulajdonságok közötti átlagos euklideszi vagy Manhattan (Podani 1997) távolságokat használja, amelyeket relatív abundancia értékekkel súlyoz. A második az ún. **dendrogram** módszer,



18.TA1/1. ábra. A tulajdonság mátrixból sokváltozós módszerrel (klaszteranalízissel) kapott dendrogram segíti a funkcionális csoportok felismerését. Az 1-es, a 2-3, a 4-5 és a 6-7 egy-egy funkcionális csoportot alkot. Az ághosszúságokat a betűk jelzik. A szaggatott vonal mesterségesen kijelölt szint, amely alatt a csoportok azonosíthatók [Petchey és Gaston (2002) nyomán módosítva].

amely a filogenetikai diverzitás mérésekből vett át elemeket (Petchey és Gaston 2002, Podani és Schmera 2006). Először egy, a faji tulajdonságokból épített, távolságmátrixot készít minden egyes minta számára és ezt többváltozós statisztikai módszerrel (klaszteranalízissel) dendrogrammá alakítja (18.TA1/1. ábra). Ebből határozza meg a funkcionális csoportokat. Podani és Schmera (2006) szerint az UPGMA módszer (Podani 1997) hatékonyabb ebben, mint más eljárások. A harmadik Rao (1982) **kvadratikus entrópia diverzitás indexének általánosítása** funkcionális diverzitás kifejezésére (de Bello és mtsai 2007). Ha az i -edik faj aránya a közösségben p_i , és a különbség (disszimilitás) i és j fajok között d_{ij} , akkor a funkcionális diverzitás (FD):

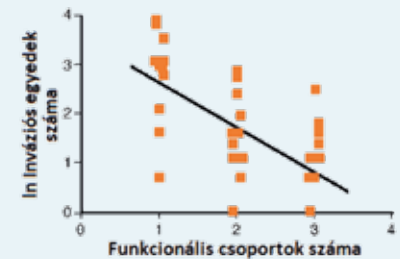
$$FD = \sum_{i=1}^S \sum_{j=1}^S d_{ij} p_i p_j,$$

ahol d_{ij} lehet 0 (ekkor két faj azonos tulajdonságokkal rendelkezik) és lehet (közbülső értékekkel) 1 (amikor a fajok teljesen eltérnek tulajdonságaikban).

A fentiek alapján a funkcionális diverzitás és a közösségszerveződés kapcsolata igen szoros. Egy különleges példája a kémiai funkcionális diverzitás szerepe a trópusi erdők szerveződésében. Ismeretes, hogy a trópusokon a lombkoronaszint rendkívül fajgazdag, nagyjából specialista flórának és faunának szolgált élőhelyet. A nyugat amazonasi esőerdőben 2420 fajfaj

vizsgáltak meg 12 kémiai sajátosságra (klorofilltartalom, elemi összetevők, fenolok, cellulóz stb.) nézve. A lombzat kémiai mintázata nagyléptékű egymásbaágyazottságot mutatott, melynek kialakításában edafikus és filogenetikai kényszerek játszanak szerepet. A teljes C-tartalom és a herbivorok elleni védelmi anyagok csak kismértékű variációt mutattak intraspecifikusan, viszont nagyságrendekkel változtak a fajok között, ami arra utal, hogy a magas filogenetikai és funkcionális diverzitás összekapcsolódik (Asner és mtsai 2014). A közösségszerveződés és a funkcionális diverzitás kapcsolatára egy másik példa a mikrobiális funkcionális diverzitás, amely a talajban elősegíti a növényi koezisztenciát, mert negatív visszacsatoláson keresztül pufferozza azt a hatást, amit a növények a talaj tápanyagkészletére gyakorolnának azzal, hogy egy vagy két növényfaj dominánsá válna (Miki és mtsai 2010). Lényegében az immobilizációról van szó (14.TA2), amelyben az avar minőségétől függő mikrobiális funkcionális csoportok vesznek részt.

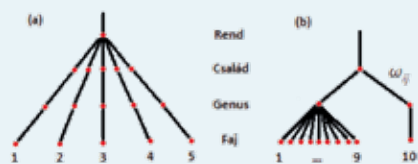
A nagyobb funkcionális diverzitású közösségek sokszor előnyös tulajdonságokkal rendelkeznek. A források felhasználása hatékonyabb, nagyobb a produkció, a résztvevő fajok versenyképessége is fokozottabb és ennek a következménye a nagyobb ellenálló képesség az invázióra képes fajokkal szemben. Egy kísérletben 3 funkcionális csoportot állapítottak meg: C3 és C4 fűfélék, valamint C3 egyéb lágyszárú fajok. A parcellákhoz később további, de a kísérleti parcellákon spontán elő nem forduló, ugyanilyen funkcionális csoportokba sorolható 16 faj magjait adták hozzá. Mind az inváziós fajok egyedszáma (18.TA1/2. ábra), mind azok borítása szignifikáns negatív korrelációban volt a parcellákon kísérletileg beállított funkcionális csoportok fajgazdagságával (Symstad 2000). Fontos összefüggés az is, hogy a funkcionális diverzitás hatása nagyobb a növényi produktívásra, mint a faj-egyed diverzitásé, azaz a funkcionális szerepek jelentősége fokozottabb, mint a fajszámé (Tilman és mtsai 1997a, 20.3.3).



18.TA1/2. ábra. Kísérletes vizsgálatok szerint a funkcionális csoportok számának (funkcionális diverzitás) növekedésével csökken a megtelepedő inváziós fajok egyedeinek száma. Ez azt jelenti, hogy több funkcionális csoport esetén „szorosabb” a kapcsolat a közösségi alkotók között és nagyobb a közösség ellenálló képessége az invázió fajokkal szemben [Symstad (2000) nyomán módosítva].

Taxonómiai diverzitás index

Taxonómiai diverzitásról akkor beszélünk, ha – ideális esetben – két fajegyüttes azonos fajszámmal és egyedszámmal rendelkezik, azonban az egyik fajegyüttes taxonómiai sokfélesége nagyobb (a fajok többféle genusba és többféle családba tartoznak) (Magurran 2004). Természetesen ilyen együttesek nehezen találhatók, mégis



18.TA1/3. ábra. Taxonómiai diverzitás. Az (a) ábra által megjelenített rend diverzitása a taxonómiai sokféleség (több család, több genus) alapján nagyobb, mint a (b) ábrán feltüntetetté. Az arab számok a fajokat jelentik, az ω_{ij} a taxonok közötti távolságokat. A számítás részleteit lásd a szövegben [Clarke és Warwick (1998) nyomán módosítva].

lembe vételén alapul. Míg a fajok rövidebb, a magasabb taxonok (genus, család, rend) egyre nagyobb távolságokra esnek egymástól a filogenetikai fákban nagyjából megfelelő, valójában csak a linnéi rendszeren alapuló, rokonság figyelembe vételével:

$$D^+ = \frac{[\sum \sum_{i < j} \omega_{ij}]}{[S(S-1)/2]}$$

ahol S a fajszám és ω pedig az i és j fajok közötti távolság. A számítás alapján D^+ a 18.TA1/3a. ábra esetében 3,0, a 18.TA1/3b. ábra esetében 1,2.

Mindenekelőtt konzervációbiológiai témákban van jelentősége, mert intuitíve is belátható, hogy a nagyobb taxon-gazdaságú élőhelyeket érdemesebb védeni. Izsák és Papp (2000) úgy ad nagyobb hangsúlyt a diverzitás indexeknek, hogy taxonómiai súlyozó faktorokat építenek be.

Aszimmetrikus hasonlósági indexek

Mindenekelőtt azt kell tisztáznunk, hogy miért vannak egyáltalán **aszimmetrikus indexek**? Az eddig megismert hasonlósági indexek, például a Jaccard vagy Sørensen, szimmetrikusak (18.TA4). Azért azok, mert ezek az indexek az alábbi elv alapján működnek: ha az A közösség 70%-ban hasonló B-hez, akkor B is 70%-ban hasonló A-hoz. Vannak helyzetek azonban, amikor egy jelenség aszimmetrikus indexet tételez fel. Például növényi propagulum diszperzió esetében lehetséges, hogy a szomszédos foltok, parcellák nagyszámú szaporító elemet kapnak, de ugyanez visszafelé nem, vagy csak csekély mértékben történik a forrásfoltok irányába. Emiatt a fajhasonlóság a két közösség között alacsony lesz. Erre az esetre már Simpson felhívta a figyelmet és a Jaccard indexet $(a/a+b+c)$ így módosította: $a/(a+b)$ és $a/(a+c)$. Ismeretes, hogy a Jaccard index jelenlét vagy hiány alapon működik és nem teszi lehetővé az egyedszámok figyelembe vételét. Emiatt Kunin (1995) olyan aszimmetrikus indexet javasolt, amelyben az egyedszámok is helyet kapnak. Morisita (1959) indexéből indult ki, amely közösségszintű hasonlóságot mutat ki és jó tulajdonsága, hogy a mintaméretre nem érzékeny. Az aszimmetrikus index logikája az, hogy egy faj egyede választásának valószínűségét nem két parcella mintázásához, hanem

speciális taxonómiai diverzitási indexszekkel kimutatható, hogy melyek a gazdagabb taxonómiai diverzitású együttesek (18.TA1/3. ábra).

Clarke és Warwick (1998) az alábbi taxonómiai indexet használta, amely a rokonság szerint párba állított taxonok átlagos elágazáshosszának figyelembe

csak az egyikéhez méri. Más szavakkal ezt kérdezi: mekkora annak a valószínűsége, hogy az első mintában véletlenszerűen választott egyed megegyezik egy másik mintában választott egyeddel, ha egy második egyedet ismét az első mintából vesznek ki? Végeredményként a következő aszimmetrikus indexhez jut:

$$KH_1(2) = \frac{\sum_i (p_{i1} p_{i2})}{\sum_i (p_{i1}^2)}, \quad (1)$$

ahol $KH_1(2)$ a 2-es minta Kunin-féle közösség hasonlósága az „1-es minta felől nézve” (lásd alább a táblázatot és mintaszámolást), p_{ij} az i -edik faj aránya a j mintában és p_{i1} és p_{i2} azonos az n_{i1}/N_1 és n_{i2}/N_2 (mintabeli/teljes) arányokkal.

A hasonlóság indexek értéktartománya 0 és 1 között van. Az előbbi egyenlet azonban ezt a feltételt megsérti és 1-nél nagyobb értékeket is ad. Ezt korrigáló Potts (1998) az alábbi egyenletet javasolta, amely a hasonlósági értékeket 1-en belül tartja:

$$KH_1(2) = \frac{\sum_i (p_{i1} p_{i2})}{\sqrt{\sum_i (p_{i1}^2)}}. \quad (2)$$

Mintaszámolás: két faj (A és B) fordul elő 3 parcellában, melyek abundancia eloszlása a 18.TA1/1. táblázatban látható. Az (1) egyen-

18. TA1/1. táblázat. Adatok az aszimmetrikus index számolásához

Faj	1. parcella	2. parcella	3. parcella
A	100	50	80
B	0	50	20
Összes	100	100	100

letet (tehát egyedszámarányokat) használva, a 3. parcella hasonlósága a 2-es felől nézve:

$$KH_2(3) = (0,5 \times 0,8) + (0,5 \times 0,2) / (0,5^2) + (0,5^2) = 1,0.$$

Azonban az 1. parcella hasonlósága a 3. felől 1-nél nagyobb hasonlósági értéket ad:

$$KH_3(1) = (0,8 \times 1,0) + (0,2 \times 0) / (0,8^2) + (0,2^2) = 1,176.$$

Ez azt jelenti, hogy az 1-es parcella „jobban hasonló” 3-hoz, mint önmagához. Emiatt van szükség a (2) egyenletre.

Potts (1998) ezt a hasonlósági indexet „**inváziós indexnek**” nevezi, mert az aszimmetria jól kifejezi egy közösség idegen fajok betelepülése által okozott disszimilaritását. Izsák (1999) további aszimmetrikus hasonlósági indexet is említ.

Az indexek „konkáv” vagy „konvex” jellege

Lewontin (1972) szerint bármely diverzitás indexnek a következő sajátosságokkal kell rendelkeznie: (1) Minimum értéket kell mutatnia, ha egyetlen fajt vagy állót veszünk figyelembe, mert ennek nincs varianciája. (2) Meghatározott számú faj vagy álló esetében maximum értéket mutatni, ha mindegyik gyakorisága azonos. (3)

A diverzitás mérőszámának emelkednie kell ha a fajok száma, vagy egy populáción belül az allélok száma növekedik. (4) A diverzitás függvénynek **konvexnek** kell lennie (lásd alább) abban az értelemben, hogy ha két populáció alléljait egyesítjük, ez a diverzitás érték mindig magasabb lesz, mint a két populáció külön-külön felvett diverzitás értékének összege.

Az (4) feltételt 18.3.2-ből átvéve $I(A) + I(B) \leq I(A + B)$ jeleníti meg, ahol A és B allélok száma a két populációban. Közösségekre vonatkoztatva pedig egy faj–egyed diverzitás index kívánatos tulajdonsága az, hogy több közösség teljes diverzitása (D_T) legfeljebb egyenlő, de inkább nagyobb legyen a komponens közösségekben mért diverzitások (súlyozott) átlagánál [ami azért súlyozott, mert a relatív abundanciát, vagy az eltérő mintavételek számát tükrözi]. Ezt a feltételt egyes esetekben a reciprok Simpson index nem teljesíti (Gadagkar 1989) és kevesebb, mint az átlagos diverzitás a közösségekben, ami negatív értékre utal. Például a következő 2 közösségben a fajarányok ezek: 1. sz. közösségben: 0,8 és 0,2, ami a Simpson diverzitás szerint 1,4706 értéket ad; a 2. sz. közösségben a fajgyakoriság 1,0 és 0, ez pedig 1,000 diverzitást eredményez. A két közösség átlagos diverzitása 1,2353, ami nagyobb, mint a teljes diverzitás (1,2195).

Ez a probléma a függvények ún. \rightarrow konkáv és konvex jellegével függ össze. Egy függvényre nézve a **konvex** jelleg egyik meghatározása azt jelenti, hogy a görbe a két pontja között húzott egyenes alatt halad, és **konkáv**, amennyiben fölötte (Utalások 1. ábra). Ha az a feltétel teljesül, hogy D_T nagyobb/egyenlő a közösségekben belül mért diverzitások átlagánál, akkor a kapott összefüggés szigorúan konvex lesz. Míg a **Shannon index minden esetben konkáv** (Aczél és Daróczy 1975), addig a **reciprok Simpson index általában nem az**. Ennek megoldására alkalmas az **additív particionálás** (Lande 1996), melynek összefüggése

$$D_T = D_{\text{között}} + \overline{D_{\text{belül}}}$$

ahol $D_{\text{között}}$ a közösségek között mért diverzitást és $\overline{D_{\text{belül}}}$ a közösségeken belül mért átlagos diverzitást jelenti, ami a $\overline{D_{\text{belül}}} = \sum_j q_j D_j$ egyenletről kapható, ahol a j -edik közösség diverzitása D_j és a súlyozó faktor a j -edik közösségben q úgy, hogy

$$\sum_j q_j = 1.$$

18.TA2 A FAJ–EGYED DIVERZITÁS INDEXEK ALGEBRAI MAGYARÁZATA

18.TA2.1 Bevezetés

A faj–egyed diverzitási vizsgálatok alkalmával adott sokfajú együttesre állapítjuk meg és elemezzük valamely **diverzitási**

mérőszám, másképpen **diverzitási index** számértékét. A szóba jövő nagyszámú konkrét mérték kérdésére rövidesen vizszozatérünk. A vizsgált együttesben leggyakrabban adott területen (tóban, folyószakaszon stb.) élő és adott taxonhoz tartozó fajok, mint például jellemzően algák, virágos növények, fásszárú növények, lepkék, más rovar taxonok vagy madarak tartoznak. Általában nem feltételezünk kapcsolatot a fajok között, legalábbis ez a szempont a diverzitási mérőszám kialakításában nem játszik szerepet. A diverzitási vizsgálatok célja többnyire adott élőhely ökológiai viszonyainak, állapotának értékelése.

A diverzitási vizsgálatok az 1940-es évektől kezdődő bevezetésének az volt a fő indítéka, hogy remélték, hogy az élőhelyek állapota (illetve állapotváltozása) exakt módon nyomomonkövethető lesz. Ez a remény azonban csak részben igazolódott.

A diverzitási vizsgálatok a sokfajú együttes fajgazdagságára és a fajok gyakoriságának a megoszlására terjednek ki és az egyes diverzitási indexek általában egyaránt érzékenyek az említett két tényezőre. Nevezetesen, adott fajszám mellett nő az értékük, ha az (itt nem részletezhető értelemben vett) gyakoriság eloszlási egyenletessége növekszik, a fajok gyakoriságának egyenletes eloszlása mellett pedig nő az értékük, ha a fajszám növekszik. Erre hivatkozva szokták említeni a diverzitás **fajgazdagsági** (species richness) és **egyenletességi** (evenness) komponensét. Sajnos, a „komponensekkel” nem sokat lehet kezdeni, mert összegükként, szorzatükként, más egyszerű függvényeikként nem állítható elő a diverzitás számértéke.

A faj–egyed diverzitási elemzésekkel rokon és azokkal párhuzamosan fejlődő szakterület a **fajgyakoriságoknak**, más szóval **fajabundanciáknak** az együttesen belüli konkrét eloszlására irányuló vizsgálatok (ld. alább).

18.TA2.2 Diverzitási indexek algebrai magyarázata

Tekintsük adottnak a vizsgálandó fajegyüttest és térjünk rá a diverzitási mérőszámok, diverzitási indexek kérdésére. Előre bocsátjuk, hogy a fajegyüttesre, fajközösségre vonatkozó diverzitás nem önmagában is létező mennyiség, hanem minden egyes diverzitási mérőszámhoz tartozik egy-egy diverzitásfogalom. Szerencsére, adott fajegyüttes esetében a különféle diverzitási indexek értékei általában egymással erős pozitív korrelációban állnak. A leggyakrabban használt diverzitási indexek az alábbiak.

Shannon index

A Shannon indexben log a természetes alapú logaritmus jele. (Más alapú logaritmus alkalmazásakor a képletbeli H' -nek adott számszorosához jutunk, ezért a logaritmus alapszáma lényegtelen kérdés.) Véges egyedszám esetén p_i azonos azzal a valószínűséggel, hogy az együttes egy egyedét random módon (azonos valószínűséggel) kiválasztva az egyed az i fajhoz tartozik. Fontos körülmény, hogy $p_1 + p_2 + \dots + p_i = 1$. Ha valamilyen okból – például fajegyüttesek összehasonlítása során – valamely hiányzó fajt is nyilvántartunk, akkorértéke nyilvánvalóan 0. Ekkor az előbbi képletben szereplőnincs értelmezve, viszont a

⇨ L'Hospital-szabály alkalmazásával könnyen beláthatóanmiatt $p_i \log p_i \xrightarrow{p_i \rightarrow 0} 0$ miatt $0 \log 0$ helyett a 0 érték vehető.

A H' és az 1- D index, mint átlagos ritkasági mértékek

Érkezzen egy csapdához „véletlenszerűen” az s számú megfigyelt faj valamelyikének egy egyede. Jelölje X az egyed beérkezésével kapcsolatos fajspecifikus ritkasági értéket, mely a véletlen faj-beérkezésre való tekintettel valószínűségi változó. Konkrétan, vegye fel az X valószínűségi változó az $r(i)$ ritkasági értéket akkor, ha a beérkező egyed az i fajhoz tartozik. Ekkor a (diszkrét) X valószínűségi változó EX várható értéke („átlagos ritkaság”) létezik és nyilvánvalóan fennáll:

$$EX = \sum_{i=1}^s p_i r(i),$$

ahol s a fajszám, pedig a fenti megfogalmazással egyezően annak a valószínűsége, hogy az i faj egyede érkezik a csapdához. **Az átlagos ritkaságot egyféle diverzitási indexnek tekintetjük.** Különböző $r(i)$ ritkasági indexeket bevezetve, más és más diverzitási indexhez jutunk. Erre mutatunk be néhány tanulságos példát.

- Legyen $r(i) = -\log p_i$ (ez a választás az információelmélet alapjai szerint kézenfekvő). Ekkor a diverzitási index azonnal beláthatóan a Shannon indexszel azonos.
- Legyen $r(i) = 1/p_i$. Ekkor a diverzitási index: $\sum_{i=1}^s p_i (1 - p_i) = 1 - \sum_{i=1}^s p_i^2$ (Gini–Simpson index).

Megjegyzések: Ha $r(i) = 1/p_i$, akkor a diverzitási index azonnal beláthatóan s (vagyis a fajszám), ami magától értetődően szintén tekinthető a faj–egyed diverzitás – bár kissé egyoldalú és az együttes összegyedszámától erősen függő – mérőszámának. Figyeljük meg, hogy mindhárom előbbi (faj)ritkasági függvény – érthetően – monoton csökkenő függvénye a p_i faj előfordulási valószínűségnek.

Hurlbert-féle diverzitási index

Az indexet értelmezhetjük a következőképpen: Válasszunk az együttes egyedei közül véletlenszerűen (véges egyedszám esetén visszatevéses eljárással) m számú egyedet. Annak valószínűsége, hogy az egyed az i fajt reprezentálja, a fenti jelölésnek megfelelően p_i . Könnyen belátható, hogy ekkor az m elemű mintában reprezentált fajok számának, mint valószínűségi változónak a várható értéke S_m . Kézenfekvő, hogy ez a mennyiség valóban egyfajta mérőszáma a faj–egyed diverzitásnak. Fontos körülmény, hogy az m paraméter növekedésekor az index egyre érzékenyebb lesz a fajegyüttes ritka, azaz kis p_i értékkel bíró fajai körében bekövetkező gyakoriság-változásokra. Sőt, könnyen beláthatóan $m \rightarrow \infty$ mellett $S_m \rightarrow s$, tekintet nélkül a fajelőfordulási valószínűségekre. (Megjegyzendő, hogy a fenti H' index, és különösen az $1/D$ és $1-D$ index nemkívánatos mértékben

érzékeny a legnagyobb fajgyakoriságok körében bekövetkező változásokra. Más szóval, a diverzitás értékének kialakításában a kisebb és közepes gyakoriságú fajok alig játszanak szerepet.)

Fisher-féle α diverzitási index

Ennek az indexnek a bevezetése alapvetően akkor indokolt, ha a sokfajú populációból származó minta relatív egyedszámához jól illeszthető az ún. **logaritmikus eloszlási modell** (ld. alább). A diverzitási index a modell lényegét képező

$$\alpha \frac{(1 - e^{-1/\alpha})^k}{k}, k = 1, 2, \dots, \alpha > 0$$

eloszlás α paramétere. (Az $x = 1 - e^{-1/\alpha}$ jelöléssel írhatók az eloszlás elemei $\alpha \frac{x^k}{k}$ formában is.) Az α diverzitási index nem tévesztendő össze az alfa-diverzitással (18.2.1). Az α indexet gyakran számítják és alkalmazzák olyan esetben is, amikor a logaritmikus eloszlás jó illeszthetősége nem áll fenn. Az index interpretálható a következőképpen: Legyen egy mintában a reprezentált fajok száma s . Ha a mintaelemszámot e ($\approx 2,72$)-szeresére növeljük, akkor a mintabeli fajok számának a növekedése közelítőleg α lesz.

18.TA.2.3 Reciprok Berger–Parker index

Valamely **eloszlás koncentráltóságának**, fajegyüttes dominancia fokának kifejezésére gyakran használják a **Berger–Parker (BP) dominancia indexet**, mely a legnagyobb fajgyakoriság és a fajegyüttes n összegyedszámának a hányadosa: $BP = n_{max}/n$. Minthogy (rögzített fajszám mellett) a (faj)koncentráltóság a diverzitás egyfajta ellentettjének fogható fel, az $1/BP$ mennyiség, mint **reciprok BP index**, diverzitási mérőszámnak tekinthető. Ez az index végletesen hangsúlyozza a legnagyobb gyakorisággal rendelkező fajoknak a diverzitás alakulásában játszott szerepét.

A gyakran használt diverzitási indexek ezt a szerepet szintén erősen hangsúlyozzák. Ez az oka annak, hogy a „bosszantóan” egyszerű BP index a szofisztikáltabb indexekhez általában nagyon hasonló képet ad a diverzitási viszonyokról.

18.TA.2.4 Fajgazdagság

Bizonyos körülmények között maga a **fajszám** is kézenfekvő diverzitási mérőszámnak mutatkozik, annak ellenére, hogy a fajok gyakoriságainak eloszlását természetesen nem tükrözi. A populáris természetvédelmi szakirodalomban általánosan használt **biodiverzitás** kifejezés a fajszám szinonimája, nem a tulajdonképpeni faj–egyed diverzitásé.

Reális fajegyüttesek egyedszáma és fajszáma természetesen véges. Viszont fajgyakoriságok eloszlásának modellezésekor (ld. alább) kontinuum számosságú faj együttesének a feltételezése is gyakori, mint már a klasszikus lognormális fajgyakorisági eloszlás bevezetésekor is (ld. alább).

A fajszám véges volta ellenére annak megállapításakor gyakorlati nehézségekkel kell számolni. Gondoljunk például egy

erdőben élő ízeltlábú fajok számának megállapítására. Részben más természetű nehézséget jelent, ha például különböző nagyságú területeken megállapított fajszámokat, más szóval fajgazdagsági adatokat kívánunk összehasonlítani. Egyszerű esetet írunk le az alábbiakban.

A szigetbiogeográfiával foglalkozó fejezetben (23. fejezet) leírtuk azt a megfigyelést, hogy összehasonlítható külső körülmények között a \mathcal{A} terület és \mathcal{S} fajszám vonatkozásában használható az

$$\mathcal{S} \approx C\mathcal{A}^z$$

közelítés. C és z megfelelő állandók. Ha tehát valamely 1-es szigetre nézve $\mathcal{S}_1 \approx C\mathcal{A}_1^z$ és a 2-es sziget területe \mathcal{A}_1 -nek k -szorososa, akkor $\mathcal{S}_2 \approx C\mathcal{A}_2^z = Ck^z \mathcal{A}_1^z = k^z \mathcal{S}_1$. Vagyis, ha a 2-es sziget faunisztikai viszonyai azonosak az 1-es szigetével, akkor az \mathcal{S}_2 -nek \mathcal{S}_1 -szerese k^z -szerese lesz. Tehát ebben az esetben a fajszám a területnek pozitív kitevőjű hatványfüggvénye. Ez az összefüggés módot ad arra, hogy a fajszámok eltéréseinek a területek nagyságának eltérésén múló komponensét kiiktassuk. A fajgazdagság mintákból való becslésének kérdésével ma is intenzíven foglalkozik a szakirodalom.

18.TA2.5 A fajabundancia eloszlás kérdései

Ebben a pontban a szakterület szokásainak megfelelően adott faj (egyedeinek) gyakorisága, mint fajgyakoriság helyett a **fajabundancia** kifejezést használjuk.

A fajabundanciák eloszlásának vizsgálata során az egyes fajabundanciák mintán belüli statisztikus ingadozásától eltekintünk, tehát nem az utóbbival kapcsolatos eloszlás a témánk. Ehelyett az adottnak tekintett fajabundanciákat evolúciós léptékű „mintavétel” vagy sztochasztikus folyamat eredményének tekintjük és az így kialakuló fajabundancia együttes eloszlásával foglalkozunk. Térjünk vissza Wallace fentebb idézett megfigyelésére. Az ott leírtakhoz hasonló esetekben a „mintában” szinte minden fajt egy vagy két egyed képvisel. Később létrehozott nagy entomológiai gyűjtemények esetében is gyakran tapasztaltak hasonlókat.

Negatív binomiális és logaritmikus fajabundancia eloszlási modell

A fajabundanciák eloszlásának egyik elemzési módja az előbbihez hasonló minták esetében az lehet, hogy megállapítjuk a mintában k számú egyeddel képviselt fajok számát, $k=1, 2, \dots$. Az említett megfigyelésnek megfelelően az s_1, s_2, \dots sorozat („gyakoriságok gyakorisága” sorozat) számos entomológiai és más gyűjtemény, minta esetében gyorsan fogyó sorozat. Az ilyen természetű sorozat modellezése céljából vezették be a **negatív binomiális** fajabundancia modellt, illetve ennek határeseteként adódó **logaritmikus** eloszlási modellt (Fisher és mtsai 1943). A modell szerint a mintába k számú egyeddel bekerülő fajokszámának, mint valószínűségi változónak a várható értéke

$$E S_k = \frac{\alpha x^k}{k}, \alpha > 0, k=1, 2, \dots$$

Az α paraméter azonos a fentebb α diverzitási indexként bevezetett mennyiséggel. x jelentését ld. fentebb, az α diverzitási index ismertetésénél.

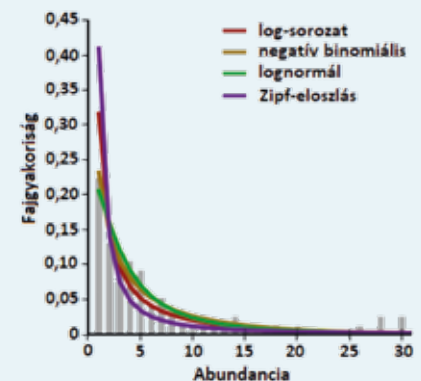
A negatív binomiális eloszlás, illetve határesetként a logaritmikus eloszlás, mint fajabundancia eloszlás létrejöttére vonatkozóan többféle sztochasztikus modellt leírtak. A legegyszerűbb esetben az abundancia együttest egy megfelelő paraméterű gamma eloszlásból (parent distribution) származó, evolúciós léptékben értelmezendő független mintavételi sorozat eredményének tekintjük. A függetlenségre vonatkozó feltevés következményeképpen a modellben az abundanciák egymásra nincsenek befolyással, azaz ez esetben ún. **neutrális modellről** van szó.

Lognormális fajabundancia eloszlási modell

Adott esetben kellően nagy minta esetében a mintában várhatóan már a vizsgálati területen élő összes faj képviselve van (gerinces osztályok esetében ez tipikus). Ekkor a mintaelemszám további növelésekor a kis számú egyeddel képviselt fajok száma egyre kisebb lesz és a fentitől egészen eltérő fajabundancia gyakorisági eloszlás mutatkozik. Nagyon gyakori, hogy az abundanciák logaritmusából szerkesztett hisztogram normális eloszlás sűrűségfüggvényére emlékeztet (18/16c. ábra).

Ezen megfigyelésen alapul a lognormális fajabundancia eloszlási modell, mely szerint a konkrét fajabundanciák egy lognormális eloszlásból evolúciós távlatban származtatott független valószínűségi változók. Az említett hisztogram baloldala gyakran hiányzik, ami az 1-nél, esetleg 2-nél vagy 3-nál kisebb abundanciák mintabeli hiányát sugallja (18/14. ábra). Ezt a mára kissé túlhaladottnak tekinthető függővonal elvvel, illetve ahhoz hasonló megfontolással szokták magyarázni. A lognormális fajabundancia eloszlás létrejöttére nézve számos sztochasztikus modellt leírtak. A modellek egy változata nem lognormális eloszlásra, hanem az ún. gamma fajabundancia eloszlásra vezet, melynek sűrűségfüggvénye bizonyos paraméterek mellett nagyban hasonlít a lognormális eloszlás sűrűségfüggvényére.

Az egyes fajabundancia modelleket Baldrige és mtsai (2016) 16 ezer közösség értékelésével tesztelte, A log-sorozat, lognormál, negatív binomiális



18.TA2/1. ábra. Adatokra (szürke oszlopok) illesztett faj-abundancia eloszlások. Az adatok a Breeding Bird Survey-Route 36 (New York) megfigyelésekből származnak. A legjobb illesztést a log-sorozat mutatta [Baldrige és mtsai (2016) nyomán módosítva].

és Zipf-eloszlások közül a **log-sorozat** adta a legjobb és a Zipf a leggyengébb illesztést az adatokra (18.TA2/1. ábra).

A következő három modell egy adott méretű, feltételezett niche felosztásán alapul, így a fajgyakoriságokkal kapcsolatba hozott niche-részletek együttese korlátozott méretű. Tehát a modellbeli fajgyakoriságok nem függetlenek. Ennek megfelelően ezek a modellek **nem neutrális modellek**.

Geometriai sorozat vagy determinisztikus niche kitöltési modell

Szakirodalmi elnevezése: geometric series model (Tokeshi 1993, Engen and Taillie 1979).

Gyakori megfigyelés, hogy az s fajú mintára vonatkozó fajabundanciák csökkenőleg rendezett $n_1^\#, \dots, n_r^\#, \dots, n_s^\#$ sorozata geometriai sorozatra emlékeztet, amennyiben a derékszögű koordináta rendszerben ábrázolt $(r, \log n_r^\#)$ pontokhoz jól illeszthető negatív meredekségű egyenes. Ilyen, geometriai sorozatra vezet az egyik legegyszerűbb niche-kitöltési modell.

Modellezzük a teljes niche-t a $(0,1)$ intervallummal és képezzük az első niche-részletet oly módon, hogy leválasztunk az intervallum egyik végéről egy ζ hosszúságú intervallumot. Ez lesz az első töredék vagy niche részlet. Ennek és a további töredékeknek a méretét egyenesen arányosnak tekintjük az őket kizárólagosan elfoglaló fajnak az abundanciájával. A maradék intervallum egyik végéről válasszunk le újra ζ -szeres hosszúságú, azaz $\zeta(1-\zeta)$ méretű intervallumot. Ismételjük az eljárást mindaddig, amíg s számú intervallumhoz nem jutunk. Ezek hosszúságai a $\zeta, \zeta(1-\zeta), \dots, \zeta(1-\zeta)^{s-1}$ csökkenő geometriai sorozatot képezik. Megjegyezzük, hogy a fenti modellben a töredékek együttese nem tölti ki a teljes $(0,1)$ intervallumot; a töredékek összhosszúsága $1-(1-\zeta)^s$, így a maradék intervallum hosszúsága $(1-\zeta)^s$ (18/18. ábra). A töredékek hosszúságát az összhosszúságukkal osztva jobbról csonkított geometriai eloszláshoz jutunk.

Random töréseken alapuló modell

Szakirodalmi elnevezése: random fraction model (Tokeshi 1990, 1993).

Jelöljük ki a teljes niche-t jelképező $(0,1)$ intervallumon véletlenszerűen, azonos eloszlás szerint egy töréspontot. A következő lépésben a két töredék közül válasszunk ki egyet random módon (azonos valószínűséggel), majd egyenletes eloszlás szerint jelöljük ki ezen töredéken egy töréspontot. A harmadik lépésben a három töredék közül válasszunk ki egyet random módon és folytassuk az eljárást. A töredékek együttes hosszúsága minden lépésben 1 marad. Az előbbieket értelmében minden töredék, minden lépésben pozitív valószínűséggel van kitéve további törésnek. Ha az s törésszám végtelenhez tart, akkor minden töredék hosszúság, így az n -edik lépésben kiválasztott töredék hosszúsága is 0-hoz tart. Nevezetes, hogy a modell itt nem részletezhető módon a lognormális abundancia eloszlási modell alapjául is szolgálhat.

A szimultán pálcatorési modell

Szakirodalmi elnevezése: McArthur-féle törési modell (18/19. ábra).

Tekintsük továbbra is a teljes niche modelljeként a $(0,1)$ intervallumot. Jelöljük ki ezen egy pontot („töréshelyet”) véletlenszerűen, egyenletes eloszlás szerint. Ismételjük meg a pontkijelölést egymás után függetlenül, további $s-2$ alkalommal. Ekkor összesen $s-1$ töréshelyhez és a szomszédos töréshelyek által határolt, összesen s számú töredékhez jutunk, melyek összhosszúsága 1.

Ekvivalens leírás a következő: Jelöljük ki egy 0 kezdőpontú félegyeneset és haladjunk a szakasz kezdőpontjából kiindulva a félegyenes mentén, véletlen hosszúságú X_1 utat téve meg. A véletlen hosszúság legyen adott paraméterű exponenciális eloszlású valószínűségi változó. Ismételjük meg az eljárást; most újabb, X_2 hosszúságú utat téve meg, ahol X_2 az X_1 -től független azzal azonos eloszlású valószínűségi változó. Folytassuk az eljárást mindaddig, amíg csak az s számú, egymáshoz csatlakozó $(0, X_1), (X_1, X_2), \dots, (X_{s-1}, X_s)$ véletlen hosszúságú szakaszokhoz nem jutunk. Vetítsük le a szakasz-sorozatot a $(0,1)$ intervallumra.

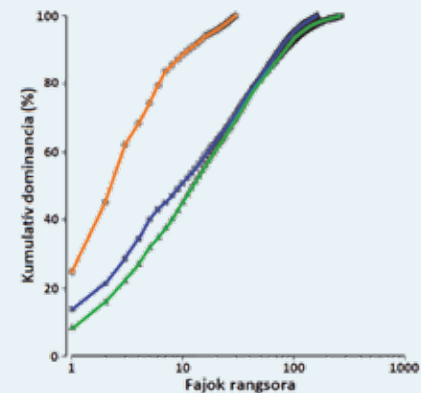
Az 1 összhosszúságú szakaszegyüttes kétféle származtatása ekvivalens, mert bebizonyítható, hogy a kétféle módon adódó szakasz vagy töredék hosszúságok együttes eloszlása azonos. Belátható, hogy az r -edik legnagyobb töredék hosszúságnak, mint W_r valószínűségi változónak a várható (expected, E) értéke

$$EW_r = \frac{1}{s} \sum_{j=r}^s \frac{1}{j} \approx \frac{1}{s} \log \frac{s}{r}, \quad r = 1, \dots, s.$$

Ez az összefüggés betekintést nyújt a töredék hosszúságok várható nagyság-viszonyaiba.

18.TA2.6 A kumulált abundancia grafikon

Valamely abundancia együttes természetéről vizuális benyomás nyerhető többek között a következő módon. Tekintsük a csökkenőleg rendezett $n_1^\#, \dots, n_r^\#, \dots, n_s^\#$ abundancia sorozatot, illetve az ebből nyerhető $n_1^\#, n_1^\# + n_2^\#, \dots, n_1^\# + \dots + n_r^\#, \dots, n_1^\# + \dots + n_s^\#$ kumulált abundancia sorozatot. Az r rangszám függvényében ábrázolva derékszögű koordináta rendszerben



18.TA2/2. ábra. Tengeri árapályzónában élő gerinctelenek k -dominancia görbéi. A görbéket a csökkenő dominancia- (abundancia vagy biomassza alapján) sorrendben előforduló fajok abundanciáinak összegzésével kapták, ezért nevezik kumulatív (k) dominancia görbének. Az eredményt a teljes abundancia százalékában fejezték ki. Az adatok gyűjtése eltérő lyukméretű szíták használatával, eltérő területegységeken történt. A vízszintes tengely logaritmus beosztású [Warwick és mtsai (2008) nyomán módosítva].

ezen sorozat r -edik tagját, vagyis a $C(r) = n_1^\# + \dots + n_r^\#$ összeget, az ún. **Lorenz-görbéhez** jutunk, mely magától értetődően konkáv. Karakterisztikusabb grafikonhoz, az ún. **Bradford** görbéhez vagy k -dominancia görbéhez jutunk (Lambshhead és mtsai 1983), ha az $(r, C(r))$ pontok helyett $(\log r, C(r))$, $r = 1, \dots, s$ pontokat ábrázoljuk. Megmutatható, hogy ha az $n_r^\#$ abundanciák éppen a fentebbi EW_r töredék hosszúság várható értékek, akkor a $(\log r, C(r))$, $r = 1, \dots, s$ grafikon konvex $a(0, \log s - 1)$ intervallumban és konkáv a $(\log s - 1, \log s)$ intervallumban (csekély pontatlanság adódik abból, hogy $\log s - 1$ nem egész szám). Egy k -dominancia görbét mutat be a 18.TA2/2 ábra. (Ha a fajoktól függetlenül szeretnénk a dominancia-értékeket megjeleníteni, akkor a vízszintes tengelyt is százaléklában kell feltüntetni, amivel szövegben említett Lorenz-görbét kapjuk.)

18.TA2.7 A Zipf és a Zipf–Mandelbrot eloszlási modell

Előfordul, hogy a fajabundanciák csökkenőleg rendezett $n_1^\#, \dots, n_r^\#, \dots, n_s^\#$ sorozata fogyó geometriai sorozatnál gyorsabban csökken, viszont az abundancia sorozat az r rangszám alkalmas paraméterű, negatív kitevőjű **hatványfüggvényeként** előállított sorozattal már jól közelíthető. Másféleképpen kifejezve, derékszögű koordináta rendszerben a $(\log r, \log n_r^\#)$ pontokhoz jól illeszthető egyenes.

Mindez azt is jelenti, hogy n -nel jelölve az összegyedszámot, a relatív abundanciák $n_1^\#/n, \dots, n_s^\#/n$ sorozatához alkalmas pozitív a és α paraméter választásával jól illeszthető a

$$p_r = \frac{a}{r^{\alpha+1}}, \quad r = 1, \dots, s$$

valószínűség sorozat. Az a normalizációs tényező biztosítja, hogy $p_1 + \dots + p_s = 1$ fennálljon. Jó illeszkedés esetén írható:

$$\log n_r^\# \approx \log a - (\alpha + 1) \log n_r^\#.$$

Az előbbi p_r , $r = 1, \dots, s$ sorozat azonosítható a (jobbról csonkított) Zipf eloszlással). Úgy is fogalmazhatunk, hogy az eredeti vagy rendezett abundancia sorozatra, illetve a megfelelő relatív abundanciák sorozatára jó közelítéssel érvényes a **Zipf-törvény**.

Gyakori, hogy csupán az első néhány $(\log r, \log n_r^\#)$ pont elhagyása után illeszthető kielégítő módon egyenes, és az első néhány pont a további pontokhoz illesztett egyenestől jellegzetes módon eltér.

Ilyen esetben viszont gyakran jó illeszkedés érhető el, ha az előbbi sorozatban egy további paramétert szerepeltetünk, amikor is a modell a

$$p_r = \frac{a}{(b+k)^{\alpha+1}}, \quad k = 1, \dots, s, \quad \alpha > 0, b > -1$$

valószínűség eloszlás, amit (jobbról csonkított) **Zipf–Mandelbrot eloszlásnak** nevezünk. A Zipf és a Zipf–Mandelbrot modell **neutrális modell**.

18.TA2.8 A Lotka-törvény

Rokon természetű, gyakori megfigyelés szerint adott rendszertani családban az 1, 2, ..., k, \dots , számú fajt tartalmazó genusok $g(k)$ számai is gyorsan csökkenő sorozatot képeznek és kielégítő a

$$g(k) \approx \frac{b}{k^d}, \quad k = 1, \dots, k_{max}$$

közelítés, ahol $d \approx 1,5$. Ezt a közelítő összefüggést nevezik **Lotka-törvénynek**.

18.TA3 A SHANNON ENTRÓPIA ÉS A H' MIN-MAX ÉRTÉKEI

A Shannon entrópia

Hill (1973) kimutatta, hogy a fajgazdagság és valamennyi faj-egyed diverzitás index összefüggésben áll az entrópiával, a diverzitás mérőszámok folytonossága ezen az alapon értelmezhető. Az entrópia a rendezetlenség mértéke. Minél nagyobb a rendezetlenség, annál nagyobb a bizonytalanság arra nézve, hogy egy faj egyedének jelenlétét egy mintában megjósolhassuk, vagyis annál nagyobb az entrópia. A Shannon függvény és az entrópia közötti szoros összefüggést Rényi Alfréd (1961) általánosította:

$$H_\alpha = \frac{\log(\sum_{i=1}^s p_i^\alpha)}{1 - \alpha},$$

ahol α skála-paraméter (Harte 2011). (A „skalázás” az értékek olyan matematikai szabályosságára utal egy változó esetében, amelyeket az felvesz, amikor különböző körülmények között mérik.) Az egyenlet egy ún. α -rendű entrópiát fejez ki, amelynek skála-értékei: 0 a fajgazdagság, 1 a Shannon, és 2 a Simpson mérőszámok esetén. A Rényi-függvény alkalmas **diverzitás rendezésre**, melynek részletes leírása, példák és program elérhetőség megtalálható Tóthmérész (1997) munkájában.

A H' min–max értékei

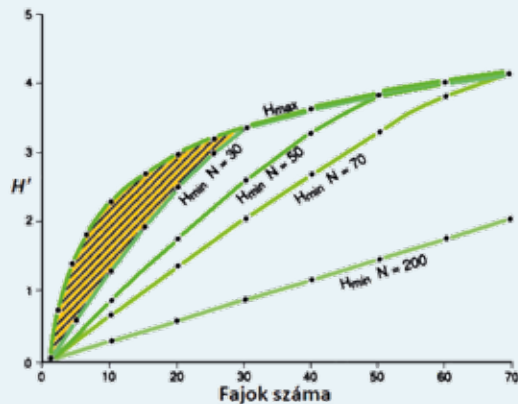
Az index minimum értékét arra az esetre értik, amikor csak egyetlen faj van jelen és természetesen az összes egyed ehhez tartozik. A maximum érték pedig akkor áll elő, ha minden egyed más fajhoz tartozik. Ekkor az egyenletesség is maximális. A probléma csak az, hogy annak nincs elvi határa, hogy mekkora közösséget mintázunk, azaz hány faj található benne, emiatt nem húzható felső határ. Mégis elsőként Patten (1962) fejt ki, hogy a Shannon indexnek minimális és maximális értékei vannak. Ezt Austin (1999) az alábbi összefüggésekre alapozza:

$$H'_{max} = -\log S,$$

amikor minden egyed más faj jelöl, és

$$H'_{min} = \frac{1}{N[(N - S + 1) \log(N - S + 1) - N \log N]}$$

ahol N az egyedek száma, S pedig a fajszám. Ha N nagyon kicsi (pl. <70), akkor szűk intervallumok közé szorúlnak a H' értékek és az értelmezésük nehéz. A H' min–max értékeiről mutat összefüggést a 18.TA3/1. ábra. Figyelemre méltó az összefüggés lineáris jellege egy adott szakaszon, ahogy a fajszám emelkedik és a ritka fajok is a mintába kerülnek, az egyenletesség csökkenés a H' telítési görbe szerint halad tovább.



18.TA3/1. ábra. A Shannon index minimális és maximális értékei alacsony egyedszámok esetén. A vonalkázott rész az $N=30$ egyedre vonatkozó H' érték érvényességi tartománya [Austin (1999) nyomán módosítva].

18.TA4 A BÉTA-DIVERZITÁS SAJÁTÓSÁGAI ÉS PARTIACIONÁLÁSA

18.TA4.1 A béta-diverzitás sajátosságai

Valamennyi faj–egyed diverzitástípus közül (egyesek ezeket diverzitás komponenseknek nevezik) a béta-diverzitás értelmezése, meghatározása és viselkedése váltotta ki a legintenzívebb vitákat.

A növényökológus Whittaker (1972) a következő módon vezeti be a béta-diverzitás fogalmát: a fajok (populációik) a környezeti faktorok gradiensei mentén helyezkednek el binomiális vagy normál eloszláshoz közeli egyedszám-eloszlásokkal, melyek részben fedik egymást. Ezek az eloszlási görbék (cönoklinák) egyben az élőhely fizikai dimenzióinak is megfelelnek. Amennyiben egy új faj lép a közösségbe, akkor az eloszlási görbék szűkülnek és növekedik a fajkompozíció változása a cönoklinák mentén. Ennek a **fajkicsérélődésnek** vagy biotikus változásnak a mértéke a környezeti gradiensek mentén a **béta- vagy élőhelyek közötti diverzitás**. Azt jelenti, hogy az egyes mintavételi helyek egyre kevésbé hasonlítanak egymásra, a fajok „lecsérélődnek”, a távolsággal csökken a hasonlóság (distance decay similarity) és nő a béta-diverzitás és a különbség mértéke (disszimilaritás).

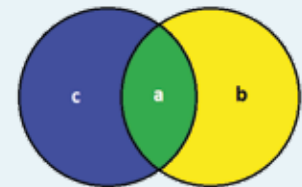
Több béta-diverzitás mérőszám is készült, melyek közül Whittaker (1960) mérőszámát említjük: $\beta_w = S/\alpha - 1$, ahol β_w a Whittaker-féle béta-diverzitás, S a teljes fajszám (lényegében a gamma-diverzitás), α pedig az alfa-diverzitás (a szigorúan azonos minták átlaga). Láthatóan ez a béta-diverzitás változat a Whittaker-féle multiplikatív összefüggés ($\gamma = \alpha\beta$) átrendezése. Magurran (1988) szerint ez az index teljesíti a közösség fajkicsérélődését (turnover) legjobban, ezért Whittaker-féle fajkicsérélődési indexnek is nevezik.

A béta-diverzitás meghatározása az esetek túlnyomó többségében jelenlét vagy hiány adatok alapján történik, azonban természetesen egy sor kvantitatív index is rendelkezésre áll (Horn, Morisita, Gini–Simpson index stb., lásd a 18.TA2). Koleff és mtsai (2003) 24 bináris diverzitás indexet közöl (a fent említett Whittaker-féle index is közöttük van) és megkísérli csoportosításukat valamilyen közös szempont alapján. Felteszik a kérdéseket, hogy a béta-diverzitás valójában mit mér, mennyire különböznek a mérések és mennyire fontosak a különbségek?

A béta-diverzitás mérésének legegyszerűbb változatai a **hasonlósági koeficiens** alkalmazása. Ezek (Jaccard, Sørensen és mások) **páros összehasonlításokat** végeznek, de vannak többszörös, valamint kvantitatív adatok összehasonlítására is alkalmas indexek. Logikájukat a 18.TA4/1. ábra mutatja be: van 2 szomszédos kvadrát, amelyben megállapítjuk a fajok számát. A 2 kvadrátban közös fajszám az a ; az egyik kvadrát azon fajainak száma, amelyek nincsenek jelen a -ban (mert nem közösek c -vel) b , a másik kvadrát azon fajainak száma, amelyek nincsenek jelen a -ban (mert nem közösek b -vel), c . Az ilyen alapokon működő béta-diverzitás értékei 0 (nagy mértékű fajkicsérélődés, azaz **disszimilaritás**) és 1 (nincs kicsérélődés, **teljes hasonlóság**) között kell értéket felvennie. (Több ilyen index-érték összehasonlítása pl. klaszteranalízissel lehetséges.) Az indexek vizsgálatával Koleff és mtsai (2003) azt a következtetést vonták le, hogy nincs olyan béta-diverzitási mérőszám, amely minden körülmény között megfelelően funkcionálna. Emiatt a különböző tanulmányokban használt indexek által nyert eredmények összehasonlítását sem ajánlják. Kompromisszumként a Sørensen index fajkicsérélődésre particionált változata látszik alkalmasnak (Lennon és mtsai 2001, Chen és Schmera 2015), amely a szimmetria, homogenitás és a kvadrát egymásbaágyazottság feltételeit teljesíti:

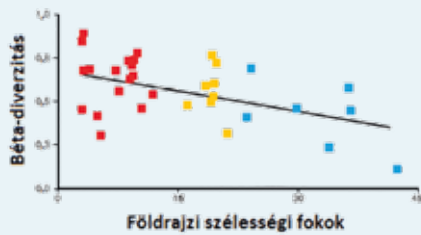
$$\beta = \frac{\min(b,c)}{\min(b,c)+a} \quad (1)$$

(Az összetevők magyarázatára lásd a hasonlósági indexeknél leírtakat.)



18.TA4/1. ábra. Hasonlóság és különbözőség értelmezése két szomszédos kvadrát alapján. A közepén található a szegmens tartalmazza az összes fajt, amely mindkét kvadrátban megtalálható, b csak azokat, melyek nem szerepelnek c -ben, c csak azokat, melyek nem szerepelnek b -ben [Koleff és mtsai (2003) nyomán módosítva].

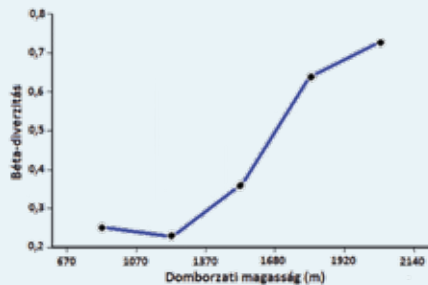
A béta-diverzitás variációját egy sor faktor befolyásolja: a már említett földrajzi szélességi fokok (18.TA4/2. ábra), tengerszint feletti magasság (18.TA4/3. ábra), térbeli lépték, testméret,



18.TA4/2. ábra. A béta-diverzitás változása a földrajzi szélességi fokok függvényében 32 úvilági denevérközösség vizsgálata alapján. A béta-diverzitást a fajkicserélődéssel, vagyis az egyes közösségek és a fajkészlet közötti fajszám különbséggel mérték. A piros négyzetek a trópusi, a sárgák a szubtrópusi és a kék színűek a mérsékelt övi közösségeket mutatják [Stevens és Willig (2002) nyomán módosítva].

termoreguláció, trofikus pozíció, diszperziós képesség és mások (Soininén és mtsai 2007a). Például az aktívan terjedő szervezeteké alacsonyabb, mint a passzívan terjedő propagulumoké, mert az előbbieknél diszperziós képessége következtében a területek közötti kiegyenlítődes nagy. Az autotrof szervezeteké alacsonyabb, mint a magasabb trofikus pozícióban lévőké: legmagasabb az omni-

voroké és ragadozóké, ami mögött az alfa-diverzitás meredekebb gradiense állhat. Ødegaard (2006) Panamában, trópusi fák koronaszintjében élő bogárfajokon végzett vizsgálatai szerint a béta-diverzitás értékek torzítottak voltak. A szerző nagy számban észlelt ritka bogárfajokat. A béta-diverzitást a Sørensen és Morisita-Horn indexek azon változataival számolta, melyek abundanciális adatokat is figyelembe vesznek. Mivel a Morisita-Horn index különösen érzékeny a leggyakoribb fajok abundancia-értékeire (Magurran 2004), a torzítás ezek hiánya és a sok ritka faj következtében keletkezhetett. A béta-diverzitás indexek ui. egyaránt alapulnak **jelenlét vagy hiány és abundancia** adatokon. Az utóbbiakat használó változatokról az a vélemény, hogy kevésbé torzítanak, mert inkomplett mintázás esetén is használhatók és több információ nyerhető belőlük (Barwell és mtsai 2015).



18.TA4/3. ábra. A béta-diverzitás változása a tengerszint feletti magasság függvényében. Az adatok a Siskiyou-hegység (USA) fafajaira vonatkoznak. A béta-diverzitást ebben az esetben is az egyes magasságpárok összehasonlításával (az 1-Jaccard indexet használva) számolták [Magurran (2004) nyomán módosítva].

A béta-diverzitást felhasználják a **fajszám becslésekre** is. A trópusi élőhelyek magas kompozicionális disszimilaritása következtében nagy béta-diverzitás értékeket állapítanak meg. Ez volt az alapja Hamilton és mtsai (2010) rovar fajszám becslésének is, amely 2-4 millióra becsülte a rovarfajok számát a trópusi területeken. (Azonban Li és Wiens (2022) véleménye szerint a rovarok

globális fajszámát jelentősen emeli az átlagosan három kriptikus faj.) Mások azonban ellentmondásokat találtak a béta-diverzitás meghatározásában. Beck és mtsai (2012) ezt a kérdést vizsgálta Indonéziában honos nappali lepkék adataival és azt a következtetést vonta le, hogy a béta-diverzitás csak akkor használható fajszám becslésekre, ha eltérő heterogenitású mintaterületeket nem vonnak össze és a mintavételeket megfelelően végzik.

18.TA4.2 A béta-diverzitás particionálása

Mi a particionálás és miért szükséges a béta-diverzitást particionálni? A particionálás azt jelenti, hogy valamit felosztunk, komponenseire bontunk. A Whittaker-féle additív index-kapcsolatból az következik, hogy a béta-diverzitás nem független az alfa-diverzitástól és, ha az alfa-diverzitás magas, akkor a béta-diverzitás nonszensz értéket is felvehet. Ezt a problémát csak a béta-diverzitás particionálásával lehet elkerülni (Jost 2007). A disszimilaritás két komponensből áll. Mivel a béta-index a közösségek közötti fajszám különbségeket méri, melynek a **fajkicserélődés** (turnover) felel meg, ez az egyik komponens. Ezt a Sørensen index esetében a fenti (1) számú egyenlet fejezi ki. A másik komponens az **egymásbaágyazottságból** eredő disszimilaritás. Erre azért van szükség, mert ez mutatja meg, hogy a vizsgált együttesben fajvesztés, vagy fajakkumuláció működik-e. Szigorúan véve nem az egymásbaágyazottságot méri, hanem a disszimilaritás azon részét, amelyet nem a fajkicserélődés okoz. A következő (2) egyenlet írja le:

$$\beta = \left(\frac{(b-c)}{(2a+b+c)} \right) \left(\frac{a}{(\min(b,c)+a)} \right) \quad (\text{Chen és Schmera 2015}). \quad (2)$$

(Az összetevők azonosak a 18.TA4.1 részben, a hasonlósági koefficienseknél leírtakkal.) A részletekkel és értelmezéssel több cikk foglalkozik, elsősorban Baselga (2010, 2012), Podani és Schmera (2011), Chen és Schmera (2015) és mások.

A particionálás tehát megmutatja, hogy milyen háttér folyamatok zajlanak egy közösségben. Például Baselga (2010) az Európában ismert cincérfajokon (Cerambycidae) bemutatja, hogy ha a 48. szélességi fok mentén a fajokat „északi” és „déli” csoportba sorolja, ezek külön-külön számított béta-diverzitása nem különbözik. Ellenben, ha ezeket a teljes béta-diverzitásokat particionálja fajkicserélődési és egymásbaágyazottsági komponensekre, azt az eredményt kapja, hogy az „északi” csoportban a fajkicserélődés és egymásbaágyazottság egyformán fontos, a „déli” azonban csak a fajkicserélődés. Más szavakkal észak felé haladva újabb fajok jelennek meg és mások eltűnnek és az egymásbaágyazottság mutatja a diszperziós limitációt. Dél felé viszont csak a fajok „cserélődnek ki”, azaz más fajok mutatkoznak az egyes mintavételi egységekben, mert sok az endemizmus. Mindezt a pleisztocén jegesedéssel hozza összefüggésbe, amikor a déli területek refugiumként szerepeltek, a jégárak visszahúzóásával észak felé haladó fajok száma pedig egyre csökkent, vagyis a délről származó fajok elvesztése a jellemző.

Jost (2007) arra következtetésre jutott, hogy abban az esetben, ha a közösségi karakterisztikák eltérőek – és természetesen

ezek a gyakoriak –, csak a Shannon index alkalmazásával bontható fel (particionálható) a faj–egyed diverzitás megbízhatóan. Anderson és mtsai (2011) részletesen tárgyalják a béta-diverzitással kapcsolatos problémákat.

18.TA5 A RECIPROK SIMPSON ÉS A SHANNON INDEXEK HASZNÁLATA, VALAMINT KÉT MINTA FAJ–EGYED DIVERZITÁSÁNAK ÖSSZEHASONLÍTÁSA

18.TA5.1 Valószínűségeen alapuló indexek

Azért hívják ezeket valószínűségeen alapulóknak, mert azt fejezik ki, hogy ha egy közösségből véletlenszerűen kiválasztunk két egyedet, **mekkora annak valószínűsége, hogy az egyedek különböző fajokhoz fognak tartozni.** Ilyen például az inverz Simpson faj–egyed diverzitás index, melyet reciprok dominancia vagy **reciprok Simpson indexnek** is nevezünk (18.TA1.2). Annak valószínűsége, hogy az i -edik faj két egyedet vesszük ki egy közösségből p_i^2 . Ezeket a valószínűségeket szummáljuk az összes fajra $i=1$ -től S -ig:

$$D = \frac{1}{\sum_{i=1}^S p_i^2},$$

ahol D a reciprok Simpson diverzitás mérőszáma, p_i az i -edik faj egyedeinek aránya az összes egyedszámhoz képest ($i = 1, 2, 3, \dots, n$), S pedig a fajok száma.

A vélemények szerint ez az index hordozza a legtöbb biológiai jelentést. Gadagkar (1989) azonban megjegyzi, hogy a reciprok Simpson index – más indexekkel ellentétben – nem teljesíti azt a követelményt, hogy több közösség összegzett faj–egyed diverzitásának nagyobbnak (vagy legalább egyenlőnek) kell lennie, mint a közösségek saját faj–egyed diverzitásainak átlaga. A feltétel háttere ui. az, hogy több közösség egyesítésével az egyenletesség növekedik (18.TA1.6). Például egy közösségben 2 faj van, egyikből a mintánkba 99, a másikkól 1 egyed jut. Ekkor a reciprok Simpson faj–egyed diverzitás értéke: $D = 1/(0,99)^2 + (0,01)^2 = 1/(0,9801+0,0001) = 1/0,9802 = 1,02$.

18.TA5.2 Információ elméleten alapuló indexek

Az információ elmélet kidolgozása elsősorban Claude E. Shannon érdeme (Shannon 1948). A Bell-laboratórium munkatársaként – többek között – rejtjeles szövegek megfejtésén is dolgozott. Egy üzenet egységnyi információtartalma (bit) a bizonytalanság mértéke. Egy olyan üzenet, amelyben csak egyetlen betű fordul elő, nem tartalmaz bizonytalanságot, mert tudjuk, hogy egy tetszőleges jel kiválasztása után is ugyanolyan következik. A betűk számának növekedésével bizonytalanság



18/8. kép. Claude E. Shannon (1916-2001) © EDN

viszont egyre nő, végül maximális lesz, ha minden betű más, mert ekkor képtelenek leszünk megjósolni a következő jel azonosságát. Biológiai példára fordítva, **egy mintában azt a bizonytalanságot mérjük, amivel egy megfogott egyed faji hovatartozását próbáljuk megjósolni.** Erre szolgál a jelenleg Shannon (H') függvényként ismert egyenlet (2. fejezet és 18.TA2 és 18.TA3):

$$H' = -\sum_{i=1}^S p_i \log p_i,$$

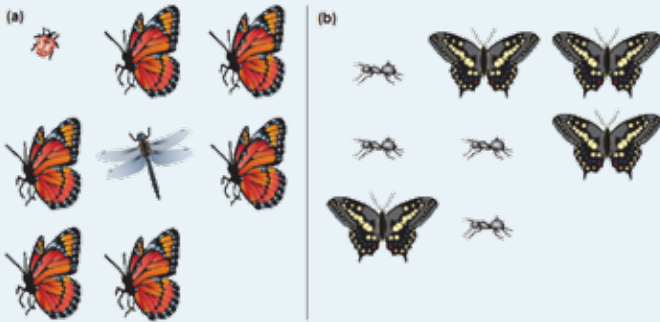
ahol H' a Shannon faj–egyed diverzitás mérőszáma, p_i az i -edik faj egyedeinek aránya az összes egyedszámhoz képest ($i = 1, 2, 3, \dots, n$), S pedig a fajok száma. Az egyenletben bármelyik alapú logaritmus használható. A H' dimenzió nélküli szám, mérőskája 0 és ∞ között változhat, az érték előjelét nem értelmezzük. (Hogy a Shannon által kidolgozott elméleti háttér ellenére gyakran Shannon-Wiener egyenletnek nevezzük, hozzá sok esetben, az irodalomban hibásan Shannon-Weaver-ként szerepel, azt ez magyarázza: Norbert Wiener független úton ugyanezre az összefüggésre jutott, majd Shannon-nal egy közös könyvben publikálták az eredményeiket, amely hibásan „W. Weaver” szerzőnévvel jelent meg, többek között a magyar kiadásban is.)

Az index egy korai használata madárfajok faj–egyed diverzitásának mérésére MacArthur és MacArthur (1961) munkája, akik megállapították, hogy a madár faj–egyed diverzitás növekedik a lombhullató fák lombozati komplexitásával. Érdekessége a közleményüknek, hogy – bár pontosan leírják a képlet jelentését és informatikai kapcsolatát – nem hivatkoznak az akkor már publikált Shannon-munkára. A tapasztalatok alapján a Shannon index értéke ritkán emelkedik $H' = 4$ fölé, általában 1 és 3 között van (10^5 fajszámra lenne szükség, hogy 5-öt elérje). Mások kifejtik, hogy egy ideális faj–egyed diverzitást mérő index minimum és maximum értékekkel kellene rendelkezzen (18.TA3). Az index szűk valószínűségi értéktartománya miatt nehéz két, akár jelentősen eltérő eredmény interpretálása. Mivel a valódi fajszám-értékek egy mintaterületen jelentős mintavételi erőfeszítések ellenére sem ismertek, az index inherensen érzékeny erre és ezért nem létezik nem torzított értéke. Emiatt Wiens (1992), aki az index legelkötelezettebb bírálója, alkalmatlannak tartja általános mintázat értékelésre vagy összehasonlításra. Válaszolva ezekre és más kritikákra (pl. Magurran 2004) Jost (2007) alapos elemzésnek vetette alá a Shannon indexet. Az előbbiekkal ellentétben megállapította, hogy ez az egyetlen mérőszám, amely

- i) lebontható jelentésthordozó független alfa és béta komponensekre;
- ii) van biológiai jelentése (ez az interspecifikus versenyre utal);
- iii) alkalmasabb, mint más (pl. a Gini–Simpson, 18.TA2.2.3) indexek tájleptékű alfa- és béta-diverzitás meghatározására, mert az utóbbiak nem bonthatók le alfa és béta komponensekre oly módon, hogy alfa ne legyen nagyobb gammánál (ami lehetetlen állapot);
- iv) a helyette javasolt Jaccard és Sørensen indexek (18.TA4) mintázási sajátosságai rosszabbak, mert egyenlő súllyal

vesznek figyelembe ritka és gyakori fajokat jelenlét/abszencia alapján, míg a Shannon index relatív gyakoriságokkal számol.

Az előző pontban adott példára $H' = -[0,99(\ln 0,99) + 0,01(\ln 0,01)] = 0,081$ bit/egyed. Ez alapján biztonsággal állíthatjuk, hogy a következő megfogott egyed is az első fajból fog kikerülni. Ha viszont mindkét fajból 50-50 egyed lenne a mintánkban, akkor a bizonytalanság értéke $H' = -[0,5(\ln 0,5) + 0,5(\ln 0,5)] = 0,69$ bit/egyed, és nagy valószínűséggel a következő megfogott példány (ideális esetben) mindig a másik fajhoz tartozna. A H' érték az utóbbi példánkra nézve egyben maximális, mert az egyedek eloszlása a fajok között egyenletes.



18.TA5/1. ábra. A reciprok Simpson és a Shannon indexek használatával végzett számításokhoz használt ábra [Purvis és Hector (2000) nyomán módosítva].

18.TA5.3 Faj–egyed diverzitás és egyenletesség számítása

A 18.TA5/1. ábrán látható (a) minta 3 fajból és az egyes fajokhoz tartozó 6-1-1, összesen 8 egyedből, a (b) minta 2 fajból és 4-4, összesen 8 egyedből áll.

A reciprok Simpson index szerint az első minta diverzitása (D) és egyenletessége (E):

$$p_1 = 6/8 = 0,75$$

$$p_2 = 1/8 = 0,13$$

$$p_3 = 1/8 = 0,13$$

$$D = 1/0,75^2 + 0,13^2 + 0,13^2 = 1/0,56 + 0,02 + 0,02 = 1/0,6 = 1,7$$

$$E = 1,7/3 = 0,57.$$

A Shannon index szerint az első minta diverzitása (H') és egyenletessége (E):

$$(p_i \ln p_i \text{ értékek})$$

$$0,75 \ln 0,75 = -0,22$$

$$0,13 \ln 0,13 = -0,27$$

$$0,13 \ln 0,13 = -0,27$$

$$H' = 0,76$$

$$E = 0,76 / \ln 3 = 0,76 / 1,1 = 0,69.$$

A reciprok Simpson index szerint a második minta diverzitása (D) és egyenletessége (E):

$$p_1 = 4/8 = 0,5$$

$$p_2 = 4/8 = 0,5$$

$$D = 1/(0,5^2 + 0,5^2) = 1/0,5 = 2$$

$$E = 2/2 = 1.$$

18. TA5.2/1. táblázat. Két minta faj–egyed diverzitásának statisztikai összehasonlítása [Magurran (1988) nyomán módosítva].

Tölgyerdő					Fenyőerdő				
Madárfaj	Egyedszám	p_i	$p_i \ln p_i$	$p_i (\ln p_i)^2$	Madárfaj	Egyedszám	p_i	$p_i \ln p_i$	$p_i (\ln p_i)^2$
1	35	0,206	-0,325	0,514	1	65	0,328	-0,366	0,407
2	26	0,153	-0,287	0,539	2	30	0,152	-0,286	0,54
3	25	0,147	-0,282	0,54	3	30	0,152	-0,286	0,54
4	21	0,124	-0,258	0,54	4	20	0,101	-0,232	0,531
5	16	0,094	-0,222	0,526	5	14	0,071	-0,187	0,496
6	11	0,065	-0,177	0,485	6	11	0,056	-0,161	0,464
7	6	0,035	-0,118	0,395	7	9	0,054	-0,141	0,434
8	5	0,029	-0,104	0,366	8	5	0,025	-0,093	0,342
9	3	0,018	-0,071	0,288	9	4	0,02	-0,079	0,308
10	3	0,018	-0,071	0,288	10	3	0,015	-0,063	0,266
11	3	0,018	-0,071	0,288	11	3	0,015	-0,063	0,266
12	3	0,018	-0,071	0,288	12	2	0,01	-0,046	0,213
13	3	0,018	-0,071	0,288	13	1	0,005	-0,027	0,141
14	2	0,012	-0,052	0,232	14	1	0,005	-0,027	0,141
15	2	0,012	-0,052	0,232					
16	2	0,012	-0,052	0,232					
17	1	0,006	-0,03	0,155					
18	1	0,006	-0,03	0,155					
19	1	0,006	-0,03	0,155					
20	1	0,006	-0,03	0,155					
	170	1	-2,404	6,661		198	1	-2,056	5,089

A Shannon index szerint a második minta diverzitása (H') és egyenletessége (E):

$$0,5 \ln 0,5 = -0,346$$

$$0,5 \ln 0,5 = -0,346$$

$$H' = 0,69$$

$$E = 0,69 / \ln 2 = 0,69 / 0,69 = 1.$$

Az eredmények különböznek a két minta és index használatakor. Azt mutatják, hogy a második minta diverzitása a reciprok Simpson index, egyenletessége pedig mindkét index esetében nagyobb. Ez a második mintában az egyedek fajok közötti azonos eloszlása következtében van. Egyben tükrözik a két index eltérő viselkedését is: ahogy azt a 18.2 pontban említettük, a Shannon index érzékeny a mintaméretre és alacsony fajszám esetében torzít.

Diverzitás indexek értékének a fajgyakoriságokból való kiszámítása történhet például a világhálón szabadon elérhető diverzitási index kalkulátorok segítségével is.

18.TA5.4 Két minta faj–egyed diverzitásának statisztikai összehasonlítása

Diverzitási értékek különbözőségének statisztikai értelemben vett szignifikanciáját a H' index esetében egy speciális, a **Hutcheson-féle kétmintás t-próbával** lehet vizsgálni (Hutcheson 1970). A 18.TA5.2/1. táblázatban bemutatott példa Magurran (1988) könyvéből való. A táblázat két írországi erdő madárfajainak a számát és az egyedszámukat tartalmazza.

A tölgyerdőben 20, a fenyőerdőben 14 madárfaj található. Az abundancia 170, illetve 198. A Shannon faj–egyed diverzitás (H') a tölgyerdőben -2,404, a fenyőerdőben -2,056. A két minta egyenletessége (E) az $E = H' / \ln S$ képlettel számítható. A tölgyerdei madár együttesé 0,8025, a fenyőerdei 0,7791.

Felmerül, hogy a két faj–egyed diverzitás érték szignifikánsan különbözik-e egymástól. Az első lépésben ki kell számítani a faj–egyed diverzitások varianciáját. Ezt a következő képlettel becsüljük:

$$\text{Var}H' = \frac{\sum p_i (\ln p_i)^2 - (\sum p_i \ln p_i)^2}{N} - \frac{S-1}{(2N)^2}$$

Ebből a tölgyerdő

$$\text{Var}H' = \frac{6,661 - 5,779}{170} - \frac{19}{340^2} = 0,00502$$

és a fenyőerdő

$$\text{Var}H' = \frac{5,089 - 4,227}{198} - \frac{13}{396^2} = 0,00427.$$

A t -érték kiszámítására a következő képletet használjuk:

$$t = \frac{H'_1 - H'_2}{(\text{Var}H'_1 + \text{Var}H'_2)^{1/2}},$$

ahol az eredeti faj–egyed diverzitás értékek és a varianciájuk szerepel.

Innen:

$$t = \frac{2,404 - 2,056}{(0,00502 + 0,00427)^{1/2}} = 3,611.$$

A szabadságfokokat (df , degree of freedom) is kiszámítjuk (ezek a számított t -értékeknek a táblázati értékekkel való összehasonlításához szükségesek):

$$df = \frac{(\text{Var}H'_1 + \text{Var}H'_2)^2}{[(\text{Var}H'_1)^2 / N_1] + [(\text{Var}H'_2)^2 / N_2]},$$

ahol N_1 és N_2 az egyedek száma a két mintában.

Így:

$$df = \frac{(0,00502 + 0,00427)^2}{(0,00502^2 / 170) + (0,00427^2 / 198)} = 360.$$

A t -táblázatból a df oszlopban a ∞ -nél nézzük meg a legnagyobb értéket, ami 3,291. Mivel a számított t -érték (3,611) ennél nagyobb, megállapíthatjuk, hogy a két faj–egyed diverzitási érték $p < 0,001$, azaz 0,1%-os szinten szignifikánsan különbözik, tehát a tölgyerdő nagyobb faj–egyed diverzitású madáregyüttesrel rendelkezik.

18.TA6 DOMINANCIA MEGELŐZŐ ÉS DOMINANCIA CSÖKKENÉS MODELLEK

További niche-felosztási modellek a **dominancia megelőző** (dominance preemption) és **dominancia csökkenés** (decay) modellek (Tokeshi 1999). Az előbbi az invazív fajok viselkedését írja le, melyek (a) vagy a legkisebb abundanciával rendelkező faj „helyét” foglalják el az együttesben, vagy (b) a még nem foglalt hasznosítási tartomány több mint felét. Az utóbbi alternatíva vitatható, mert „üres niche”-t feltételez, ami a mi felfogásunk (2. fejezet) szerint nem létezik. Az (a) változatot niche-fragmentációnak, a (b)-t niche-betöltésnek nevezi. Bármelyik helyzetben a domináns faj megőrzi a státuszát azzal, hogy betölti a rendelkezésre álló niche-t. A legkisebb forráshasznosítási eloszlást az együttesbe lépő invazív faj fogja mutatni.

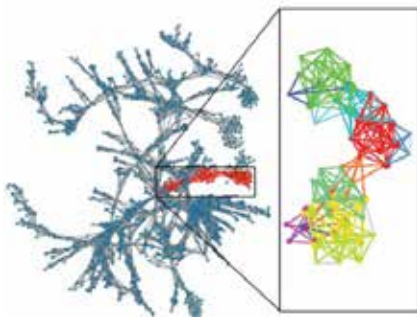
A dominanciacsökkenés változat fordítottja az előbbinek abban, hogy a legnagyobb abundanciával bíró faj hasznosítási tartományának egy részét foglalják el, akár ismétlődően. Ezek a részek random keletkeznek, ezért a modell sztochasztikus. Van arra esély, hogy az ismételt niche-fragmentáció eredményeként egy egyenletesebb abundancia eloszlás keletkezik. Magurran (2004) szerint a modellt támogató adatok hiányoznak.

Ökológiai hálózatok

19.1 Bevezetés	486
19.2 A táplálkozási hálózat elméletének fejlődése	486
19.2.1 A trofodinamikai szemlélet	488
19.2.2 Statikus táplálkozási hálózatok	488
19.2.3 Funkcionális táplálkozási hálózatok	490
19.3 A táplálkozási hálózatok szerkezete	490
19.3.1 Szerkezeti modellek	491
19.3.2 A táplálkozási lánc	491
19.3.3 Trofikus szintek és modulok	493
19.3.4 Kompartmentek	495
19.4 Az ökológiai hálózatok mérőszámai	496
19.4.1 Kapcsolatszám, konnektancia és kölcsönhatási erő	497
19.4.2 A táplálkozási lánc hosszát és a trofikus pozíciót befolyásoló hatások	498
19.5 A trofikus kaszkád	499
19.6 Adaptív dinamika és a közösségalkotó fajok tulajdonságainak jelentősége	502
Támogató anyagok	
19.TA1 Az ökológiai hálózatok topológiai tulajdonságai	504
19.TA1.1 Topológiai mintázatok	504
19.TA2 Motif mint a hálózat elemi szerkezeti egysége	509
19.TA3 Lépték és invariancia az ökológiai hálózatokban	509
19.TA4 A táplálkozási hálózatok modellezése	510
19.TA4.1 Statikus modellek	510
19.TA4.2 Dinamikus modellek	511
19.TA5 A funkcionális táplálkozási hálózati koncepció	511
19.TA6 A mutualista hálózatok jellemzői	516
19.TA7 A maximális trofikus pozíció meghatározása	518
19.TA8 Tengeri mikrobiális hurkok	519
19.TA9 A kölcsönhatási erő koncepciója	519
19.TA10 Produktivitás és a táplálkozási láncok hossza: a produktív tér hipotézis tesztelése	521
19.TA11 A produktivitási hipotézis tesztelése	521
19.TA11.1 Mikrokozmosz kísérletben	521
19.TA11.2 Természetes élőhelyen	521
19.TA12 Szárazföldi mikrobiális hurkok	521
19.TA13 Speciális mikrobiális közösség: a filloszféra	522
19.TA14 Trofikus pozíció és testnagyság	522
19.TA15 Tulajdonságok által közvetített kölcsönhatások a táplálkozási hálózatokban	522
19.TA16 Az ökológiai hálózatok evolúciója	523

19.1 BEVEZETÉS

Az ökológiai hálózatok komplex adaptív rendszerek, melyek vizuális megjelenítése egy élőlényközösség tagjainak összes kapcsolatát feltüntetik és kölcsönhatásaikat leírják. Erre azonban a hálózatok bonyolultsága következtében sajnos csak ritkán kerül sor. Az ökológiai hálózat elméletileg minden fajta kölcsönhatást, azaz fogyasztási és nem fogyasztás jellegű kapcsolatokat egyaránt magában foglal. A **táplálkozási hálózat** (food web) a „**mi-mit-eszik**” (trofikus) **kapcsolatokat jeleníti meg fogyasztók és források között.** A nem fogyasztás jellegű kapcsolatok a fajok közötti verseny, mutualisztikus (pl. magdiszperzió, beporzás), kommenzalista, allelopátiás, facilitációs viszonyok lehetnek. A folyamatos erőfeszítések ellenére sem az előbbieket, sem a közösségek működése szempontjából nagy fontosságú olyan fogyasztási kölcsönhatások mint a szerves anyag lebontása, vagy a parazitizmus megjelenítésére a táplálkozási hálózatokban jelenleg nincs megfelelő módszer. A megjelenítés vizuális ábrázolást jelent, melynek során a fajokat csoportokba (szintekbe) rendezzük és a kölcsönhatásaikat vonallakkal jelöljük (lásd alább).



19/1. ábra. Egy nagy kiterjedésű hálózat (lehet neurális, ökológiai stb.), amelynek kisebb alhálózatai (a kiemelt színezett alhálózatok a keretben) – ökológiai értelemben közösségei –, egymással kapcsolatban vannak, mert rendelkeznek olyan nóduszokkal, amelyek több szomszédos alhálózatnak is tagjai [Ahn és mtsai (2010) nyomán módosítva].

A hálózatokban a fajok populációi a hálózat csomópontjai (nóduszai), melyek horizontálisan (egy szinten belül) és vertikálisan (egymás feletti szinteken, láncok mentén) helyezkednek el. Az ökológiai hálózatok több alhálózatot (közösséget) is magukban foglalhatnak (19/1. ábra) olyan nóduszok kapcsolatai által, melyek több **funkcionális csoportban** (lásd a 20. fejezetet) is jelen vannak, emiatt ezek a közösségek átfednek (Ahn és mtsai 2010).

Az ökológiai hálózat a populációméretek változására, fajok kihalására, invázióra stb. észrevehető átrendeződéssel, a kapcsolatok megváltozásával reagál. Az ökológiai hálózatok emiatt **adaptív rendszerek**, mert a populációk genetikai és fenotípusos variációival rendelkeznek és szelekciós hatások alatt folyamatosan kisebb-nagyobb mértékben allélgyakorisági változásokat mutatnak, melyek elősegítik fennmaradásukat egy adott környezetben. A szelekciót, mely nem az egész hálózatra, hanem a komponens populációkra hat, nagyban elősegíti a kölcsönhatások **nem random** eloszlása és **nem lineáris** jellege (Levin 1998, 2005), mert az utóbbiakban a hálózat heterogenitása fejeződik ki. A szerkezetben és kölcsönhatásokban jelentkező hosszú távú változások jelentik a hálózatok evolúcióját.

Manapság ezekkel a kérdésekkel egy új tudományterület, a **közösségi genetika** foglalkozik (pl. Rudman és mtsai 2015). Ez, többek között, megállapíthatja, hogy egy-egy genotípussal (pl. egy növényfaj genetikai variánsával), a vele kölcsönhatásban lévő szervezetek kovariálnak-e és unikális közösségeket képeznek-e.

Az ökológiai hálózat a modern közösségökológiai kutatások, mondhatni legfontosabb eszközévé lépett elő. Eszköztára a neurális, szociális, gazdasági, mérnöki, kommunikációs és más hálózatok vizsgálatából és matematikai apparátusából származik. Az ökológiai hálózatok lehetőséget adnak csomópontok, kulcsfajok, kiemelkedő jelentőségű fajcsoportok és útvonalak meghatározására, jellemző paraméterek számolására. A hálózati útvonalak jelentősége, a szállított anyag és energia mennyisége, a kapcsolatok szorossága miatt eltér. Fontos szerepet játszik közösségek szerveződésének és stabilitási körülményeinek megértésében is. (Megjegyezzük, hogy az ökológiai hálózatok stabilitásának problémaköre nem különbözik a közösségekéétől, amellyel egy külön fejezetben is foglalkozunk, azonban az első csak egy láncra vagy modulra, az utóbbi a teljes közösségre vonatkozik.) Az ökológiai hálózatok alapvetően a **kvalitatív** kapcsolatokat (azaz populációk jelenlétét vagy hiányát és összekapcsoltságát) jelenítik meg, azonban egyre több hálózat esetében adják meg a **kvantitatív**, a résztvevők tömegességi viszonyait is. Az ökológiai hálózatok érzékeny mutatók olyan változások nyomán követésére, melyeket az élőhelyek fragmentálódása vagy a klimatikus hatások váltanak ki, vagy az ún. „ökoszisztéma szolgáltatásokban” jelennek meg. A szárazföldi és vízi hálózatokra túlnyomóan ugyanazok az elvek érvényesek, ezért a fejezetben ezeket együtt, azonban a különbségekre rávilágítva, tárgyaljuk.

A hálózatok matematikai elemzésében nagy szerepe van a **gráfelméletnek**, melynek kidolgozásában – az ún. **random gráf** tanulmányozásával – magyar tudósok, korábban Erdős Pál és Rényi Alfréd, az 1990-es évek végétől pedig Barabási Albert László és Albert Réka végeztek úttörő munkát. Az utóbbiak a számítógépes hálózatok (internet) analízise alapján tettek fontos megállapításokat, melyeket ma az ökológiai hálózatokra is alkalmaznak.

A továbbiakban elsősorban a táplálkozási hálózatok sajátosságait tárgyaljuk, azonban kitérünk a nem fogyasztás jellegű kapcsolatokra is.

19.2 A TÁPLÁLKOZÁSI HÁLÓZAT ELMÉLETÉNEK FEJLŐDÉSE

A „tápláléklánc” kifejezést első alkalommal 1718-ban használták, a legkorábbi táplálkozási hálózatot azonban csak 1880-ban írták (pontosabban rajzolták) le (Libralato és mtsai 2014). Darwin a Fajok eredete 1869-es angol kiadásában, az 579. oldalon egy bizonyos „entangled bank”-ről ír, amit a leírás alapján egy életközösséggel azonosíthatunk

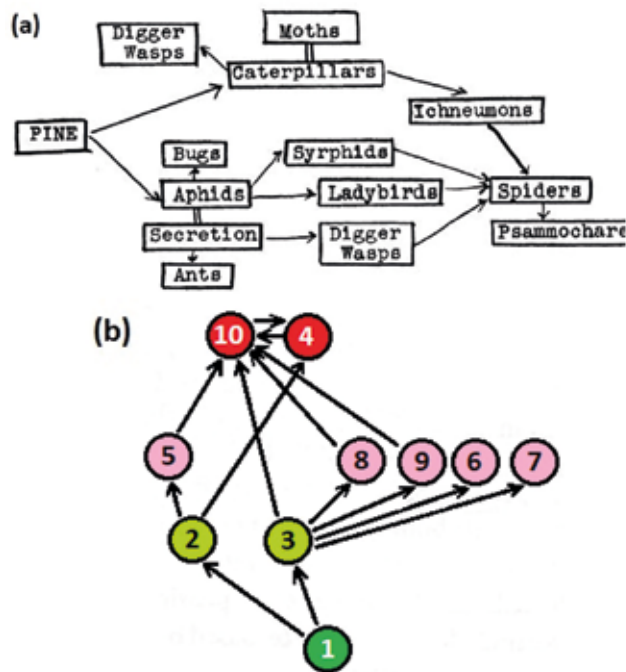


19/2. ábra. Barry Small illusztrációja Darwin „entangled bank” kifejezéséről, amit egy életközösséggel azonosíthatunk.

(19/2. ábra). A közösségökológiával foglalkozó kutatók számára az „entangled bank” kedvelt kifejezéssé vált annak illusztrálására, hogy Darwin milyen magas fokon ismerhette egy közösség tagjainak kölcsönös függési viszonyait. A kifejezést Darwin egy partoldalban előforduló fajok közötti bonyolult kölcsönhatásokra használta. Az 1920-as évekre már empirikus

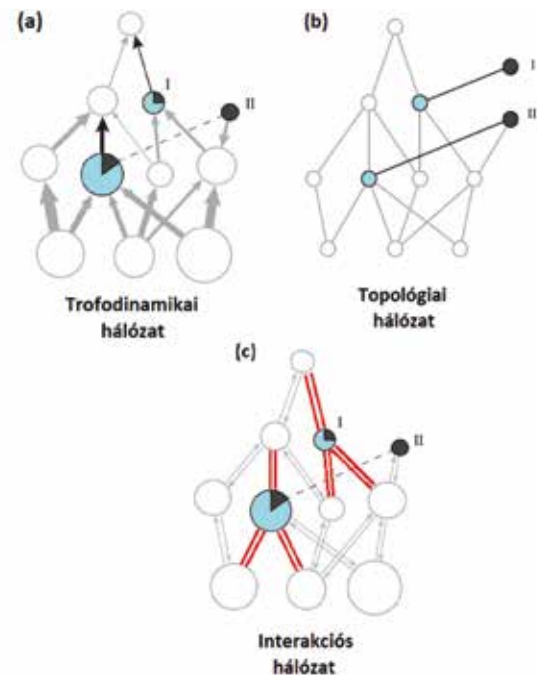
adatok bizonyították az ökológiai közösségek létezését.

A fogyasztó–fogyasztott viszonyok bemutatásának egyszerű módja a táplálkozási hálózat. A 19/3a. ábrán bemutatott hálózat



19/3. ábra. (a) Richards (1926) eredeti rajza egy fiatal fenyőültetvény „táplálékciklusáról”, melyen feltehetően táplálkozási kapcsolatokat értett. Figyeljük meg a kapcsolatok horizontális ábrázolását. (b) Ugyanaz a hálózat (a mézharmat és parazitoid csoport nélkül) a mai, „vertikális” elrendezésben, mely a hierarchikus kapcsolatrendszert hangsúlyozza. A számok és a feliratok jelentése: 1 (Pine) = fenyő, 2 (Moths, Caterpillars) = lepkefajok és hernyók (egybe veendő), 3 (Aphids) = levéltetvek, 4 (Digger wasps) = kaparódarazsak, 5 (Ichneumons) = fűrkészdarazsak, 6 (Bugs) = ragadozó poloskák, 7 (Ants) = hangyák, 8 (Syrphids) = zengőlegyek, 9 (Ladybirds) = katicabogarak, 10 (Spiders) = pókok. Az „Aphids” alatti felirat (Secretion) a levéltetvek ürülékére (a mézharmatra) utal, amit a hangyák (7) és a kaparódarazsak (5) egyaránt fogyasztanak. A pókokat (10) egy Hymenoptera parazitoid csoport (*Psammochares*-fajok) is fogyasztja [(a) Richards (1926), (b) Morin (2011) nyomán módosítva].

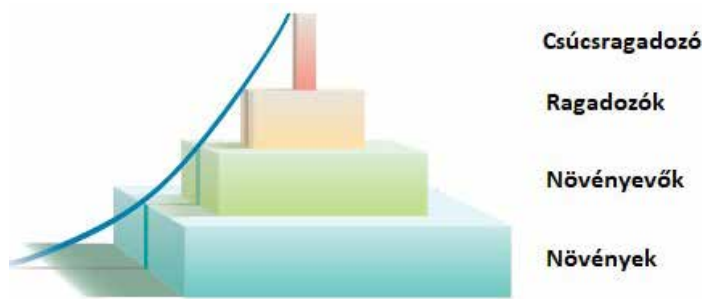
1926-ban készült (Richards 1926) és egy ízeltlábú közösség 10 tagjának kapcsolatait jelenítette meg. A résztvevőket összekötő nyilak – jelképesen – az anyag- és energiaáramlást jelzik, mert a fogyasztó csak a fogyasztott szervezet anyagának felhasználásával létezhet. Az ábrázolás több érdekes részletet mutat: (1) az anyag- és energiaáramlás balról jobbra (vízszintesen rendezve) történik a termelőktől a csúcsfogyasztókig, (2) a relációkat nyilak jelenítik meg (3) a nyilak nem keresztezik egymást, ezért a kaparódarazsak kétszer is szerepelnek a rajzon. A teljes táplálkozási hálózat egyetlen forrást (fenyőfa) jelöl meg, a herbivor és parazitoid rovarok köre számos fajt tartalmaz. Nem látszik törekvés arra, hogy a résztvevők faji szinten jelenjenek meg, bár a közlemény maga igen részletes fajfelsorolásokat tartalmaz. Richards hálózatának a mai táplálkozási hálózati rajzok formájában való bemutatása (19/3b. ábra) – függőleges elrendezésével – hangsúlyozni kívánja az alkotó populációk hierarchikus (egymás fölé, **szintekbe** rendezett) viszonyait és ugyanúgy nyilakat használ, ellenben törekedik arra, hogy minél részletesebben tüntesse fel a kapcsolatokat. A táplálkozási hálózatok elméletének fejlődése során három fő hálózati típus (trofodinamikai, topológiai, interakciós), illetve szemléletmód alakult ki (19/4. ábra), melyeket alább tárgyalunk.



19/4. ábra. A ma használatos három fő táplálkozási hálózati típus, melyek jelentősen eltérő szemléletet is tükröznek. (a) Történetileg először a trofodinamikai hálózat jelent meg, amely az energiaáramlás központi szerepét hangsúlyozta. A szürke nyilak az eltérő méretű bazális populációkból felfelé áramló energiát jelölik, amely egyre kisebb mennyiségű lesz a felső szinteken. (b) A topológiai hálózat a szerkezet sajátosságait ragadja meg, mintázatokra koncentráll. (c) Az interakciós hálózat a fontos kölcsönhatásokat emeli ki (piros színnel kiemelt kapcsolatok). A (b) és (c) hálózatok részletes magyarázatát lásd a szövegben. A körök egy-egy populációt (nóduszt), a fekete pontok pedig patogéneket (I) és parazitákat (II) jelölnek, melyek a kék populációkat részben (a és c) vagy teljesen (b) fertőzték. Az (a) és (c) hálózatokban indirekt a kapcsolatuk (szaggatott vonalak), a (b) hálózatban viszont közvetlen kapcsolatként jelennek meg [Selakovic és mtsai (2014) nyomán módosítva].

19.2.1 A trofodinamikai szemlélet

A rendkívül bonyolult táplálkozási viszonyok egyszerűsített ábrázolása az ún. Elton-piramis (19/5. ábra), amely a **biomassza**



19/5. ábra. Klasszikus Elton-féle biomassza piramis, amely az egyes szintek populációinak teljes biomasszáját jeleníti meg. A bal oldalon látható kék vonal a piramis meredekségét jelzi, azaz milyen az egyes szintek relatív mérete [Raffaelli (2002) nyomán módosítva].

(energia) jelentőségét emeli ki, amikor összevonásokat alkalmaz, és négy szintet különböztet meg. A „piramis” meredeksége a stabilitásra is utal, ui. minél meredekebb, annál kevésbé stabilis. Az energiaáramlás gondolata nagy jelentőséget kapott Elton munkássága alapján – majd Lindeman (1942) befolyásos cikkét követően – a **trofodinamikai** szemlélet alapjává vált és egy holisztikus szemléletet közvetített (lásd részletesebben a 23. fejezetben). Ez a szemlélet az energia alulról fölfelé (azaz az alsó szintekről a magasabbak felé) áramlását tartotta alapvetőnek (lényegében egy „bottom-up” koncepció, 19.5) és az energia mennyiségi veszteségével indokolta a szintek korlátozott számát. Figyelmén kívül hagyta a felső szintek szabályozó tevékenységét közösségi kontextusban, annak ellenére, hogy ez már régóta ismert volt a populációk szintjén. Lindeman bevezette az **ökológiai hatékonyság** fogalmát, amely az energiának azon része, amely egy alsóbb szintről a föltte következőre átlép. Mivel ez az érték nagyon alacsony (kb. 10%-a az előző szint energiájának), utalást jelent a szintek lehetséges számára is.

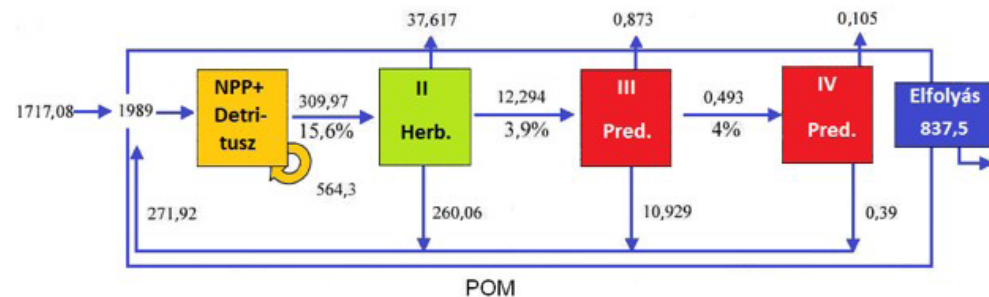
A trofodinamikai szemlélet feladását gyorsította az a felismerés, hogy csak energiaáramlási alapokon egy sor táplálkozás hálózati jelenség nem magyarázható meg. A jelentőségét azonban tükrözi, hogy a táplálkozási hálózatok vizsgálatának kiinduló pontját jelentette, valamint, hogy a közösségek stabilitását célzó gondolkodást (Elton, MacArthur) serkentette, amely az energia hálózaton belüli eloszlására alapult (20. fejezet). Trofodinamikai vizsgálatokat elsősorban a szárazföldi (terresztris) ökoszisztémákban végeztek és fontos részei voltak az 1960-as évek nemzetközi

biológiai kutatási programjának (IBP, International Biological Programme). Napjainkban is készülnek olyan táplálkozás hálózati munkák, melyek az energetikai szempontokat emelik ki (19/6. ábra). Hasonló vizsgálatok a tengereken és óceánokon csak a XX. század utolsó harmadában kezdődtek, elsősorban módszertani és technikai nehézségek miatt.

19.2.2 Statikus táplálkozási hálózatok

A táplálkozási hálózatok kutatásának második szakasza a hálózatokban tapasztalható **mintázatok** kimutatása volt. Ehhez az 1970-es évekig sok táplálkozási hálózat többé-kevésbé részletes, azonban a résztvevő fajok számát és szerepét illetően semmi-képpen **nem teljes**, leírása történt meg, ami nem akadályozta általános jellemzésüket (Cohen 1978). A hiányos „feltárás” következményekkel járt (lásd alább). Cohen statisztikailag értékelte, összehasonlította az addig ismert hálózatokat és közös mintázatokat állapított meg. Mások, a táplálkozási hálózatok sajátosságainak kellő ismerete hiányában is, olyan kérdésekkel foglalkoztak, mint a hálózatok stabilitása és bonyolultsága (komplexitása) és modellezték működésüket. Ez anakronisztikus helyzetet hozott létre, mert amint az később bebizonyosodott, a hálózatok részletes ismerete nélkül ezekre a kérdésekre nem adható kielégítő válasz.

A Cohen által leírt táplálkozás hálózati mintázatok a gráf-elmélet topológiai szempontjain alapultak. A táplálkozási hálózatot ui. egy **irányított gráfnak** tekinthetjük, melynek **csumópontjai** (a gráfelméletben vertex-eknek, a hálózati elméletben nóduszoknak nevezük) **a fajok**, élei (edges) pedig az alkotó elemeket összekötő vonalak (nyilak). A nyilak az energia vagy anyag áramlásának irányát jelölik. Cohen **topológiai** (statikus vagy leíró) **hálózatok** alapelveit rakta le. A topológiai hálózatok csak **jelenléte** (prezencia, 1) és **hiányt** (abszencia, 0) jelöltek meg, a hálózatok kvantitatív jellemzése még nem volt ismert ekkor. Mivel a táplálkozási hálózatok topológiája nem véletlenszerűen alakul a természetben, Cohen statisztikai értelemben gyakoribbnak talált bizonyos mintázatokat (pl. intervallum gráf), vagy ritkébbnek másokat (pl. a „topológiai



19/6. ábra. „Lindeman-lánc” a Somme folyó (Franciaország) torkolatában vizsgált trofikus hálózat energia áramlásáról. A számok az energia fluxusokat (gC/m²/év egységben), a százalékok pedig az energiaátviteli hatékonyságokat jelentik. NPP = nettó primer produkció, II = zooplankton, III és IV ragadozó halak, madarak, POM = szemcsézett szerves anyag [Rybarczyk és mtsai (2003) nyomán módosítva].

lyukakat” az ún. zsákmány átfedési gráfokban), elkülönített alegységeket a táplálkozási hálózaton belül (pl. forrás- és nyelő hálózat), valamint gráf- és niche-elméleti megfontolásokkal összhangban lévő elméleti struktúrákat állapított meg (pl. intervallum gráf, niche-átfedési gráf és mások) (19.TA1). A fajok **szintekbe** szerveződnek. A kiterjedtségében rendszerint nem ismert teljes hálózat tetszés szerint kiválasztott része a **közösségi hálózat**. A **forrás** (source) **alhálózat** egy olyan algráf, amely a fölötté található szintek szervezeteinek szolgáltat energiát, ilyen például a Silwood Park-ban (UK) vizsgált hálózat, amelyben egyetlen növényfaj szerepel (19.TA1/1. táblázat).

A fogyasztókat magában foglaló **nyelő** (sink) **alhálózatba** jut az energia a forrás alhálózatból. Minden szint egyben forrás és nyelő alhálózat is. Az utóbbiak megállapítása alapos vizsgálódást igényel. Az alhálózatok ma használatos formája a **modul** (19.3.3), esetleg a **motif** (19.TA2).

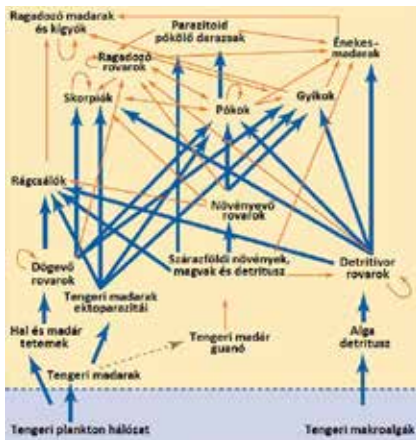
A topológiai hálózatok vonásai összhangban vannak azokkal a megállapításokkal, melyek a kapcsolatok leírását jellemzik a klasszikus Lotka–Volterra rendszerekben és amelyek, ebből következően, a táplálkozás hálózati folyamatok értelmezésére is kihatnak. Ne feledjük el, hogy az „egyensúlyi” (determinisztikus) és „nem-egyensúlyi” (sztochasztikus) sarkítás éppen abból az igényből fakad, hogy a természetes rendszerek nem a LV-modellek szigorú feltételei szerint működnek. A már Cohen által elkezdett (és 1993-tól megújult formában folytatódó) táplálkozási hálózatokra vonatkozó adatbank felállítása és egyes hálózatok analízise vezetett azokhoz a megállapításokhoz, melyeket a mai ökológiai szemlélet is általában érvényesnek tart és léptékfüggetlennek (scale-invariant) tekint (19.TA3). Ilyenek Sugihara és mtsai (1989, 1997) és Dunne (2006) szerint az alábbiak:

- a táplálkozási láncok szintjeinek száma átlagosan 3-4;
- a hálózati kapcsolatdenzitás, azaz a populációnkénti kapcsolatok átlagos száma, bizonyos határok között állandó (~ 3,7);
- a ragadozó- és zsákmányfajok hálózati aránya (édesvízi rendszerekben 0,4, szárazföldi hálózatokban 0,8-1,0) közel állandónak tekinthető; a bazális-, közép- és csúcs fajok aránya (1:2,5:1,5) közel állandó a közösség fajszámának változása ellenére;
- az omnivoria gyakorisága sokkal alacsonyabb, mint amit véletlenszerűen várni lehet;
- a táplálék láncok rövidek;
- a táplálkozási hurkok ritkák;
- a kompartmentek (19.3.4) szintén ritkán fordulnak elő;
- a hálózatok intervallum jellegűek (19.TA1.1.2).

A továbbiakban megvizsgáljuk a fenti fogalmakat és megmutatjuk, hogy ezek a megállapítások mennyiben fedik a valóságot. A fajarányok és a táplálkozási hálózat más tulajdonságainak megállapításához nélkülözhetetlen a **felbontás szintjének** pontos ismerete (nevezik aggregációnak is, ami nem a résztvevő fajok csoportosulására, hanem a vizsgálati szempontok alapján történő összevonásokra vonatkozik). A kellő felbontás hiányában a táplálkozási hálózat karakterisztikáit ui. alul- vagy felülbecslik. Korábbi

19/1. táblázat. A savas kémhatású Broadstone-patak (Dél-Anglia) meio- (30 µm-0,5 mm) és makrogerinctelen faunájának táplálkozási hálózatát alkotó taxonok és a hálózati karakterisztikák. Ez a jól felbontott hálózatokra példa. A komplexitást vagyis a konnektanciát (a tényleges és elméletileg lehetséges kapcsolatok aránya) a $C = L/S(S-1)/2$ képlettel becsülték, amelyet akkor használnak, ha a trofikus hurkokat (kannibalizmus, kölcsönös predáció) kizárják [Schmid-Araya és mtsai (2002a) nyomán módosítva].

Taxon/Csoport	Fajszám	Hálózati karakterisztika	Érték
Egysejtűek (Protozoa)	10	Kapcsolatok száma / hálózat (L)	721
Örvényférgék (Turbellaria)	1	Fajok száma (S)	120
Kerekesefférgék (Rotatoria)	26	Trofikus fajok száma	115
Fonálférgék (Nematoda)	4	Meiofauna (%)	70,3
Kevéssertéjű férgék (Oligochaeta)	7	Csúcshelyzetű fajok (%)	10,2
Medveállatkák (Tardigrada)	2	Középhezletű fajok (%)	81,3
Atkák (Acari)	6	Bazális fajok (%)	8,6
Álkérészek (Plecoptera)	5	Ragadozó/Zsákmány arány	0,41
Tegzesek (Trichoptera)	3	Bazális faj-Csúcs faj kapcsolat (%)	3,7
Vízifátyolkák (Megaloptera)	1	Közép faj-Csúcs faj kapcsolat (%)	6,1
Szitakötők (Odonata)	1	Középfaj-Középfaj kapcsolat (%)	48,7
Bogarak (Coleoptera)	3	Bazális faj-Közép faj kapcsolat (%)	41,3
Árvaszúnyogok (Chironomidae)	20	Lánchossz hurkok nélkül	4,67
Törpeszúnyogok (Ceratopogonidae)	1	Lánchossz hurokkal	5,12
Púposzúnyogok (Simuliidae)	1	Irányított konnektancia hurkokkal	4,4
Lószúnyogok (Tipulidae)	7	Irányított konnektancia hurkok nélkül	5,5
Redős szúnyogok (Ptychopteridae)	1	Kapcsolatdenzitás (L/S)	5,63
Ágascsapú rákok (Cladocera)	2	Komplexitás	11,35
Evezőlábú rákok (Copepoda)	1		
Kagylósrákók (Ostracoda)	1		
Ászkarákók (Isopoda)	1		
Puhatestűek (Mollusca)	1		
Algák	5		
Vasbaktériumok	1		
Összesen	120		



19/7. ábra. Egy ún. madársziget táplálkozási hálózata a Kaliforniai-öbölben. Kb. 500-1000 fajt magában foglaló alhálózat kapcsolatrendszerét látjuk. A vastag vonalak jelentős, a vékonyak kevésbé fontos energia vagy biomassza útvo-nalakat jelölnek. A szaggatott vonal a szárazföld és tenger közötti határt jelenti. Ez a táplálkozási hálózat a komplexitása ellenére is a nem kellően felbontott hálózatokra példa, mert egyetlen fajsztintű forrás vagy fogyasztó nem látható a rajzon. Helyettük nagyobb taxonok vagy fajcsoportok találhatók. A felbontás szintje igen sok paramétert befolyásol a számítások során. Az ugyanarra a fajcsoportra visszakanyarodó nyilak kannibalizmust vagy intraguild ragadozást jelentenek [Polis (1998) nyomán módosítva].

például egy mikrobiális hálózat vizsgálata esetében. Az egyik eljárás annak kimutatására, hogy az eltérő felbontási szinteknek van-e hatása a hálózat topológiai karakterisztikáira abban áll, hogy egy jól felbontott hálózatban fokozatos összevonásokat (aggregációt) végeznek trofikusan és taxonómiailag hasonló fajok között (pl. a Jaccard indexszel) és vizsgálják a topológiai mutatók változását.

A táplálkozási hálózatok topológiai vizsgálata ma is intenzíven folyik. A kritikai megállapítások figyelembe vételével és a hiányosságok kiküszöbölésével (pl. a hálózati szintek megfelelő felbontása) több kutatási programban újra vizsgálják a korábbi megállapítások és hálózati mintázatok érvényességét.

A táplálkozási hálózatok topológiai analízisével egy időben kezdtek meg ezek matematikai modellezését. 19.TA4 rövid áttekintést ad a modellek típusaitól.

19.2.3 Funkcionális táplálkozási hálózatok

Az 1990-es évek elejére szerzett tapasztalatok alapján világossá vált, hogy a coheni merev hálózati szemlélet nem tartható fenn. Az is felvetődött, hogy a szabályszerűségek némelyike az analízis során, az eljárásban keletkezett (artefaktum) és a természetben nem fordul elő. Nemcsak sokkal jobb felbontású táplálkozási hálózatok készültek, amelyekben több száz faj szerepelt, hanem a funkciók sokrétűsége, változó szerepek a hálózaton belül, ge-

vizsgálatokban gyakran közöltek olyan adatokat, amelyek a táplálkozási hálózat egy részére nézve kellő részletességűek (fajsztintűek), más részére, általában az alsó szintekre vonatkozóan, pedig elnagyoltak voltak (pl. a 19/7. ábrán is). Így sokszor csak olyan megjelölésekkel írták le, mint „növények”, „detritivorok”, „fitoplankton” stb., melyek sok, néha több száz fajt takarhattak. **A kellően felbontott hálózatok faji szinten részletesek** és olyan, korábban figyelembe nem vett kapcsolatokat is megkülönböztetnek, mint **hurkok** és **kannibalizmus** (19/1. táblázat). Természetesen, a nagy részletességű felbontás megállapítása jelentős nehézségeket jelent,

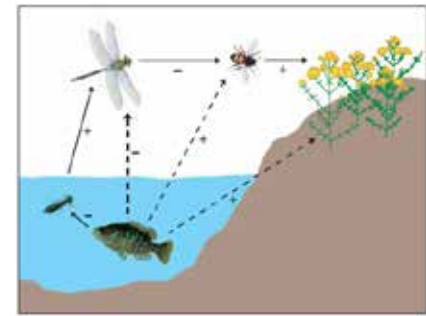
neralista (omnivor) szervezetek jelentősége, a hálózatokba kívülről bejutó energia (allochton szubvenció), lépték- és produkciófüggő hálózati karakterisztikák és más tényezők is felhívták a figyelmet arra, hogy a táplálkozási hálózatok dinamikusan változó rendszerek. Mindenekelőtt a funkciók váltak fontossá. Ennek az új szemléletnek a részleteit tárgyalja 19.TA5.

A mai modern szemléletet tükröző és a funkcionalitást hangsúlyozó hálózat-típus az **interakciós hálózat** (19/4c. és 19/8. ábrák). Ebben a kiemelkedően fontos fajok és kapcsolataik **kísérletes vizsgálata** alapján állíthatók össze alhálózatok, amelyben olyan fajok kapnak helyet, melyek a közösségi

dinamikáért, az energia áramlásért és a diverzitás kialakításáért és fenntartásáért felelősek. Adott esetben a vizsgált alhálózat csak egy része, **feltehetően a legfontosabb része** egy nagyobb hálózatnak. Ebben a kevésbé fontos fajok nem vesznek részt és a megmaradó jelentős fajok képezik az interakciós hálózatot. Ez a megközelítés jellemző azokra a táplálkozási hálózattal kapcsolatos vizsgálatokra, ahol a **trofikus kaszkád**, vagy a **kulcsfajok** (keystone species) jelentőségét vizsgálják. Ez utóbbiak nagyobb mértékben veszik ki részüket az energiaáramlás fenntartásából, de jelentőségükkel külön is foglalkozunk (22.4). Az interakciós hálózatra szűkített szemlélet, nem utolsó sorban, az anyagi és kutatási kapacitás korlátait és a sokszor igen nagyméretű hálózatok áttekinthetőségének nehézségeit is tükrözi.

19.3 A TÁPLÁLKOZÁSI HÁLÓZATOK SZERKEZETE

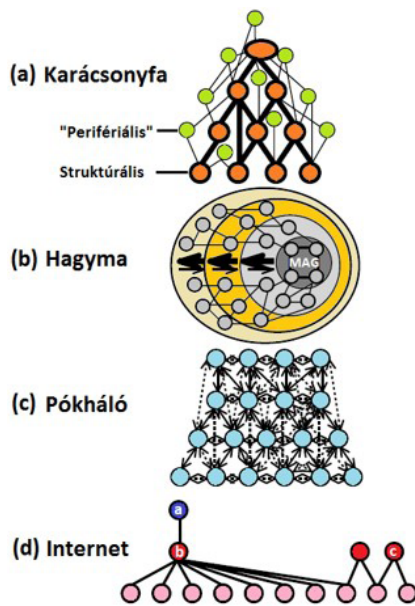
A táplálkozási hálózat szerkezetét a résztvevő fajok száma és abundanciája, valamint a közöttük lévő kapcsolatok jelentik. A szerkezet megváltozását a fajok abundanciájának megváltozása, a fajok hálózatba való belépése (invázió) és a már jelenlévő fajokkal kialakuló kölcsönhatások), vagy kiesése (fajok közötti verseny vagy természetes folyamatok révén, például



19/8. ábra. Egy interakciós hálózat, amely a szárazföldi és vízi táplálkozás hálózati kapcsolatokat tünteti fel. Bizonyos, hogy a valóságban a fajok és a kapcsolatok többszöröse van jelen, azonban a vizsgálat szempontjából csak a feltüntetettek voltak fontosak. A folyamatos nyilak közvetlen (direkt), a szaggatott nyilak közvetett (indirekt) kapcsolatokat, az előjelek a nyilak mentén pedig a hatások jellegét (pozitív vagy negatív) mutatják. A rajz alapján furcsának tűnhet a ragadozó hal és a szárazföldi növény közötti pozitív indirekt kapcsolat. A hal ui. a szitakötő lárva fogyasztásával csökkenti a beporzó rovarokra nehezedő predációs nyomást, amit a kifejlett szitakötők a szárazföldön okoznak. A szitakötő egyben az élelciklus-omnivor-ia példája. A lárva és a kifejlett szitakötők egyaránt ragadozók, azonban teljesen eltérő zsákmányokat fogyasztanak [Knight és mtsai (2005) nyomán módosítva].

forráshiány, vagy emberi beavatkozás), a **kölcsönhatási erő** (19.4.1) arányának eltolódása okozhatja. A szerkezet változása a kapcsolatok átrendeződését és a kapcsolatszám változását jelenti. A táplálkozási hálózat szerkezete időben, térben, szezonális ritmusban, a tengerszint feletti magasság függvényében változhat; alhálózatok, kompartmentek keletkeznek, kapcsolódnak össze és válnak szét, hálózati mérőszámok megváltozhatnak a forrásmegújulás szezonális dinamikája szerint.

19.3.1 Szerkezeti modellek



19/9. ábra. Táplálkozási hálózatok szerkezetének típusai. (a) Karácsonyfa modell strukturális és „perifériális” fajokkal. (b) Hagyma modell, amelyben a belülről kifelé haladva a hatás nagyobb, mint fordítva. (c) Pókháló modell, amely a direkt (folytonos vonal) és indirekt (szaggatott vonal) hatásokat emeli ki. (d) Internet modell: az a nódusnak csekély számú direkt kapcsolata ellenére nagyobb hatása van az egész hálózatra b-n keresztül, mint c-nek [Winemiller és Layman (2005) nyomán módosítva].

Négy alapvető **szerkezeti modell** különböztetünk meg (Winemiller és Layman 2005). (Ezek nem tévesztendőek össze a **táplálkozási hálózat típusokkal**, melyek lehetnek biomassza, energetikai, vízi és szárazföldi, kapcsolattípus szerinti stb.!) Egy közösségben a populációdinamikai események sajátos jellegüket a hálózat szerkezetétől is nyerhetik.

(1) A **karácsonyfa modellben** (19/9a. ábra) a folyamatokat viszonylag csekély számú „szerkezeti” (strukturális) faj határozza meg, míg a többségben lévő „perifériális” (intersticiális) fajok a szerkezeti fajoktól függenek forrásaik felhasználásában. A szerkezeti fajok lehetnek kulcsfajok, melyek nem gyakori fajok, de hatásuk és

jelentőségük nagy. A növények és herbivorjaik sok ökoszisztémában intersticiális fajoknak minősülhetnek, míg a populációdinamikájukat befolyásoló ragadozók szerkezeti fajoknak tekinthetők. Ilyen szerkezet jellemző például egyes alacsony-füves pusztákra, tengeri algamezőkre.

(2) A **hagyma modellben** (19/9b. ábra) a „külső” (perifériális) és „belső” (mag, központi) fajok egymás dinamikáját befolyásolják, azonban a hatás nem szimmetrikus. A fajok több „rétegen”, „burokban” helyezkednek

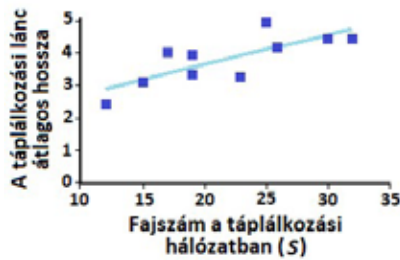
el és a hatás aszimmetrikus, mert a központi fajoké nagyobb. A hierarchia szintjei egymásbaágyazottak (19.TA6). Ez a modell a nagy diverzitású rendszerekre jellemző, mint például a trópusi ökoszisztémák vagy korall padok. A trópusi esőerdőben központi fajok a fafajok, dekomponálók és állatfajok. Viszont perifériás jelentőségű sok epifita, melyeknek jelentős hatásuk az előbbiekre nincs.

(3) A **pókháló modell** (19/9c. ábra) egyenrangúnak feltételez minden résztvevő fajt, így minden faj hatással van minden más fajra, közvetlen (direkt) és közvetett (indirekt) módon. A fajok egymáshoz való közelsége jelentős tényező. A tengeri planktonközösség sorolhatók ide.

(4) Az **internet modell** (19/9d. ábra) szerint a táplálkozási hálózatokban (network) kisebb és nagyobb csomópontok (nódusok) vannak, melyek kevesebb vagy több (ekkor hub-nak nevezik) kapcsolattal rendelkeznek. Ez a szerkezet meghatározza a hatás jelentőségét, mert nemcsak a kapcsolatok száma (a 19/9d. ábrán a „b”), hanem főleg a fajok hálózatban elfoglalt pozíciója fontos (a 19/9d. ábrán az „a”). Pollinációs hálózatok esetében a kulcsfontosságú beporzó szervezet lehet egy „csomópont”, mert befolyásolja az összes olyan populációt, melyek az általa beporzott növényfajhoz kötődnek. Az a ragadozó, amely ezt a fajt zsákmányolja, nagy hatással lehet a pollinációs hálózatokra.

19.3.2 A táplálkozási lánc

A **táplálkozási lánc** a **táplálkozási hálózat elemi szerkezeti egysége**, a trofikus energia irányított útvonala, a kapcsolatok szekvenciája, amely megjelenít minden szintet, mert a termelő szervezetektől a csúcsofogyasztóig halad. A táplálkozási lánc szintjeit **funkcionális alapon** határozzuk meg és általában három szintet különítünk el: **1: termelők** (producensek), **2: növényevők** (1. szintű, vagy elsődleges fogyasztók) és **3: ragadozók** (2. szintű, vagy másodlagos fogyasztók). A trofikus rendszer jellegétől (vízi vagy szárazföldi) függetlenül feltételezzük, hogy – mint alapszerkezet – általánosan elterjedt. Topológiai vonatkozásban egymáshoz csatlakozó, irányított élek önmagába vissza nem térő sorozata. A **lánchossz a termelő szint és a legmagasabb szintű fogyasztó közötti összes nódusok száma**, egyben a táplálkozási hálózat „magassága”. Ezt a **maximális lánchossznak**, és a legmagasabb szintű fogyasztó szintjét pedig **maximális trofikus pozíciónak** nevezzük (19.TA7). Egy funkcionálisan kétszintű hálózat a producensek és herbivorok kapcsolatát jelenti, egy háromszintű hálózatban a ragadozó-szintig azonban négy nódus is lehetséges (ekkor ún. **intraguild ragadozó** is jelen van, lásd alább). A felsorolt három szintet azonban csak a központi résznek tekinthetjük, mert – a rendszer produktivitásától függően és más okokból is – a lánc hossza eltérhet, vagyis a táplálkozási láncnál a nódusok és a szintek száma nem szükségszerűen azo-



19/10. ábra. Az átlagos lánc hossz és a fajszám kapcsolata egy angliai (Skipwith Common) savas tóban. A táplálkozási hálózatát egy évben öt alkalommal vizsgálták. Valamennyi időpontban a tó közepéről és a part menti részéről vettek mintákat. A táplálkozási kapcsolatokat élő állatokkal, laboratóriumban határozták meg. Az ábra a kétféle minta alapján kapott alhálózatok átlagos lánc hosszára illesztett regressziós egyenest mutatja. A minimális lánc hossz 2, a maximális 8 volt. (A nyílt víz átlagos lánc hossz 3,2, a part menti területeké 4,3 volt.) A tó területe 0,25 ha, mélysége 1 m és a pH = 4-4,5. [Az összefüggést Warren (1989) adatai alapján Hall és Raffaelli (1993) nyomán módosítva].

tében átlagos lánc hosszal jellemezhetjük a közösségeket. Az **átlagos lánc hossz** a bazális fajtól a fogyasztóig tartó útvonal nóduszainak átlaga a táplálkozási hálózat összes láncát figyelembe véve. A fentiek ellenére a lánc hossz és a szintek számát a szakirodalom (pl. Pimm 1991) szinonimaként kezeli és teljes mértékben egymást helyettesítve használja. Sajátos, hogy a lebontó szervezetek és más, nem trofikus jellegű populációs kapcsolatok nem alkotnak szinteket a táplálkozási hálózatokban, nem alkotórészei azoknak.

Arra a kérdésre, hogy **mi limitálja a láncok hosszúságát**, két konvencionális elmélet próbál választ adni: (a) azok, amelyek az energetikai oldalt emelik ki, azaz a rendszer produktivitásában, az **energia átviteli hatékonyságában** látják a korlátok hátterét, és (b) azok, amelyek az energiataralomtól független **dinamikai instabilitást** hangsúlyozzák.

Az (a) esetre vonatkozóan az olykor 8-10 nóduszt is tartalmazó láncok (Briand 1983) magyarázatoként kézenfekvőnek tűnik, hogy nagyobb energiataralmú ökoszisztémák hosszabb láncokat tarthatnak fenn. Ezt a megállapítást azonban nem lehet általános szabálynak tekinteni, mert Briand és Cohen (1987) százezerszeres produktivitási különbség ellenére is ugyanolyan lánc hosszokat talált. (A kérdésre alább részletesebben visszatérünk.) Azonban hosszabb láncok az ökoszisztéma térbeli kiterjedtsége miatt is keletkezhetnek. Például egy kaszálórét vagy tófenék nagyjából „kétdimenziósnak” tekinthető egy tengeri víztest, vagy egy trópusi esőerdő szintezettségéhez képest, amely „inkább háromdimenziós”, ezért az utóbbiakban a nódusztok száma is nagyobb.

A (b) érveléshez tartozik Pimm és Lawton (1977) modellje, amely alapján azt jósolták, hogy a négy nódusznál hosszabb láncok belső zavarok miatt mutatnak instabilitást. E mögött

nos (19/10. ábra). Például az antarktikus tengeri élőhelyeken a cetek csúcsragadozóknak tekinthetők, ennek ellenére a szilás cetek három (fitoplankton–makrozooplankton–szilás cet), a kardszárnyú delfinek pedig hat-nódusztú lánc tagjai (fitoplankton–zooplankton–kisebb halak–ragadozó halak–fókák–kardszárnyú delfin). Az utóbbi láncban a zooplankton feletti fogyasztók ugyanabba a szintbe (ragadozók) tartoznak, azonban négy nóduszt képviselnek. A különböző lánc hosszok következ-

ún. **demográfiai sztochaszticitásból** eredő random egyedszám-fluktuációk lehetnek, amelyek a láncban felfelé haladva felerősödnek és levetik a legfelső szintet (19.TA1.1).

Arra a kérdésre, hogy **mi változtathatja a láncok hosszát** (a nódusztok számát), a választ két, eltérő megközelítés alapján adhatjuk meg (Post és Takimoto (2007): közvetlen (proximális), illetve végső (ultimális) kiváltó okok lehetnek (21.1.2). A proximális magyarázatokhoz három mechanizmust sorolnak: a csúcsragadozó hozzáadása, illetve elvétele, az intraguild ragadozó belépése és az omnivoría. Ezek egyben a trofikus pozíciót is változtatják, és más mechanizmusokkal kombináltan is működhetnek. Az ultimális okok azok, amelyek a táplálkozási láncot a hálózati szerkezet változtatásával befolyásolják. Ezek a forráselérhetőség változásai, az élőhely mérete (amelyben a fajgazdagság, forrás és élőhely heterogenitás, a forrás típusa és mások, mint komponensek jelennek meg), a természetes „zavarások” jellege és mérete (pl. élőhely beszűkülése), de az együttes szerveződésének története is.

A táplálkozási lánc **hatékonysága** (produkción) fontos funkció. Ebben a tekintetben a legfontosabb láncszemek a herbivorok és a növényi minőség. Egyfelől, a táplálkozási lánc a herbivoría hatékonysági kényszerfeltétele alatt áll, amiről tudjuk, hogy alacsony (10. fejezet). Másrészt, a növényi táplálék minőségét nemcsak a tápanyagok mennyisége, hanem egyéb anyagok (pl. emésztést gátló vegyületek, toxinok) miatti hasznosíthatósága is meghatározza (metabolikus ráfordítás). Kísérletekkel bizonyították, hogy a táplálkozási lánc hatékonyságát a növényi anyag (a kísérletben alga) minősége és a szintek száma korlátozta. A hatékonyság nagyobb volt egy kétszintű, mint egy háromszintű láncban. A háromszintű rendszerben az egyes fogyasztók metabolikus sebessége is befolyásoló tényező volt (Dickman és mtsai 2008). A tapasztalat szerint **a rövidebb láncok hatékonyabb energiafelhasználást jelentenek**. A ragadozók preferálják, ha az alapokhoz minél közelebb, azaz minél rövidebb lánc hosszban táplálkozhatnak. A lánc hossz és produktivitás szorosan összefügg a láncra gyakorolt hatások és stabilitás kérdésével. Ezzel a jelentős összefüggéssel külön fejezetben foglalkozunk (20.2.4). Itt azonban megemlítjük, hogy az erős behatások csökkenthetik a lánc hosszokat. Másrészt, a lánc hosszok a nagyobb és/vagy produktívabb rendszerekben növekedhetnek is (19.4.2).

A **hurkok** korábban – elsősorban May stabilitási modelljében (20.2.1.1) – értelmetlen képződményeknek tűntek. Például *A* fogyasztja *B*-t, *B* fogyasztja *C*-t és *C* fogyasztja *A*-t. Később egyre több táplálkozási hálózatban mutatták ki jelenlétüket. Elsősorban mikrobiális közösségekben találtak hurkokat, amelyek két vagy három résztvevőből állnak. A hurkok definíciója szerint **az anyag vagy energia két alkalommal halad végig ugyanazon a fogyasztón**. Táplálkozási hálózaton belül zárt láncot jelent, amely olyan útvonalat ír le, mely mentén egy adott fajtól kiindulva a hálózaton keresztül ugyanehhez a fajhoz visszatér, miközben más fajokat csak egyszer érint (19. TA8/1. ábra). Ezekben a közösségekben rendszerint ragadozók (pl. fonálférgek) és heterotrof baktériumok vannak.

19.3.3 Trofikus szintek és modulok

A táplálkozás hálózati szintek feltételezése szorosan összefügg a **szabályozással**. Az alábbiakban ennek a gondolatnak a fejlődését szeretnénk bemutatni, a megállapítások tehát nem szükségszerűen egyeznek a mai felfogásunkkal. Első ízben Hairston és Sibly (1960) munkájában jelenik meg a szabályzás, amivel alapvetően megváltoztatták az addig uralkodó Lindeman szemléletet. A következő megállapítások voltak:

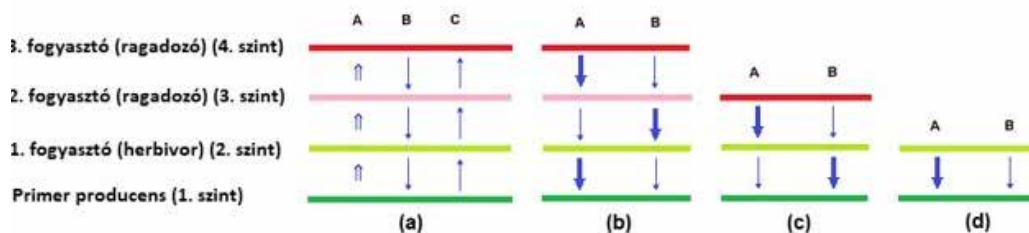
Minden élőlény, a herbivorokat kivéve, táplálék által limitált. Nincs megmaradó, felhalmozódó táplálék.

A növényi biomaszának csak egy töredékét fogyasztják el a herbivorok, vagyis a primer producenseket csak forrásaik és nem a herbivorok szabályozzák.

A herbivor populációkat ragadozók szabályozzák és nem a növényi forrásaik.

A dekomponáló, producens és ragadozó szinteken belül a fajok versenyben állnak a forrásokért, a herbivorok viszont nem.

A szerzők nevének kezdőbetűiből később **HSS-modellnek** elnevezett koncepció tehát arra az egyébként evidens tényre hívta fel a figyelmet, hogy a szabályzó hatások a táplálkozási hálózatban meghatározó módon felülről lefelé (top-down) haladnak. Ennek egy speciális változatát, a hatást kiváltó szinthez képest kettővel alább található szintre gyakorolt indirekt hatást **kaszkádnak** nevezték el (19.5), a lépcsőzetesen lezúduló víz metaforáját felhasználva. A



19/11. ábra. A táplálkozási hálózatok főbb szabályozási lehetőségei. (a) A = trofodinamika (az energia felfelé haladása a láncon), B = felülről lefelé (top-down) hatás, C = alulról felfelé (bottom-up) hatás, (b) A–B = váltakozó erejű kaszkádok 4-szinten, az EEH elmélet szerint, (c) A–B = háromszintű rendszerben (a HSS elmélet szerint, ebben A = a „zöld világ”, B = erős herbivor hatás), és (d) A–B = kétszintű rendszerekben (ez ismét az EEH elmélet szerinti, A = erős herbivor hatás, B = a „zöld világ”). A vastagabb nyilak az erősebb hatásokat jelentik.

HSS-modell szerint trofikus szintről csak akkor lehet szó, ha a fogyasztók jelentős mértékben szabályozzák a táplálékfajok dinamikáját. **Szabályozás nélkül nincsen szint.** Ennek értelmében a ragadozók szabályozzák a növényevők biomaszáját, a növényevők pedig a növényeket, ugyanakkor a HSS elmélet alapján az egyes szintekre jutó hatás nem azonos (19/11. ábra).

Az egyszerűség kedvéért hálózat helyett láncok esetében mutatjuk be a hatásokat. Attól függően, hogy a HSS 3-szintes rendszerében az első vagy második fogyasztói szinten nagyobb-e

a populációméret, a lefelé haladó hatás, más-más abundancia és/vagy biomassza állapotokat hoz létre az alsóbb szinteken. A 19/11c. ábra „A” része szerint az erős harmadik szintű hatás jelentősen csökkenti a herbivorszint abundanciáját, aminek eredménye, hogy a primer produkció csak elhanyagolható mértékben csökken. Ezt az állapotot a **„zöld világ”** kifejezéssel jelölik. Az ellenkező eset (19/11c. ábra „B” része), ti. a gyenge ragadozó hatás erős herbivor nyomást eredményez. Azonban hamarosan többen (Fretwell 1977, Oksanen és Sibly 1981) felismerték, hogy ez a kép nagyon sematikus, mert számtalan biomban a produktivitás jelentősen eltérhet a HSS elméletben feltételezettekhez képest, ezért indokolt más helyzeteket is figyelembe venni. Az **EEH-modell** (Exploitation Ecosystem Hypothesis, 19/11b és d alábbiak) direkt és indirekt hatásokat egyaránt tartalmaz és lineáris kapcsolatokat (táplálék láncokat) vesz figyelembe. Jelentősége három szempontból értelmezhető (Persson 1999):

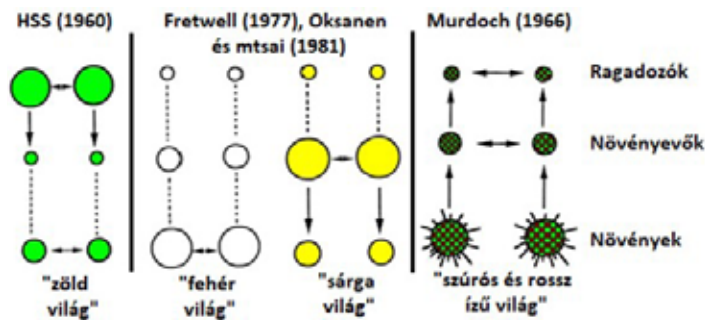
- (1) összekapcsolja a környezeti faktorokat (az élőhely produktivitását) és a szintek szabályzását (lásd alább a különböző minőségű „világokat”);
- (2) dinamikusan összeköt legalább három vagy több szintet;
- (3) tesztelhető hipotéziseket fogalmaz meg.

Két szint esetén primer producens és herbivor van jelen, a hatás közvetlen, és ez az alsó szint akár teljes pusztulását jelentheti (19/11d. ábra „A” része). Ilyen például a tundrán legelő vadludak hatása, amelyek a csekély vegetációt helyenként megsemmisítik. Az alacsony primer produkció megakadályozza a növényi biomasza felhalmozódását és kizárja felfelé növekvő fás növényfajok jelenlétét. Egyes extrém élőhelyeken (sarki és magashegyi sivatagok) csak egyetlen szint létezik, mert a herbivorok is hiányoznak. A négy szintű rendszerben (19/11b. ábra) indirekt hatások keletkeznek, és változatos kimenetekre számíthatunk. Természetesen a produktív és fogyasztó szintek mérete (biomasszája, abundanciája) mögött az élőhely minősége állhat, továbbá olyan növényi sajátosságok, melyek csökkentik a herbivorok általi fogyasztást

(pl. fizikai és kémiai védelem). Emiatt a HSS elméletnek több, az élőhely minőségétől függő EEH alternatívája is lehetséges (19/12. ábra):

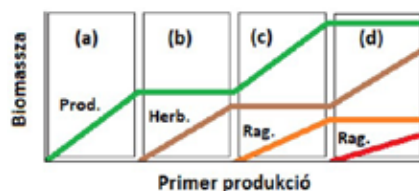
A forrásokban szegény „fehér” világban, bár jelentősebb producens-szintet tart fenn, sem a herbivorok, sem ragadozóik populációmérete nem jelentős. A növények versengenek a forrásokért. Ilyen rendszert tételezünk fel félsivatagos területeken.

A „sárga” világ forrásai gazdagabbak, a viszonylag jelentős produktióért a herbivorok versengenek, azt nagy mértékben csökkentik is, de a ragadozók szintje és hatása itt sem lényeges.



19/12. ábra. A négy részábra a megjelenés sorrendjében mutatja a klasszikus HSS elméletet („a zöld világ”), „a fehér világ”, „a sárga világ” és „a szürös és rossz ízű világ” állapotokat. Valamennyi esetben közvetlen és közvetett hatás jön létre. A körök mérete a termelő vagy fogyasztó populációk méretét reprezentálja. A szaggatott vonal gyenge, a folytonos erős hatást jelent. A vízszintes nyilak a fogyasztók közötti versenyt jelölik. Az első esetben a világ azért „zöld”, mert a sok, egymással versengő ragadozó erős hatást gyakorol a növényevőkre, melynek eredménye a csökkent növényfogyasztás és a növények közötti verseny növekedése. A „fehér” világban a források szűkösek és nem tartanak el lényeges herbivor és ragadozó populációkat, a növények pedig versengenek a forrásokért. A „sárga” világ valamivel kedvezőbb az előbbinél, azonban a herbivorok versengenek és nem tartanak el jelentős ragadozó populációkat. A „szürös és rossz ízű világ” donor kontrollált rendszer, mert a növényi védekezés különböző formái megakadályozzák a növényevők és ragadozók nagyobb fajgazdagságának kialakulását, hozzá ezeket egymás közötti versenyre is kényszerítik [Hairston és mtsai (1960), Fretwell (1977), Oksanen és mtsai (1981) és Murdoch (1966) nyomán módosítva].

Sem a HSS, sem az előbbi két alternatíva nem vette figyelembe azt a mára részleteiben is jól feldolgozott tényt, hogy a növények nem passzív elviselői a herbivorok hatásának (15. fejezet). A növények igen változatos módon csökkentik a herbivorok általi fogyasztást, ezért ez – az élőhely minőségével is összefüggésben – általában kisebb abundanciájú és egymással is versengő fogyasztószinteket tart el (ez a „szürös és rossz ízű világ”). Fontos, hogy az utóbbi a **donor kontrolláltság** speciális esete,



19/13. ábra. Az EEH-modell értelmezése növekvő produktív gradiens mentén. (a) A primer produktív növekedésével a termelők (Prod.) biomasszája is emelkedik (zöld vonal). (b) Amikor a produktív eléri egy adott szintet, megjelennek a herbivorok (Herb., barna vonal). (c) További produktív emelkedés szükséges ahhoz, hogy a herbivorok populációi ragadozókat (Rag.) is eltarthassanak (narancs színű vonal). (d) Amikor a produktív a biomnak megfelelő maximális produktíót elérte, a herbivor és mezopredátor populációk olyan méretűre növekednek, hogy csúcsragadozó is megjelenhet (piros vonal) [Preisser és mtsai (2008) nyomán módosítva].

mert a herbivorok (az adaptálódott specialisták kivételével) ebben az esetben nem, vagy csak korlátozott mértékben képesek a forrás mennyiségét és megújulását befolyásolni!

Az EEH az élőhely minőségétől függő fogyasztók jelenlétét a primer produktív növekvő gradiens mentén értelmezi (19/13. ábra), és ennek függvényében tekinti a teljes közösségi biomasszát, a trofikus szintek számát és a felülről-lefelé haladó hatások

erősségét. Ezeket vizsgálták hosszú távú kísérletekben egy magassági produktív gradiens mentén Aunapu és mtsai (2008) Norvégiában. Két magassági szinten és egy hegyoldalon jelöltek ki (mesterséges holdak felvételei, növények felvételezése alapján) kedvező (produktív), átmeneti (intermediér) és kedvezőtlen (improduktív) területeket (összesen 9 hely), ahol a növényi produktív 640-860, 430-580 és 190-255 g/m²/év szárazanyag volt az előbbi sorrendben. A vegetációt főként törpe nyír, más törpe cserjék, fűfajok és zuzmók képezték. A kisemlős herbivorok [rágcsálók: *Lemmus* (9/10. kép), *Microtus* és *Myodes* genusok fajtái] és emlős ragadozók (3 *Mustela*-faj) biomasszáját élvező csapdákkal, a madár ragadozókat fészekvizsgálatokkal becsülték. Eredményként azt tapasztalták, hogy a kedvezőtlen élőhelyeken az emlős ragadozók hiányoztak, a növényi biomassza állandó volt, a herbivor biomassza pedig



19/1. kép. Vöröshátú erdei pocok (*Myodes glareolus*, Cricetidae)
© E.J. Shymko

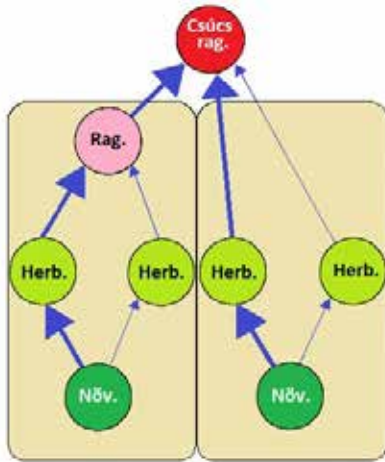
változott. A kedvező élőhelyeken az emlős ragadozók folytonosan jelen voltak, a növényi biomassza változott, a herbivor biomassza állandó volt. A kísérletben manipulálták a növényi produktíót trágyázással. A kedvezőtlen terület trágyázása négyszeresére emelte a herbivorok denzitását. Összességében az eredmények megerősítették az EEH jóslásait.

A klasszikus HSS elmélet évtizedeken keresztül betöltötte a táplálkozási hálózatok alapszerkezetéről kialakított képet. Az 1990-es évek elejére összegyűlt tapasztalat a közösségi folyamatokról azonban **az ökológiai hálózati koncepció teljes átalakulásához vezetett**. Mindenekelőtt a korábbihoz képest sokkal bonyolultabb struktúra alakult ki. Sokan már korán, például Jermy (1959), felhívták a figyelmet egyes táplálkozási hálózati csoportok szintekbe sorolásának problémájára. Több előzményt követően, Polis és Strong (1996) foglalta össze az új trofikus rendszer sajátosságait. Ebben nincsenek szintek, mert a szabályozás is kérdéses. Természetesen most is megkülönböztünk primer producens, herbivor és ragadozó fajokat, ellenben a határok nagymértékben összemosódnak. Ennek többek között olyan háttérkai vannak, mint a kiterjedt („több csatornás”) **omnivor**, a gyakori **allochton szubvenció**, donor kontrolláltság, „detritusz sönt” és mások (19.TA5).

A közösségek és a táplálkozási hálózatok természetes egységei a populációk. A szerkezet kialakításában szerepet játszó komponensek mégis túlmutatnak ezen és több faj populációját is egyesíthetik. Ilyen elemi szerveződési és építkezési egységek a **guild**, **modul** és a **már említett alhálózatok**. A felsorolás nem jelent hierarchiát, szerveződési vagy méretbeli viszonyt. A modul esetében a körülhatárolás szubjektív és mesterséges, ezért nem abban az értelemben funkcionális egység, ahogy a guild és az alhálózat.

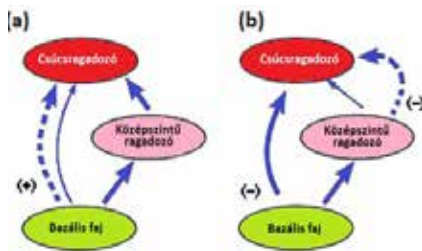
A **guild** olyan fajok (populációk) csoportja, melyek **ugyanazt a forrást hasonló módon hasznosítják**. Guildnek tekinthetjük például egy speciális virágszerkezettel rendelkező növényfajt

beporzó rovarfajok csoportját. A guildekkel egy másik fejezetben (21. fejezet) foglalkozunk kissé részletesebben, itt csak két fontos tulajdonságukat emeljük ki: (1) a táplálkozási hálózatban horizontálisan, tehát **ugyanazon a szinten található fajok együttese**, melyek a közös forráshasználat miatt forrásfelosztást mutathatnak, és (2) a táplálkozási hálózatok **objektíven létező, elemi építő egysége**. Összekapcsolódásukból épül fel egy lokális közösség.



19/14. ábra. Egyszerű táplálkozási hálózati modulok rajza. Mindkét oldalon egy-egy elemi modul látható, melyekből egy táplálkozási hálózatban általában több van. A két modult egy közös csúcsragadozó (Csúcs rag.) kapcsolja össze. Növ. = növény, Herb. = herbivor, Rag. = Ragadozó. A vastag nyilak erős, a vékonyak gyenge kölcsönhatásokat jelölnek [Rip és mtsai (2010) nyomán módosítva].

(2010) szerint a ragadozók is modulokat kapcsolnak össze, melyben ismétlődő egyszerű mintázatok szerepelnek (19/14. ábra).



19/15. ábra. Intraguild predáció. (a) A csúcsragadozó elsősorban a középszintű ragadozót fogyasztja, ezért pozitív indirekt hatást fejt ki a bazális fajra (herbivor). (b) A csúcsragadozó elsősorban a bazális fajt (herbivor) fogyasztja, és csak másodlagosan a középszintű ragadozót (mezopredátort). Így az előbbire közvetlen és erős negatív, az utóbbira gyenge és közvetett negatív hatást gyakorol. A nyilak vastagsága arányos a hatások erősségével. A folytonos vonal direkt, a szaggatott indirekt hatást jelöl. Az előjelek a hatások jellegét mutatják [Navarrete és mtsai (2000) nyomán módosítva].

A **modul** a táplálkozási hálózat egy kisebb része (Holt 1997), amely a guilddel ellentétben, **több – rendszerint három – szintet fog át** és azokat a fajokat foglalja magában, amelyek egymással szorosabb kölcsönhatást mutatnak, mint a hálózat többi fajával és speciális „funkcionális csoportot” képeznek. Nagyjából megfelel az interakciós hálózatnak.

Az élőlények metabolikus hálózata hierarchikusan és/vagy egymásbaágyazottan összekapcsolt modulokból épül fel egy nagyobb hálózatba (Ravaszh és mtsai 2002). Rip és mtsai

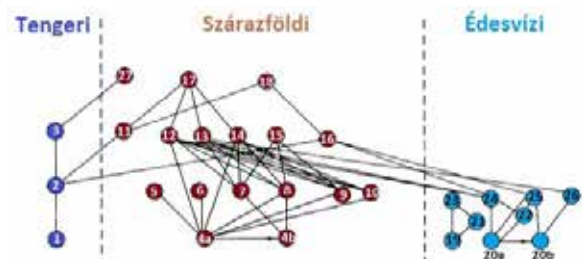
Megjelenhet egymásbaágyazottság formájában is, ha például különböző mértékben specializált fogyasztók vesznek részt benne. Ebben az esetben egy zsákmánypopulációt egy specialista, egy kevésbé specializált és egy generalista egyaránt fogyaszthat. Az a modul, amely a specializált fajt magában foglalta, így a generalistát tartalmazó modulnak is tagja lesz. Az **intraguild ragadozó** (19/15. ábra) is modulnak tekinthető (Kondoh 2008). Ekkor egy közös zsákmány két

ragadozó fogyaszt, egy ún. **közbülső**, vagy első szintű ragadozó (mezopredátor) és egy magasabb szintű (csúcs)ragadozó, mely az első szintű ragadozót is fogyasztja. Ezek sok esetben tartós építőelemek a táplálkozási hálózatban, azt bizonyítva, hogy a mezopredátor sikeresen vetélkedik a saját ragadozójával a zsákmányért. Ugyanakkor egyes modellek azt mutatják, hogy az intraguild predáció esetenként destabilizálja a táplálkozási hálózatot és káoszt indukál (Tanabe és Namba 2005).

Cohen (1978) az **alhálózat** kifejezést a forrás és nyelő hálózatokra használta, de más kutatók a kompartmentek jelölésére is alkalmazzák. Forrás hálózat például egy növényfajjal direkt és indirekt kapcsolatban álló összes ízeltlábúfaj (herbivorok, parazitoidok stb.), melyeket a rovarevő madarak fogyasztanak. Ilyen a Silwood Park-ban (UK) a seprőzanótról (*Cytisus scoparius*) leírt táplálkozási hálózat. További kiegészítések a **trofikus csoport** fogalmánál (19.TA5).

19.3.4 Kompartmentek

A táplálkozási hálózatok élőhelyeket is összeköthetnek, például egy szárazföldi táplálkozási hálózatnak kapcsolata lehet egy vízi rendszerrel. Ekkor – a feltételezések szerint – a vízi és a szárazföldi alhálózatok közötti kölcsönhatási erő nagyobbak, mint a két alhálózat közöttiek, amit niche-elméleti megfontolásokkal magyaráznak. A két térben összekapcsolt alhálózatot vagy akár hálózatot is külön-külön egy-egy **kompartmentnek** tekintjük. Azonban nem szükséges, hogy feltétlenül két, élesen elkülönülő élőhelyet tekintsünk kompartmentnek, mint a fenti példában. A környezeti heterogenitás sokkal kisebb léptéken is létrehozhat elkülönüléseket, például az erdőállományok széli cserjései (ökotonok), összekötik a napfénykedvelő lágyszárúakon élő populációkat az erdei táplálkozási hálózatokkal. Tájökológiai kontextusban még bonyolultabbá válik a kérdés, mert ekkor az ember által fenntartott tájelemek is befolyásolják kialakulásukat. Az akvatikus rendszereken belül



19/16. ábra. Summerhayes és Elton (1923) Spitzbergákon végzett ökológiai felvételezéséből készített táplálkozási hálózat, amely három kompartmentet foglal magába. A feloldási szintek erősen különböznek. Jelölések: 1 = plankton, 2 = tengeri állatok, 3 = fókák, 4a = növények, 4b = elpusztult szerves anyag az előbbiből, 5 = férgek, 6 = ludak, 7 = ugróvillások, 8 = legyek, 9 = atkák, 10 = hártýásszárnyúak, 11 = tengeri madarak, 12 = hósármány, 13 = partfutók, 14 = hófajd, 15 = pókok, 16 = récék és bukók, 17 = sarki róka, 18 = barna halfarkas és jeges sirály, 19 = planktonikus algák, 20a = bentikus algák, 20b = elpusztult szerves anyag az előbbiből, 21 és 22 = egysejtűek, 23 = gerinctelenek, 24 = legyek, 25 = más gerinctelenek, 26 = pajzsosrákok, 27 = jegesmedve [Pimm és Lawton (1980) nyomán módosítva].

kompartmentek tekinthetők a pelagikus és a bentikus, illetve a víztest különböző mélységeiben kialakuló alhálózatok, melyek szoros összeköttetésben állnak egymással.

May (1973a) a véletlenszerűen összeállított hálózatok stabilitásának vizsgálatakor vetette fel, hogy azok a hálózatok, amelyekben a kölcsönhatási erők csoportokba, blokkokba rendezhetők, nagyobb valószínűséggel mutatnak stabilitást. Ezt a fonalat követve Pimm és Lawton (1980) egyszerű modelleket, majd valóságos táplálkozási hálózatokat vizsgált azt eldöntendő, hogy vajon ilyen „blokkok”, melyeket kompartmenteknek neveztek el, előfordulnak-e ezekben. Ha a May által javasolt módon, a kölcsönhatásokat alhálózatba rendezték, kompartmentekhez jutottak. A valós rendszerek ilyen tulajdonságának kimutatása azonban nehéz és csak akkor sikerülhet, ha a hálózatban lényeges élőhelyi különbségek léteznek.

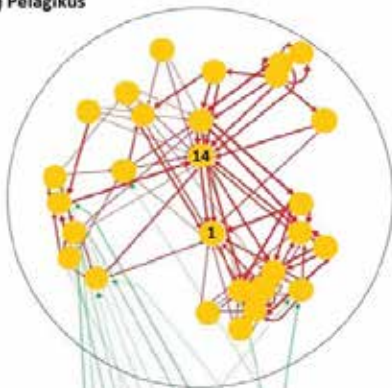
Pimm és Lawton kompartmenteket valószínűsített már Sumnerhynes és Elton 1923-ban, a Spitzbergák élővilágának ökológiájáról írt beszámolója alapján (19/16. ábra). Mégis a közleményük publikálása óta eltelt időszakban éles viták zajlottak a kompartmentek realitásáról.

Napjainkra egy sor közlemény mutatott ki kompartmenteket hálózatokban. Egy ilyen példát mutat be a 19/17. ábra. A Chesapeake Bay (USA) közösségének vizsgálata két kompartmentet tárt fel, az egyik pelagikus 28 taxonnal, a másik bentikus és 17 taxont foglal magában. A kölcsönhatási erők jelentősen gyengébbek a kompartmentek között, mint azokon belül. A kimutatási módszer a szociális hálózatokban alkalmazott eljárás speciális változata volt (Krause és mtsai 2003). A 19/7. ábrán

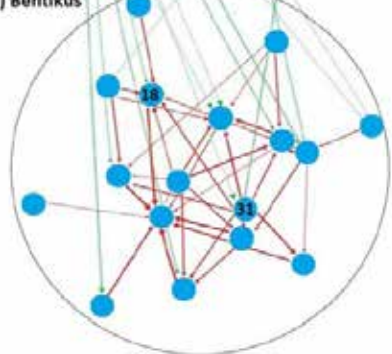
bemutatott „madársziget” táplálkozási hálózat is a tengeri és szárazföldi kompartmentek összekapcsoltságát, a közös anyagáramlást példázza. A kompartmentek kimutatására alkalmas eljárás a teljes hálózat fajpárjai táplálékának összehasonlítása és az értékek gyakorisági eloszlásának vizsgálata. A feltételezések szerint a kompartmenten belül nagyobb mértékű a hasonlóság, mint közöttük.

A kompartmentek jelenléte a stabilitást pozitívan befolyásolja, pufferhatást jelent a fajvesztések ellen és a hálózatok tartósságát (perzisztenciáját) növeli (Stouffer és Bascombe 2011). Ebben a kölcsönhatási erők jellegének és nagyságának van fontos szerepe (19.4.1). A táplálkozási hálózat felbontásának mértéke fontos a kompartmentek kimutatásakor. Az ökológiai vizsgálatokban manapság széles körben használt stabil izotópok alkalmasak az élőhelyek közötti vagy ökoszisztéma határokon áthaladó anyagok, fajok és a kompartmentek kimutatására. A növényekre vonatkozóan, a talajfelszín feletti és alatti részeket magukba foglaló hálózatokat, mivel ugyanarról a növényről van szó, eleve kompartmenteknek tekintik, azonban ezen kívül is, további kompartmenteket különítenek el a talaj táplálkozási hálózatában (Moore és de Ruiter 1997). Hasonlóan nagy fontosságú a kapcsolat a vízi rendszerek bentikus és pelagikus kompartmentjei között (19/17. ábra). A mutualista hálózatok egymásba ágyazottsággal, az antagonisztikus (fogyasztáson alapuló) hálózatok pedig kompartmentalizáltsággal jellemezhetők. Azonban az utóbbiakon belül is különbségek tehetők a specializáltság alapján. Például a golgotavirág (*Passiflora*) genusba tartozó fajok patogénjei erősebben kompartmentalizált hálózatot képeznek, mint ugyanezen növényfajok és a rajtuk táplálkozó *Heliconius* genusba tartozó lepkéfajok közössége (Benítez-Malvido és Dáttilo 2015).

(a) Pelagikus



(b) Bentikus



19/17. ábra. A Chesapeake Bay (Maryland és Virginia államok, USA) táplálkozási hálózata. A tengerparti sós-mocsár hálózatában két kompartmentet különítettek el. Az (a) kompartment pelagikus fajok csoportja, (b) pedig a bentikus régióban élők. A vörös nyilak a kölcsönhatási erőket mutatják, vastagságuk arányos azok intenzitásával. A zöld pontozott vonalak a két kompartment közötti erőket jelölik. A kiemelt pelagikus csoportok (1 = fitoplankton, 14 = zooplankton) a kompartmenten belül sok, a bentikus kompartmenttel kevés kapcsolatot mutattak. A kiemelt bentikus fajok (18 = soksertéjű féreg (*Marenzelleria viridis*), 31 = kék tarisznyarák (*Callinectes sapidus*)) a kompartmenten belül kevés kapcsolattal rendelkeztek, de összeköttetésben voltak a pelagikus kompartmenttel [Krause és mtsai (2003) nyomán módosítva].



19/2. kép. Kék golgotavirág (*Passiflora coerulea*, Passifloraceae)
Fotó: Szentesi Árpád



19/3. kép. *Heliconius erato*
(Nymphalidae)
© Greg Hume

19.4 AZ ÖKOLÓGIAI HÁLÓZATOK MÉRŐSZÁMAI

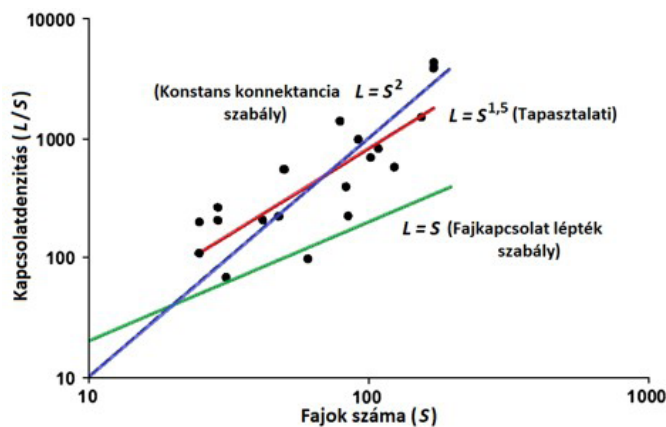
A topológiai hálózati analízisek kezdete óta egy sor jellegzetes mérőszámot képeztek, melyek közül néhányat sorra veszünk. A hálózatok **stabilitásával** foglalkozó kérdésekben nagy jelentőségük van. A szerepük különösen megnövekedett a **hálózati analízisek** (Barabási és Albert 1999) interdiszciplináris

elterjedése óta, melyeket az ökológia területén is egyre gyakrabban alkalmaznak. Az ökológiai hálózatokon belül a kapcsolatok nem random módon oszlanak el, mert ezt az alhálózati funkciók (lebontó, producens stb.) valamint a testméret viszonyok is befolyásolják. Például a tengeri és az óceáni plankton szervezetek (vírus–zooplankton) kapcsolatai méretfrakciókon belül és azok között sem random eloszlásúak (Lima-Mendez és mtsai 2015).

19.4.1 Kapcsolatszám, konnektancia és kölcsönhatási erő

A hálózaton belüli kapcsolatok összes számát L -el, a hálózat fajszámát pedig S -el jelöljük. A **kapcsolatdenzitás az egy fajra eső kapcsolatok száma** (L/S). Értéke az S növekedésével konstans marad. A **konnektancia** (C) viszont egy **faj tényleges kapcsolatainak aránya** az összes lehetségeshez képest, vagyis egy százalékban kifejezett érték. (Ügyeljünk a kapcsolatszám és a konnektancia közötti különbségre: az előbbi egy abszolút érték, az utóbbi egy arány!)

A 19/18. ábra mutatja az egy fajra jutó kapcsolatok száma (kapcsolatdenzitás) és a hálózatban található fajok száma közötti összefüggést. Az ábrán három regressziós vonalat találunk: az egyik az ún. **fajkapcsolat lépték szabályra** utal, a kevésbé jól felbontott hálózatok alapján készült (62 hálózat 3–33 fajjal) és azt jelzi, hogy ez **az érték konstans és a hálózat méretének növekedésével nem változik** (lépték-invariáns). Vagyis a fajok konstans számú más fajhoz kapcsolódnak, függetlenül a hálózat méretétől. Ez egy log-log tengelyű ábrán lineáris összefüggést mutat és a kitevője 1 ($L = S$, 19/18. ábra). A nagyobb, jól felbontott hálózatokban ezzel szemben a **konstans konnektancia**



19/18. ábra. Összefüggés a fajszám (S) és kapcsolatdenzitás (L/S) között különböző élőhelyekről gyűjtött 19 táplálkozási hálózat adatai (fekete pontok) alapján. A zöld vonal a várt fajkapcsolat lépték szabály szerinti összefüggését, a kék vonal a konstans konnektancia szabály alapján nyerhető, a piros pedig a tapasztalati kapcsolatot mutatja. A tapasztalati eredmény a konstans konnektancia szabályhoz áll közelebb. Mindkét tengely logaritmusos beosztású [Dunne (2006) nyomán módosítva].

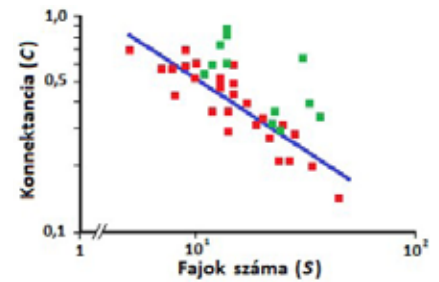
szabály érvényesül, mert a kapcsolatok száma nagyjából a hálózatok fajszámának négyzetével arányosan emelkedik ($L = S^2$) és lépték függővé válik, miközben a konnektancia konstans marad (19.TA1 és 19.TA1/9. ábra).

A konnektancia egyértelműen utal a hálózat komplexitásának mértékére. A C rendszerint hiperbolikusan csökken a fajszám növekedésével

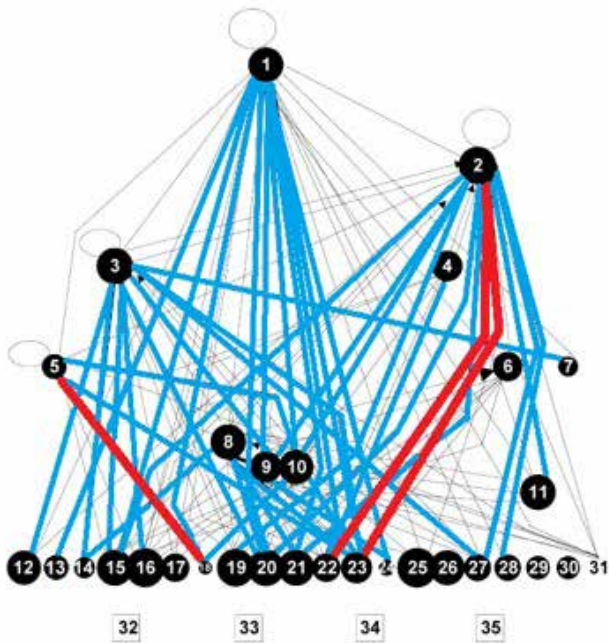
(19/19. ábra és 20/9. ábra). A kisebb hálózatokban azonban lineárisan ($C = L/S$), a nagyobb és jól felbontott hálózatok esetében a fajszám négyzetével változik: $C = L/S^2$, ezt **irányított konnektanciának** is nevezzük (Martinez 1992). A C értéke sok hálózatban 0,1 körül van, ami azt jelenti, hogy a fajoknak kb. az összes hálózati faj 10%-ával van kapcsolata, függetlenül S értékétől (Dunne és mtsai 2002a). Ugyanezek a szerzők azt tapasztalták, hogy 16 táplálkozási hálózatban, melyek 25–172 fajból álltak, a konnektancia 0,026 és 0,315 között, a kapcsolatszám/faj (L/S) 1,6–25,1 között, az omnivoria 8–76% között volt. Minél nagyobb C értéket mutatott egy faj, annál nagyobb hatás jelentkezett a táplálkozási hálózatban. A fajok 80%-a 2 trofikus kapcsolatra volt egymástól.

A konnektancia jóval alacsonyabb értéket mutat a „fluktuáló”, azaz rendszeres „zavarásnak”, például vízelöntésnek kitett közösségekben, mint a konstans környezetben található hálózatokban.

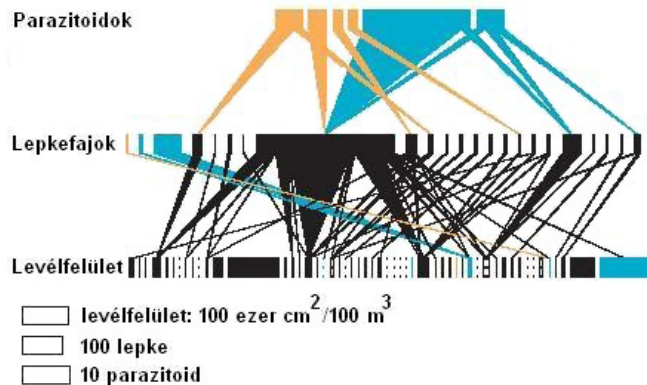
A **kölcsönhatási erő** (használatos még az interakciós erő és a kapcsolatsúly kifejezés is) a táplálkozási hálózatok egyik enigmatikus pontja. Jelentős értelmezési és módszertani problémák övezik. Bár az első kvantitatív meghatározást Paine végezte 1992-ben, története jóval korábbra tehető, mert Gause az interspecifikus verseny tanulmányozásakor már egy egyedre eső hatást mutatott ki. **A kölcsönhatási erőn általában azt a hatást értik, melyet az egyik faj populációja gyakorol a másik faj populációméretére, biomasszájára, viselkedésére stb.** [pl. ilyen May (1973a) értelmezése, 20.2.1.1]. A közösségi paraméterek között nagy jelentőségű, a stabilitási vizsgálatokban pedig kitüntetett szerepe van. Más meghatározás szerint a kölcsönhatási erő azonban a tapasztalati alapokon mért **per capita hatást** jelenti (McCann és mtsai 1998, 19.TA9). A HSS-modell a szabályozást erős kölcsönhatásoknak tulajdonította. Ha feltételezünk erős kölcsönhatásokat, akkor gyengék is lehetségesek.



19/19. ábra. A konnektancia általában hiperbolikusan csökken a táplálkozási hálózatban a növekvő fajszám hatására. Logaritmizált adatok alapján az összefüggés lineárisként jelenik meg. A piros négyzetek 28 fluktuáló, a zöldek 12 „konstans” hálózat értékei. Az előbbieken a pH, vízellátás, hőmérséklet, sótartalom stb. jelentősen változott, az utóbbiakban a változások amplitúdója lényegesen kisebb volt. Mindkét tengely logaritmusos beosztású [Briand (1983) nyomán módosítva].



19/20. ábra. A Broadstone patak (UK) makrofaunájának kvantitatív táplálkozási hálózata kölcsönhatási erők alapján, melyet az évenkénti produkcióra eső éves fogyasztás arányával mértek. A vonalak vastagsága arányos a fogyasztás/produkció értékével. A legvastagabb (piros) a fogyasztás/produkció 1-10, a közepesek (kék) 0,1-1, és a legvékonyabbak (fekete) pedig 0,01-0,1 közötti viszonyszámok. A nyílak kölcsönös ragadozást, a körök kannibalizmust, az egyes szinteken megjelenő számozott fekete foltok a relatív másodlagos produkciókat jelölik. A legalsó számozott szint (32-35) a patakba esett teresztrisz gerinctelenekek, a szerves anyagot (durva + finom szemcsés), algákat és baktériumokat jelentik, a többi szám a hálózat (itt meg nem nevezett) tagjait jelöli [Woodward és mtsai (2005a) nyomán módosítva].



19/21. ábra. Az Alakai mocsár (Hawaii) kvantitatív táplálkozási hálózata a fajok abundanciája alapján. A mennyiségi viszonyokat az egyes szinteken látható oszlopocskák – melyek a fajokat jelölik – szélességei mutatják. Ezek pedig az ábra alatti egységeknek felelnek meg. A növényi biomasszát a levélfelület nagyságában fejezték ki. A bennszülött fajok feketék, a sárga és kék színek a véletlenül, vagy szándékosan betelepítetteket jelzik [Henneman és Memmott (2001) nyomán módosítva].

A kettőt az különbözteti meg, hogy az erős kölcsönhatások populációs fluktuációkat, oscillációkat, vagy összeomlásokat (akár fajvesztést) képesek kiváltani, a gyengék viszont ilyeneket nem okoznak. Az erők közötti különbségnek nagy jelentősége van a hálózati modellezésben (pl. McCann és mtsai 1998). Egy másik megközelítésben ezeknek a gyors és lassú anyagáramlási és energetikai útvonalak felelnek meg a közösségekben (Rooney és mtsai 2006), ahogy arra már a 19.3.2 pontban is utaltunk. Ezek az anyag/energia kicserélődés sebességére, vagy a produkció:biomassza arányokra vonatkoznak, amelyek a kölcsönhatási erőknek megfelelnek, hiszen ezek folyamán fogyasztás, energiaátvitel zajlik. A szabadban végzett kísérletek tapasztalata **a gyenge erők, vagy lassú folyamatok dominanciájára** enged következtetni. A táplálkozási hálózat mátrix analízisei során, vagy a modellekben, vagyis **az erős és gyors, a gyenge és lassú kölcsönhatások eloszlása a közösségben nem szimmetrikus**. További információkat és indexeket közöl a kölcsönhatási erőről 19.TA9.

Az újabban elterjedt ún. **kvantitatív táplálkozási hálózatokat** kölcsönhatási erők vagy abundancia adatok felhasználásával hozzák létre (19/20. és 19/21. ábra).

19.4.2 A táplálkozási lánc hosszát és a trofikus pozíciót befolyásoló hatások

A lánc hosszát és a trofikus pozíciót egy sor faktor befolyásolja, ebben a pontban azonban csak egy már korábban is felmerült kérdést tárgyalunk részletesebben: van-e összefüggés a szintek száma, vagy a lánc hossza és a trofikus rendszer produktivitása között, vagy specifikusabban, változik-e egy fogyasztó trofikus pozíciója, ha a rendszer produktivitása növekedik? A produktivitáson nettó primer produkciót (PP) értünk. A **produktivitás és a táplálkozási lánc hossza közötti összefüggést** három hipotézis magyarázza: (a) produktivás, (b) élőhelyméret, és (c) produktív tér. Negyedikként kiegészítjük egy fontos tényezővel, a „zavarások” hatásával, amely még össze is függ az előbbiekkel. Az első három azt állítja kis eltérésekkel, hogy a táplálkozási lánc hossza növekedik a forráselérhetőség emelkedésével, a negyedik pedig a fajvesztést és a fajnyerést (invázió) állítja középpontba. Az alacsony produktivású rendszer táplálkozási láncossza rövid, a magas produktivásúé pedig hosszú. A teljes produktivás arányos lehet az élőhely méretével, vagy például egy szigettel, amennyiben annak teljes méretét figyelembe vesszük. A táplálkozási hálózatok topológiai vizsgálata alapján összefüggést várhatunk a testhossz vagy testtömeg és a trofikus pozíció között is, mert a ragadozók általában nagyobbak a zsákmányuknál. Említésre méltó, hogy a táplálkozási láncok hossza csökken (topológiai értelemben) az egyenlítőről távolodva, ami értelemszerűen következhet a PP csökkenéséből.

- (a) **Produktivitás hipotézis.** Ebben az esetben a területegységre eső forrásmennyiség a fontos. A hipotézis szerint a produktívabb élőhelyeken hosszabbak a táplálkozási láncok. A mikrokozmosz kísérletek támogatták a hipotézist, ugyanakkor a természetes élőhelyeken tapasztaltak nem támasztották alá a produktivitás és lánc hossz közötti pozitív kapcsolatot.
- (b) **Élőhelyméret hipotézis.** A hipotézis szerint a táplálkozási lánc hossza nő a kisebb méretű élőhely felől a nagyobb felé haladva. A kiterjedtebb élőhelyeken a lánc hossza függetlenné válik minden olyan faktortól, ami a produkciót befolyásolja, vagyis csak az élőhely mérete fogja befolyásolni. Tulajdonképpen ez a terület–fajsúly összefüggés kiterjesztése, vagyis a területtel nő a fajsúly és ennek következtében a táplálkozási lánc is hosszabbá válik. A táplálkozási hálózatban elfoglalt helyet (trofikus pozíciót) nemcsak a funkció (ragadozó, közbülső ragadozó, csúcsragadozó), hanem a **testméret** (ezen rendszerint testhosszt értenek) és **testtömeg** is befolyásolja. [A kettő nem felcserélhető, ennek ellenére a legtöbb közleményben nem tesznek különbséget közöttük.]
- (c) **Produktív tér hipotézis.** Azt feltételezi, hogy a táplálkozási lánc hossza növekedik a teljes ökoszisztéma produktivitás függvényében. Ennél az elképzelésnél a térbeliség is fontos szempont. A hipotézis többek között megkísérli azt értelmezni, hogy a kisméretű szigeteken (lásd a példát alább) miért hiányoznak – sok esetben – olyan csúcsragadozók, amelyek a nagyobb szigeteken megtalálhatók. Alapja az a megfigyelés, hogy ebben az esetben a produktivitás (nettó primer produkció/területegység/időegység) kevésbé operatív, mint a teljes biomassza, amelyet egy adott táplálkozási hálózat használ. Ez az elmélet tehát azokat a folyamatokat hangsúlyozza, melyek meghatározzák a csúcsragadozók jelenlétét és azon a ponton erős az érvelése, hogy a különböző trofikus szinteken lévő különféle ragadozók ugyanazokat a fizikai folthatárokat érzékelik (Schoener 1989). Megjegyezzük – ahogy azt Post és mtsai (2000) is kiemelik –, hogy a három fenti elmélet között nem lehet éles határt vonni, más-más szempontot hangsúlyoznak, azonban valójában valamennyi az élőhely méretét és a produktivitását veszi figyelembe, mert ezek nemcsak feltételezik egymást, hanem az élőhely heterogenitás és a faj–egyed diverzitás függvényei is. További vizsgálatok (pl. Young és mtsai 2013) azt sem zárják ki, hogy a produktivitás és élőhely méret nem önmagukban gyakorolnak hatást a láncosszra, hanem a ragadozók mérete és viselkedése, valamint a produkciós gradiensek mentén változó fogyasztói diverzitás együttes hatásaként érvényesülnek.
- (d) **„Zavarások” és lánc hossz hipotézis.** A hipotézis szerint azt feltételezzük, hogy a természetes

„zavarások” (katasztrófák, nagy területre kiterjedő járványok miatti pusztulás stb.) olyan mértékben megváltoztatják az ökológiai hálózatok szerkezetét, amely **általában táplálkozási lánc rövidüléséhez vezet.** A szakmai nyelvben a „zavarások” fogalma meglehetősen kiterjedt (22. fejezet), magában foglal természetes katasztrófákat, fajinváziót és humán aktivitást (perturbációt) egyaránt. „Zavarásnak” minősül egy erőteljes allochton tápanyag beáramlás is egy élőhelyre, ami a produktivitás megemelkedését, lánc hosszabbodást, azaz a fenti három hipotézissel való kapcsolatot jelenti. De a már említett idegenhonos faj megjelenése és beépülése egy hálózatba megváltoztatja a szerkezetet, vagyis a nóduszok számát növeli. Az egész kérdéskör rendkívül ellentmondásos, mert a jelenlegi ismereteink szerint a **közepes gyakoriságú „zavarások”** tartják fenn a leghosszabb láncokat (22. fejezet). A nagyon erős „zavarások” primer szukceszcionális állapotot képezhetnek, amikor a láncosszok rövidebbek, mint a későbbi fázisokban.

Elméleti alapon a hosszabb láncok instabilak (Pimm és Lawton 1977, 19.TA1) és a „zavarás” rövid láncokat hoz létre. A „zavarások”, elsősorban az ember általi behatások, legsúlyosabb formájának ma az **élőhely fragmentációt** (22. fejezet) látjuk. Ennek során az élőhelyek méretének csökkenése fajvesztéssel, rendszerint a csúcsragadozó eltűnésével jár.

19.5 A TROFIKUS KASZKÁD

A HSS-modell alapfeltételezése a felső szintekről lefelé irányuló hatás, majd ebből következően a **trofikus kaszkád**, amely a közvetlen hatást elszenvedett szint alatti szintre vonatkozik, tehát **közvetett** (indirekt) hatás. Például a HSS szerint egy háromszintű láncban a ragadozók a növényevőkre



19/4. kép. Kaszkád illusztrálása: a lépcsős New Croton Dam (USA) duzzasztógátja © viva.co.id

erős populációméret szabályozó hatást gyakorolnak. Ennek az a következménye, hogy csökken a herbivorok egyedszáma, így táplálkozásukkal csak gyenge hatást fejtenek ki a növényekre, azaz a növények a ragadozók indirekt hatása alatt állnak (ún. „zöld világ” metafora, 19/11. és 12. ábrák). Az indirekt hatások száma igen jelentős lehet: Menge (1995) kilenc általános indirekt kapcsolat mellett 83 altípust figyelt meg tengerparti árapály zónák interakciós hálózatainak vizsgálata során.

A trofikus kaszkád rendkívül nagy figyelmet kapott az elmúlt 20 év alatt és amint azt fentebb láthattuk, a hálózatban

található populációk méreteinek szabályzásával is összefügg. A nagy érdeklődés nem utolsó sorban a szárazföldi és vízi táplálkozási hálózatok különbségeire is visszavezethető. Amint azt korábban tárgyaltuk, az 1990-es évek közepére új táplálkozás hálózati koncepció alakult ki, melynek bonyolultsága és a környezeti heterogenitás révén nem tartották gyakorinak és lényegesnek a kaszkád jelenségét, és előfordulását elsősorban a vízi rendszerekben gondolták uralkodónak. Több száz közlemény alapján legalább öt metaanalízisről tudunk (Schmitz és mtsai 2000, Halaj és Wise 2001, Shurin és mtsai 2002, Fagan és mtsai 2002, Borer és mtsai 2005), melyek a kaszkádok gyakoriságát vizsgálták a két különböző trofikus rendszerben. Megállapították, hogy megfelelő feltételek mellett mindkét élőhelyi rendszerben létrejöhet kaszkád, azonban kialakulásukat egy sor tényező befolyásolja.

A kaszkádokban működő folyamatok két alapvető típusát különböztetjük meg, melyek **közvetlenül** (direkt) módon hatnak a **szomszédos** szintre (Leroux és Loreau 2015):

- (a) A táplálkozási hálózatban **felülről-lefelé** (top-down) haladó hatás, amely a HSS-modellben jóslatokkal egyezik (vagyis a ragadozók hatására csökken a herbivorok biomasszája). 1. példa. Korábban, a magas fajgazdagság pufferoló hatása és a környezeti faktorok sztochasztikus jellege miatt, az óceáni

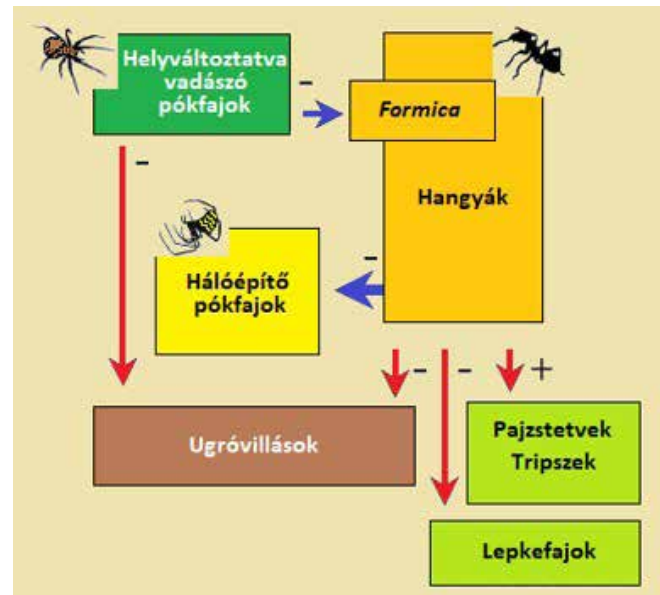
top-down hatásokat kevésbé gyakorinak tartották. Az atlanti tőkehal (*Gadus morhua* 28/2. kép) és a norvég garnéla (*Pandalus borealis*) kapcsolatát vizsgálva Worm és Myers (2003) azt



19/5. kép. Norvég garnéla (*Pandalus borealis*, Pandalidae)
© dfo-mpo.gc.ca

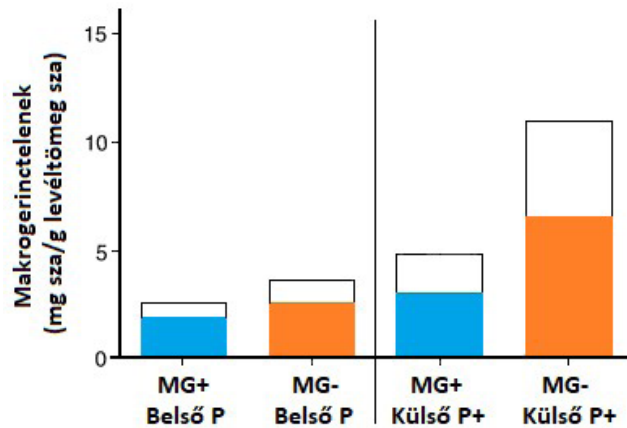
találta, hogy a tőkehal étrendjében – kisebb halfajokon és bentikus gerincteleneken kívül – 4-9%-ban szerepel a garnéla és a biomasszájuk negatív korrelációt mutat. Amennyiben a tőkehal halászata növekedik (vagyis egyedszámuk csökken), a garnéla biomassza is nő, és fordítva, ha csökken a halászat, akkor a garnélák száma is csökken. 2. példa. Egy kaszálórétén végzett kísérletben Sanders és Platner (2007) egyes ízeltlábú ragadozó fajok (pókok és hangyák) kizárásával, valamint ¹³C és ¹⁵N stabil izotópok felhasználásával megállapították, hogy milyen zsákmányfajokon táplálkoznak. Erős top-down hatást tapasztaltak a szabadon mozgó farkaspókok (*Arctosa*- és *Pardosa*-fajok), hálószerű vitorlaspókok (Lynphiidae) és hangyák (*Formica cunicularia*) zsákmányállatain (ugróvillások és lepkehernyók), mert negatív korreláció volt a populáció-méretük között, de mutatkozott intraguild predáció is. Másfelől, pozitív hatás jelentkezett a hangyák

és pajzstetvek között (a pajzstetveket a hangyák a mézharmat termelésük miatt védik), valamint a hangyák kizárásakor a tripszek populációmérete is emelkedett. A kapcsolatokat, a hatások irányát és intenzitását a 19/22. ábra mutatja.



19/22. ábra. Top-down hatások egy kaszálórét ízeltlábú ragadozói és azok zsákmányállatai között. A helyváltoztató, főleg juvenilis, farkaspókok nemcsak ugróvillásokat (Collembola) fogyasztanak, hanem intraguild predációban állnak hangyákkal, amelyek ugyanilyen kapcsolatba állnak a hálószerű pók egyedekkel. A hangyák főleg lepkehernyókat és ugróvillásokat zsákmányolnak. Kapcsolatuk pozitív a pajzstetvekkel az utóbbiak által termelt mézharmat miatt. A tripszek populációmérete a hangyák kizárása esetén növekedett. A pozitív és negatív hatásokat a + és - jel jelenti [Sanders és Platner (2007) nyomán módosítva].

- (b) A táplálkozási hálózatban **alulról-felfelé** (bottom-up) haladó hatás keletkezik, amely elsősorban a primer produkció tér-időbeli variabilitása miatt jelentkezik, de a lebontási szinten zajló folyamatok intenzitása, a résztvevő populációk denzitása miatt is létrejöhet. Hatását közvetlenül a szomszédos, majd a felsőbb szintek abundanciaváltozásaiban figyelhetjük meg. 1. példa. Az édesvízi halfajok nagy részének a bentikus makrogerinctelenekkel való táplálkozása alapvetően fontos bottom-up hatás. Stabil izotópos vizsgálatok szerint 11 észak-amerikai tóban élő halfaj étrendjének 49-59%-át zoobentosz szolgáltatja (vander Zanden és Vadeboncoeur 2002). 2. példa. Hasonló összefüggést vizsgálva Rosemond és mtsai (2001) trópusi patakokban kimutatták, hogy a makrogerincteleneket fogyasztó halfajok kizárása és foszfor egyidejű hozzáadása növelte a bentikus rovarok (elsősorban az árvaszúnyogok, Chironomidae) biomasszáját, a lebontás sebességét és a detritusz minőségét, vagyis egy alulról-felfelé haladó hatáson alapuló kaszkád lehetőségét (19/23. ábra).



19/23. ábra. Detritusz és detritivor alapú bottom-up hatás kísérleti vizsgálata. Makrogerinctelenek, elsősorban árvaszúnyog lárvák, tömege (mg szárazanyag) a patakba allichton szubvencióként jutott levéltömegre (g szárazanyag) számítva (Costa Rica-ban, 10 nappal a kísérlet megkezdése után). Az egyes kombinált kezeléseknél a makrogerinctelenek jelen voltak (+ jel és kék szín), másokban kizárták ezeket (- jel és narancs szín), a P pedig a természetes körülmények között mérhető (Belső P, kb. 15 µl), vagy a hozzáadott (Külső P+, >150 µl) foszfor mennyiségét jelzi [Rosemond és mtsai (2001) nyomán módosítva].

3. példa. Az Északi-tengerben élő *Ammodytes marinus* (Perciformes) halfaj nagy tömegeinek bottom-up hatása alapvetően meghatározza egy sor tengeri, a *Phalacrocorax*, *Alca*, *Rissa* (6/12. kép) és *Uria* genusokba tartozó madárfaj szaporodási sikerét. A halpopulációk mérete viszont a copepoda rákocskák, az utóbbiak pedig a fitoplankton, főként a kovamoszatok, mennyiségétől függ (Frederiksen és mtsai 2006), vagyis a felfelé haladó hatás ezen a szinten alapul.



19/6. kép. *Ammodytes marinus* (Ammodytidae)
© Walter Baxter

A felülről-lefelé és alulról-felfelé irányuló **közvetlen** hatásokat fontos **szabályozó mechanizmusoknak** tartják, mert lényegesen befolyásolják a populációméreteket és/vagy a biomasszát. Bár korábban viták zajlottak a két hatás relatív jelentőségéről, mára kialakult az a vélemény, hogy egymástól nem választhatók el élesen és egymást nem kizáró mechanizmusok, mert az egyik kiválthatja a másikat. Például az alulról-felfelé irányuló hatás olyan jelentős biomasszanövekedést jelenthet a felső szinteken, hogy az pozitívan (ragadozó populációk növekedése, herbivorok csökkenése) vagy negatívan (herbivor populációk növekedése) visszahat a produktivitásra, tehát **kaszkáddá alakul**. Az alulról-felfelé, vagy felülről-lefelé irányuló hatások azonban nem haladnak végig a teljes láncon, és **általában csak a szomszédos szintig jutnak**. A két hatás eloszlása aszimmetrikus: a felülről-lefelé irányuló hatások több szinten haladnak át, mint az alulról-felfelé haladók. Például az a tény, hogy a herbivorok nem képesek a teljes primer produkció

elfogyasztására, mutatja a bottom-up hatások „elakadását” (Borer és mtsai 2006). Viszont, ha erdei ökoszisztémákban, amelyekben a tápanyag gyakran limitáló tényező, kísérleti trágyázást végeznek, azt követően bottom-up hatások jelentkeznek, ami arra utal, hogy ezek lehetnek az alapvető strukturáló erők. Mindkét hatás folyamatosan jelen van, mégis a mérsékeltövi ökoszisztémákban a felülről-lefelé irányuló inkább tavasszal, az alulról-felfelé irányuló pedig egész évben hatnak, mert az utóbbiak gyakran a limitáló hatásokat képviselik (Boyer és mtsai 2003).

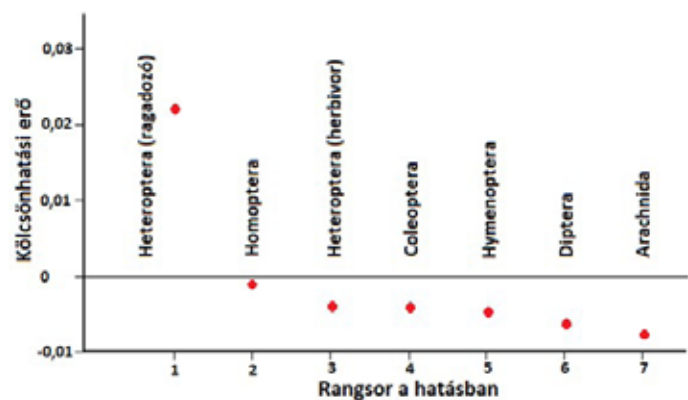
A közvetlen hatások által kiváltott kaszkádok két szinten jelenhetnek meg, mindkét esetben lehetnek felfelé és lefelé irányulóak is:

1. a **fajsztintú kaszkád**, amely **egy táplálkozási lánc szintjén zajlik** és egyetlen faj válthatja ki. Egy kísérletben a növényevő rovarok teljes biomasszája kb. 30%-kal csökkent azokon a parcellákon, melyeken a kínai imádkozó sáska (*Tenodera*



19/7. kép. Kínai imádkozó sáska (*Tenodera sinensis*, Mantidae)
© Luc Viatour/ https://Lucnix.be

sinensis) is jelen volt, míg a növényi biomassza ugyanitt kb. 20%-kal növekedett (Moran és Hurd 1998). Az imádkozó sáska által az egyes ízeltlábú taxonok fajaira gyakorolt kölcsönhatási erő – a ragadozó poloskák kivételével – gyenge negatív hatást mutatott (19/24. ábra). A szitakötők



19/24. ábra. A kínai imádkozó sáskával (*Tenodera sinensis*) végzett fajsztintú trofikus kaszkád kísérletben tapasztalt kölcsönhatási erők az egyes ízeltlábú taxonokon. Túlnyomó többségük gyenge negatív hatást mutat a ragadozó poloskák kivételével, amelyeket láthatóan veszélyesnek talált a sáska [Moran és Hurd (1998) nyomán módosítva].

(*Erythemis simplicicollis*) hatása azért lehet különleges, mert vízi és szárazföldi ökoszisztémákat köt össze kaszkáddal (19/8. ábra). Valószínű azonban, hogy a tisztán fajsztintú kaszkád ritka jelenség lehet, mert egy



19/8. kép. *Erythemis simplicicollis* (Libellulidae) © R.A. Nonenmacher

generalista ragadozó sok olyan zsákmányfajt fogyaszt, melyek mezopredátorok (pl. pókok) és különböző fitofág guildék, illetve funkcionális csoportok tagjai, ezért a valóságban legalább is együttesre, de inkább közösségre gyakorol hatást.

2. a **közösségszintű** kaszkád, amely egy adott alközösség vagy modul szintjén történik és több faj populációját, esetleg egy teljes szint kölcsönhatásait befolyásolja, annak ellenére, hogy csak a fő résztvevő fajokat szokták vizsgálni (Estes és mtsai 1998).



19/9. kép. Algaerdő (*Macrocyctis pyrifera*, Laminariaceae) a kaliforniai Monterey Bay tengeri rezervátumban © Claire Fackler, CINMS, NOAA

Az Alaszka partvidéke körüli tengeri algaerdők biomasszájának legnagyobb részét a hatalmas méretű *Macrocyctis pyrifera* barnaalga (Laminariales) képezi, melyen komplex életközösségek alakulnak ki. Az algák fogyasztói a tengerisünök (sok faj). Ezek legfőbb ragadozói a tengeri vidrák (*Enhydra lutris*). A vidrák száma, a védetté nyilvánítás eredményeként, a

majdnem kipusztulás állapotból magas szintre tért vissza. Ez a populációméret (ezen a területen kb. 53 ezer vidra) a jelentős tengerisün fogyasztással dús algamezőket hozott létre, amely számtalan más fajnak is élőhelye. A komplex rendszer leegyszerűsített változatát mutatja a 19/25. ábra bal oldala és a grafikonok bal oszlopai. Ez ebben a formában megfelel a klaszikus HSS-modellnek és egy erős kaszkád hatásnak. Az 1990-es évek vége felé azonban igen jelentős, hozzávetőlegesen 80%-os csökkenés állt be a vidra



19/10. kép. Tengeri vidra (*Enhydra lutris*, Mustelidae) © Study.com



19/11. kép. Kardszárnyú delfin (*Orcinus orca*, Delphinidae), az óceánok egyik csúcsragadozója © Robert Pittman, NOAA

populációméretében. Ez a közvetlen megfigyelések és telemetriás mérések alapján az ott élő kardszárnyú delfineknek (*Orcinus orca*) volt tulajdonítható. Amint az ábra jobb oldalán látható, egy további ragadozószint ráépülése a rendszerre teljes mértékben megváltoztatta a hatásokat, mert az EEH-modell jelent meg. Most is kaszkád jellegű a hatás, de ellenkező eredménnyel. A tengerisünök felszaporodtak, az algapadok eltűntek. A számítások szerint egyetlen kardszárnyú delfin naponta 4-5 felnőtt vidrát is elfogyaszthat (egy vidra 23-34 kg-os). Legalább 40 ezer vidrát kellett megölniük, hogy a populáció olyan mértékben

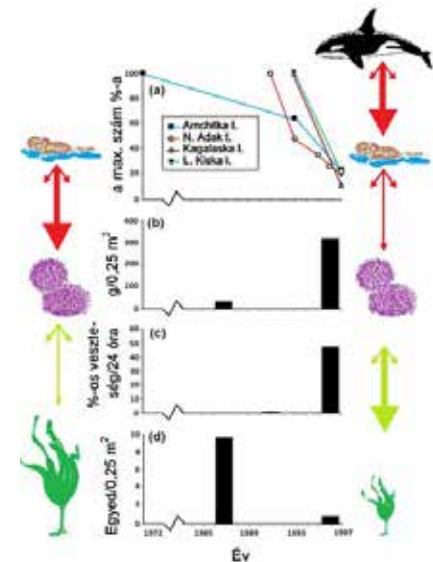
csökkenjen, mint ahogy azt az (a) alábra mutatja. A feltevések szerint a tengeri halak túlhalálása következményeként megcsappant főkaállományok, melyek a kardszárnyú delfinek elsődleges táplálékát képezik, kényszeríthették a ragadozókat táplálék-váltásra. (Egy további példa a 22.3.6-ban és a 22/14. ábrán található). Az ember szintén kivált kaszkádokat, például a tengeri túlhalászás hozhat létre ilyet, mert egy fogyasztói szintet szinte teljesen megszüntet.

A közösségi szinten megjelenő kaszkádok nemcsak a felsőbb szintekről lefelé haladhatnak, hanem „felfelé kaszkádózás” is előfordulhat (Hunter és Price 1992). Ha a bottom-up hatás erős, akkor a ragadozó

szintig juthat. Ez például a primer produkció nagymértékű növekedésén alapulhat. A kaszkádok keletkezését és intenzitását egy sor tényező befolyásolja, ilyen például a ragadozó méretfüggő zsákmányolása (Post és mtsai 2008). Egy metaanalízis keretében, 42 tanulmány figyelembe vételével, melyekben a talajfauna egyes elemeinek a biomasszáját kísérletesen megváltoztatták, Sackett és mtsai (2010) nem találtak bizonyítékot a talaj táplálkozási hálózatában zajló, vagy legalább a talajfelszínről „lecsorgó” kaszkádra. Az EEH-val összhangban van a kaszkádok megjelenése produkciós gradiensek mentén: a kisebb produkcióval bíró tavakban nagyobb valószínűséggel keletkeztek, a nagyobb produkcióval rendelkezőkben pedig nem fordultak elő (Chase 2003).

19.6 ADAPTÍV DINAMIKA ÉS A KÖZÖSSÉGALKOTÓ FAJOK TULAJDONSÁGAINAK JELENTŐSÉGE

Az utóbbi évtizedekben két fontos új irányzat jelent meg a táplálkozási hálózatok részletesebb megismerésében. Az egyik az újabb keletű **dinamikus hálózati modellezés** (19.TA4), a másik a **tulajdonságok által közvetített indirekt hatások** elemzése.



19/25. ábra. Trofikus kaszkád a HSS-modell (az ábra bal oldalán) és a EEH-modell szerint (az ábra jobb oldalán). Az (a) részabrában a tengeri vidra egyedszámváltozása látható négy sziget közelében (a bekeretezett részben az egyes szigetek nevei és jelölései láthatók). A (b) részabrában a tengerisün biomasszáját, a (c)-n a tengerisün legelési intenzitását, és a (d)-n a tengeri alga denzitását láthatjuk két állapotban: ha a kardszárnyú delfin nincs jelen (bal oldali oszlopok, 1986-87), és ha jelen van (jobb oldali oszlopok, 1996-97) [Estes és mtsai (1998) nyomán módosítva].

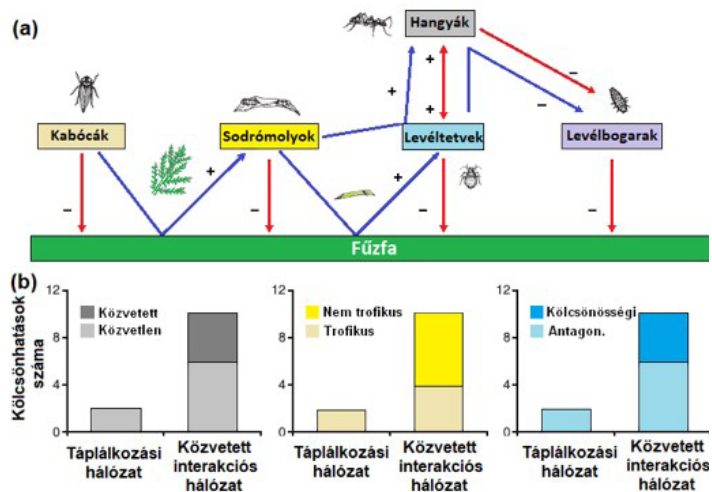
A táplálkozás hálózatok modellezésének új irányzata a tér–időbeli változások figyelembe vétele, abból kiindulva, hogy a készletek térben és időben változnak, vagyis a táplálkozási hálózatok nem-egyensúlyi rendszerekben funkcionálnak és ez a **fogyasztók viselkedését** befolyásolja. Továbbá, mint mechanizmus, ez határozza meg a konnektanciát. Ehhez a fajok **egyedi** tulajdonságait, testméretet és táplálkozási viselkedést veszik figyelembe. A testméret összefügg a táplálék specializációval: a kis testtömegű élőlények táplálékspektruma gyakran szűk, a nagytestűeké széles, általában generalisták. A források térben nem szinkronizáltak, ezért adaptálódni kell megjelenésükhöz. Ilyen például a szezonális plankton populációdinamika az arktikus vagy antarktikus tengereken, mely hatalmas fogyasztópopulációk (cetfélék, madárfajok) mozgását tartja fenn a szaporodási és táplálkozási helyek között. A testméret pozitívan korrelál a trofikus pozícióval és a mozgékonyabb (mobilitás) alhálózatok közötti kapcsolatot tart fenn (19/26. ábra). Ebből adódóan egymásbaágyazott módon különböző méretű élőhelyek sorozatát kötik össze a fogyasztók. Az alacsonyabb trofikus szintek mikro- és mezoélőhelyeit a nagytestű fajok makroélőhelyekké egyesítik. Bár ez a megközelítés csak a kezdeti stádiumban van, az már most látszik, hogy ezeknek a tulajdonságoknak jelentős szerepe van a hálózati stabilitás kialakításában (McCann és Rooney 2009). Az előbbiekhez kapcsolódik a **populációk adaptív trofikus viselkedése**, amely nemcsak növeli az egyedek rátermettségét, hanem a modellek alapján a táplálkozási hálózat stabilitását is elősegítheti. Mindehhez természetesen alternatív források szükségesek, melyeket a fogyasztók felváltva használnak az elérhetőségük függvényében (Valdovinos és mtsai 2010).

A **nem fogyasztási** jellegű tulajdonságok (19.TA5) jelentős befolyást gyakorolhatnak a táplálkozási hálózat szerkezetére.

Ezeket a **tulajdonságok által közvetített (trait-mediated) kölcsönhatásoknak** nevezett irányzat vizsgálja. A kölcsönhatások spektruma a növényi allelopátiától, a pollinációtól, a mai ökológiai közbeszédben „ökoszisztéma mérnökségnek” nevezett (pl. a hódvárak építése következtében megváltozott környezet) jelenségekig terjed. Ez a koncepció a fenotípusos varianciára, többek között a viselkedésre helyezi a



19/26. ábra. A táplálkozási hálózatok egymásbaágyazottan találhatók a térbeli lépték mentén. A hálózatok lényegében az élőhelyekkel azonosak. Ezek illeszkednek egymásba egyre nagyobb egységeket alkotva. A trofikus pozíció ennek megfelelően a legnagyobb térbeli lépték esetén maximális, ahol a legmozgékonyabb és legnagyobb testméretű fogyasztók találhatók. A trofikus pozíció eloszlása az élőhelyek szerint maximum görbét eredményez [McCann és Rooney (2009) nyomán módosítva].



19/27. ábra. A táplálkozási és közvetett (indirekt) hatású interakciós hálózatok összehasonlítása. Az (a) ábra indirekt interakciós hálózatot mutat, a (b) ábra a táplálkozási és közvetett indirekt interakciós hálózatok kölcsönhatásainak számát hasonlítja össze. Az indirekt interakciós hálózatokban több és többféle (magartartási, fiziológiai stb.) kölcsönhatás is feltüntethető. A fűzfát (*Salix miyabeana*) mint forrást négy rovarcsoport fogyasztja. A közvetlen hatásokat a piros vonalak jelentik. Ugyanezek a rovarok azonban egy sor közvetett hatást is kifejtnek (ezeket a kék vonalak jelképezik), melyek a növényen, vagy a növény, esetleg más rovarfajok (pl. levéltetvek) által odacsalogatott fajok (hangyák) révén valósulnak meg. A pozitív jelek támogató, a negatívak gátló hatásokat jelentenek. A közvetett táplálkozási hálózatok minden esetben 3 negatív hatást, a közvetettek 6 közvetett és 4 pozitív hatást jelentenek. A pozitív hatások elterhelhetnek rovarfaj szerint. Például a sodrómolyfélék (Tortricidae) hajtásnövekedést indukálnak, amely pozitív hatású a levéltetvekre és azok által a hangyákra is. Egyben itt nem trofikus és kölcsönösségi kapcsolatok jelennek meg. Antagon. = antagonisztikus, azaz ellentétes hatás. A jobb oldali oszlopokban a hatások összegződnek [Ohgushi (2008) nyomán módosítva].

hangsúlyt és nem trofikus interakciós táplálkozási hálózatban gondolkodik (Ohgushi és mtsai 2007). A zsákmányfajok nagy változatosságban mutatnak fenotípusos morfológiai, fiziológiai, viselkedés és életmenet-sajátosságokat, melyek egy része indukálható is a ragadozó által. Ezek a változások **közvetett** (indirekt) hatásként más fajokban jelentkeznek (19/27. ábra). Ez az irányzat természetesen nem helyettesíteni, hanem kiegészíteni és finomítani szeretné a hagyományos táplálkozási hálózatot azokkal az elemekkel, melyek eddig nem szerepeltek, amivel észrevehetően bonyolultabbá válik az egész. Ekkor a zsákmány vagy a növény fogyasztása mellett olyan tulajdonságokat vesznek figyelembe, melyek jelentős indirekt hatást gyakorolnak más szervezetekre. Például az elsődleges fogyasztó hatására a növény fiziológiai, fenológiai, szövettani, morfológiai vagy kémiai változásokat mutat, és olyan anyagokat termel, melyek csökkentik a fogyasztást, de egyben a fogyasztó természetes ellenségeit vonzzák a növényhez, facilitálják más szervezetek válaszait. A növény a herbivor hatására megváltoztathatja fenotípusát (toxintokat, emésztést csökkentő anyagokat termel stb.), hogy csökkentse a herbivor káros hatását. De más szervezetekkel, például beporzó rovarokkal, való kapcsolat is változhat ilyenkor.

19.TA1 AZ ÖKOLÓGIAI HÁLÓZATOK TOPOLÓGIAI TULAJDONSÁGAI

A különböző ökoszisztémákban számtalan táplálkozási hálózatot vizsgáltak. A 19.TA1/1. táblázatban közöljük néhány ismert és gyakran analizált hálózat legfontosabb adatait.

19.TA1/1. táblázat. Néhány ismert és az ökológiai szakirodalomban gyakran tárgyalt táplálkozási hálózat alapadatai. *S* = fajszám, *L* = a kapcsolatok száma, *C* = konnexitancia. Az Ythan Estuary esetében az 1 és 2 két különböző mintázási pontosságra utal [Montoya és Solé (2003) nyomán módosítva].

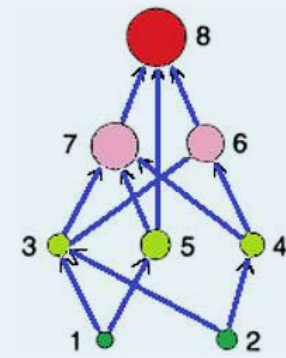
Név	Leírás	S	L	C
Skipwith Pond (UK)	Savas tó (pH= 4,0-4,5)	37	351	0,26
Little Rock Lake (USA)	18 ha méretű mezotróf tó	182	2371	0,07
Bridge Brook Lake	Édesvízi tó	75	555	0,1
Benguela rendszer	Hideg tengeri áramlat Afrika dél-nyugati partjainál	29	187	0,29
Chesapeake Bay (USA)	Mezohalin sós-mocsár	33	78	0,07
Ythan Estuary 1 (Skócia)	Sós-mocsár	93	407	0,05
Ythan Estuary 2 (Skócia)	Sós-mocsár	134	583	0,03
Coachella Valley (USA)	Sivatag	30	241	0,27
Szent-Martin sziget	Karib-tengeri sziget	44	217	0,11
El Verde (Puerto Rico)	Trópusi esőerdő	156	1428	0,06
Kaszálórét (UK)	Parazitoid közösség	87	128	0,02
Silwood Park (UK)	Seprózanót (<i>Cytisus scoparius</i>) állomány	154	366	0,02

19.TA1.1 Topológiai mintázatok

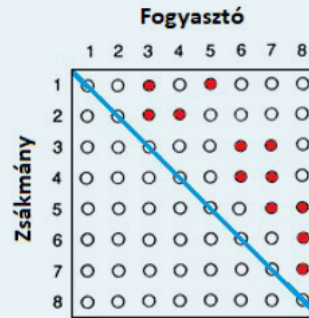
Háromszöges jelleg

Az 1970-es években rendelkezésre álló táplálkozási hálózatokban általános mintázatokat kerestek az ökológusok. Kézenfekvő volt kettős (ragadozó–zsákmány, növény–herbivor) kapcsolatok mentén tájékozódni. Például a 19.TA1/1. ábrán látható hálózat nyolc elemből áll és 12 kapcsolatot tartalmaz. A bináris adatokból $n \times n$ elemű mátrix szerkeszthető (19.TA1/2. ábra), amelyben a fogyasztók az oszlopokban, a zsákmányok a sorokban kapnak

helyet. Annak következtében, hogy a hálózat valamennyi eleme – fizikai értelemben (pl. a testtömeg miatt) – nagyobb az alatta elhelyezkedőnél, ún. „felülről háromszöges” jelleg keletkezik (Lawton és Warren 1988). A hálózatok háromszöges jellege a stabilitás alapfeltétele (a háromszög nem deformálható abban



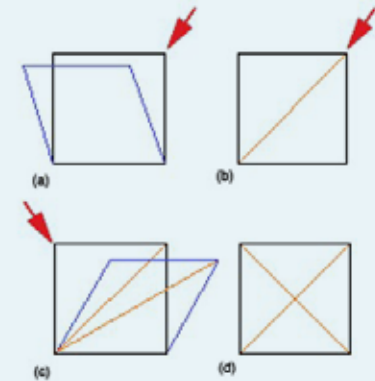
19.TA1/1. ábra. Topológiai hálózat, melyben minden elem a nála alacsonyabb szinten lévőnél nagyobb méretű [Lawton és Warren (1988) nyomán módosítva].



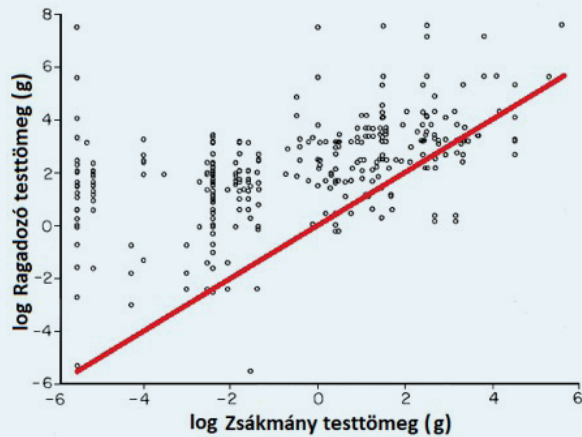
19. TA1/2. ábra. A 19.TA1/1. ábrán látható hálózat elemei egy $n \times n$ méretű jelenlét vagy hiány mátrixba rendezve. Valamennyi jelenléti érték (piros pontok) a négyzetes táplálkozási hálózati mátrix felső részébe esik, mert az oszlopokban és sorokban a fajok növekvő testméret szerint (legkisebb 1, legnagyobb 8) találhatók. A ferde vonal a mátrix főátlója [Lawton és Warren (1988) nyomán módosítva].

található, amely mentén a két résztvevő azonos testtömegű lenne. Ezek alapján feltételezhetjük, hogy a testtömeg és a táplálkozási hálózat szerkezete kapcsolatban áll.

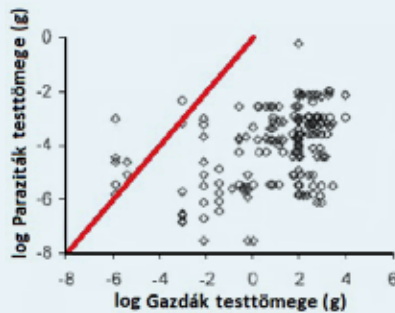
A testtömeg (általában testméret) viszonyok tehát nemcsak érdekességet jelentenek a táplálkozási hálózatokban. A trofikus kapcsolatok eloszlása és a kölcsönhatási erő tükrözi a testtömegkényszereket, emiatt a testtömegarányok fontos szerepet kapnak a táplálkozási hálózat szabályszerűségeinek magyarázatában. Az, hogy a ragadozók



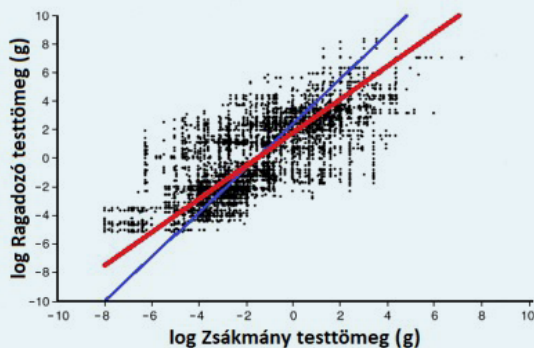
19.TA1/3. ábra. Merev hálózati modellek. Az (a)-n mutatott négyzet sarkára gyakorolt erő (nyíl) rombuszá (kék vonal) alakítja. (b) Ha ugyanabban a sarkokból egy átlót húzunk (okkersárga) a szemközti sarkok között, a négyzet nem változtatja meg az alakját. (c) Az egy átlóval rendelkező négyzetet továbbra is rombuszá alakítható, ha a nyíllal jelölt sarkán gyakorolunk nyomást. (d) A két átlóval ellátott négyzetet 4 háromszögre bontható, amelyek összenyomhatatlanok és a teljes alakzatnak stabilitást kölcsönöznek. Ezzel egy merev hálózati gráf jött létre [Putman (1996) nyomán módosítva].



19.TA1/4. ábra. 18 táplálkozási hálózat 262 ragadozó–zsákmány kapcsolatának testtömeg viszonyai. Látható, hogy az adatok túlnyomó többsége azon egyenes (piros vonal) fölé esik, amely mentén a két partner azonos testtömegű lenne, vagyis – néhány kivétellel – a ragadozók nagyobbak a zsákmányuknál [Cohen és mtsai (1993) nyomán módosítva].



19.TA1/5. ábra. Az Ythan sós-mocsár parazita- és gazdafajainak testtömeg korrelációja. Az adatok túlnyomó többsége a két partner azonos testtömeget jelző (piros) vonala alá esik. Ebben az esetben a gazdák jóval nagyobbak, mint a parazitáik. Ugyanez az összefüggés érvényes a parazitoidokra is [Leaper és Huxham (2002) nyomán módosítva].

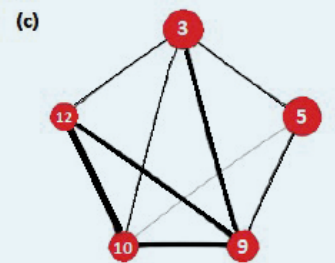
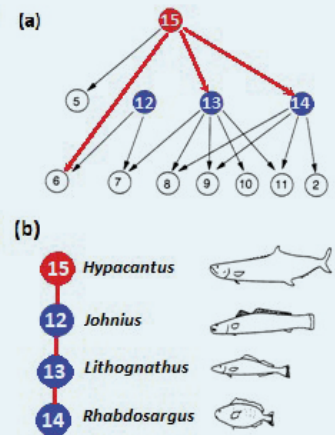


19.TA1/6. ábra. 5103 ragadozó–zsákmány kapcsolatból származó testtömegadatok korrelációja. A piros regressziós egyenes szignifikáns kapcsolatot jelöl és a ragadozó testtömeg variációjának 86%-át magyarázza. A kék egyenes a megcserélt tengelyek szerinti regressziót mutatja. A ragadozó–zsákmány testtömegek közötti különbség egyre nagyobb lesz a ragadozó testtömegének növekedésével [Brose és mtsai (2006b) nyomán módosítva].

általában nagyobbak, mint a zsákmányuk, azonban nem minden esetben igaz. A parazitoidok és paraziták túlnyomó többsége például lényegesen kisebb, mint a gazdáik mérete. Ez a tény nem szünteti meg a háromszöges jellegét, mert a táplálkozási hálózat ilyenkor „alulról háromszöges” válik és a hálózati mátrix is ezt tükrözi, ti. az összes kapcsolat az alsó részében összpontosul

(19.TA1/5. ábra). Például az Ythan sós-mocsár (Skócia) egyike a legjobban feltárt közösségeknek, ahol a parazita fajokat is ismerik, a 134 taxonból 42 parazita. Figyelembe véve, hogy sok közülük több gazdában, a táplálkozási hálózat más-más szintjén él, ezeket **trofikus csoportoknak** tekintjük, melyek ún. **életciklus omnivóriát** mutatnak (lásd mindkét fogalom definícióját a 19.TA5-ben).

Az összes parazitafejlődési alakot figyelembe véve, a gazda–parazita testtömeg viszony **alulról** háromszöges (Leaper és Huxham 2002). De ugyanezt mutatta a Silwood Park-ban (UK) vizsgált seprőzanót (*Cytisus scoparius*) gazda–parazitoid kapcsolatrendszer is (Memmott és mtsai 2000). Más következtetésre jutottak egy másik vizsgálatban (Brose és mtsai 2006b), amelyben egy globális adatbázisból több ezer fogyasztó–fogyasztott testméret-adatot felhasználva a 19.TA1/6. ábrán látható összefüggéshez jutottak. Valamennyi élőhely és ragadozó típus esetében a ragadozó és zsákmány testtömeg együtt növekedik, azonban a relatív méretkülönbség (az ábrán log₁₀ testtömegarány) a kérdéses faj méretének növekedésével szintén nő. Az összefüggés megerősíti Cohen és mtsai (1993) eredményeit abban, hogy a ragadozók 88%-a nagyobb testű a zsákmányánál. Viszont, amiben nem egyeznek az az, hogy az „olló nyílik”, azaz az arányok a növekvő testmérettel szintén növekednek. A geometriai átlagot véve a ragadozók 42-szer nagyobbak zsákmányaiknál.



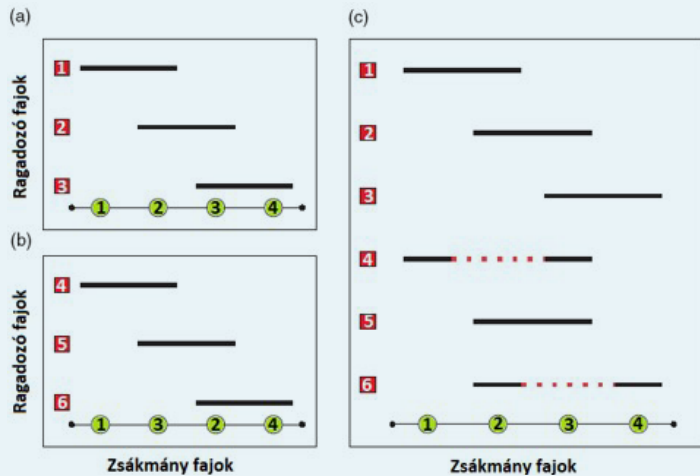
19.TA1/7. ábra. Ragadozó–átfedési gráfok. (a) A dél-afrikai Knysna sós-mocsár egyszerű táplálkozási hálózata ragadozók és zsákmányaik között. (b) Az előbbiből rajzolt fogyasztó–átfedési gráf. Ahol két fogyasztó (ragadozó) átfed egy forrás használatában, gráf-élt húzunk közöttük. (c) Az Írország partjainál található Lough Hyne tengeri csatorna öt gébfajának (Gobiidae) ragadozó–átfedési gráfja. A piros foltok mérete a ragadozó testtömegét reprezentálja (log skála szerinti mértékben ábrázolva), az élek pedig azokat a párokat jelölik, amelyek zsákmányaikban átfednek. A vonalvastagság arányos az átfedés mértékével. A hasonló testtömegű ragadozók zsákmányainak átfedése jelentősebb, mint a méretben eltérőkéi. Ez a gráf – a (b)-vel ellentétben – kvantifikálja az átfedést. Az öt gébfaj: 3 = *Gobius niger*, 5 = *Gobius paganellus*, 9 = *Gobius couchi*, 10 = *Gobiusculus flavescens*, 12 = *Pomatoschistus pictus* [(a)-(b) Sugihara (1984) és (c) Yvon-Durocher és mtsai (2008) nyomán módosítva].

Átfedési és intervallum gráfok

A merev hálózati gráfok speciális esete a **ragadozó átfedési gráf** (Sugihara 1984). Ezekben a ragadozók táplálék fajai

részben vagy teljesen közösek. Az ilyen gráfok illusztrálására vonalakat húzunk olyan fogyasztók között, melyek ugyanazt a zsákmányfajt fogyasztják (19.TA1/7. ábra). Feltételezzük, hogy a táplálékátfedés miatt ezek a ragadozók esetleg versenyben állnak.

Cohen (1978) szerint amennyiben a zsákmányfajokat egyetlen készletényező mentén (egy niche-dimenzió mentén) rendezzük el úgy, hogy a zsákmányok a vonal egy-egy szakaszát foglalják



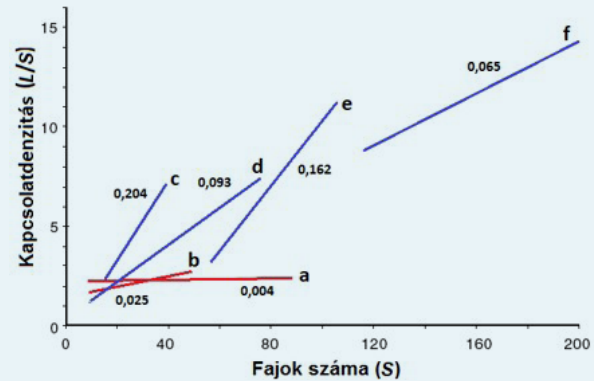
19.TA1/8. ábra. Az intervallum gráf feltétele a források folytonossága (pl. testméret tekintetében) és a fogyasztók átfedése a használatban. Figyeljük a körökbe írt fajsorrendet. (a) Intervallum gráf, mert a táplálékspektrum folytonos és a ragadozók elrendezhetők a forrás egy-egy átfedő szakaszaként. (b) Szintén intervallum gráf, mert a zsákmányfajok átrendezése nem szünteti meg a folytonosságot és az átfedések is megmaradnak. (c) Nem intervallum gráf, mert ugyanazon fajsorrend ellenére mint az „a”-n, a források nem rendezhetők el úgy, hogy folytonosak legyenek. A piros színű pontok a megszakítások a 4-es és 6-os ragadozó étrendjében [Stouffer és mtsai (2011) nyomán módosítva].

el, akkor ún. **intervallum gráf** keletkezik (19.TA1/8. ábra). Ekkor a ragadozók közötti kapcsolatok kifejezhetők egy vonal egymást részben átfedő szakaszaival. A leírás mögött világosan felismerhető MacArthur niche-felfogása és az egydimenziós forráshasznosítási görbe, amely a források folytonosságát tételezi fel, valamint, hogy a forrásokat használó fajok hasznosítási görbéi átfedhetnek. Az egydimenziós ábrázolás azért fontos, mert a nem intervallum gráfokat csak két dimenzióban lehet megjeleníteni (Cattin és mtsai 2004). Az intervallum gráfok Cohen szerint gyakoribbak a hálózatokban, mint amit véletlenszerűen várhatunk. Stouffer és mtsai (2006) egy robusztus matematikai eljárást mutatnak be az intervallum bizonyítására.

Pimm (1988) a táplálkozási hálózatok topológiai mintáit (intervallum gráf, ragadozó átfedési gráf stb.) niche-elméleti alapokon (forrásfelosztással) közelíti meg és „niche geometriai” analízisnek nevezi. Mivel a teljes átfedés nem lehetséges, Pimm két dimenziót is figyelembe vesz. Ez azt is jelenti, hogy a ragadozók hierarchikus sorrendet képeznek a zsákmányok között. A jelenlegi vizsgálatok szerint azonban a táplálkozási hálózatok csak közelítenek az intervallum jelleghez, de nem egyeznek meg azzal (Allesina és mtsai 2008).

Kapcsolatdenzitási vizsgálatok

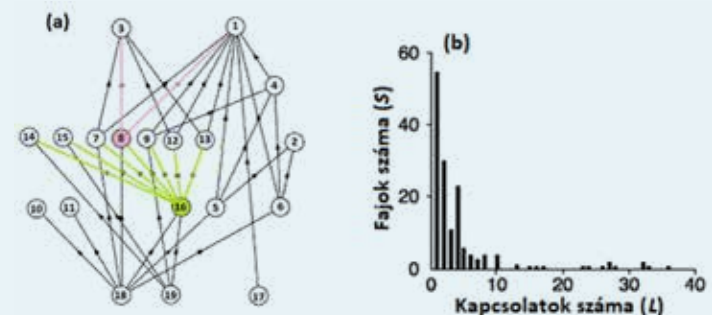
A **kapcsolatok denzitása** az egy fajra eső átlagos kapcsolat-szám (L/S). Ez a topológiai hálózat analízisek alapján kb. 3,7, de ismét csak egy olyan mutató, melynek értéke jelentősen függ a



19.TA1/9. ábra. Hat táplálkozási hálózat kapcsolatdenzitása. Csak a regressziós egyenesek meredeksége fontos. Az „a” és „b” egyenesek a nem kellően felbontott táplálkozási hálózatokat képviselik és lépték-invarianciát (a hálózat méretétől független kapcsolatszámot) mutatnak ($L \approx S$). A „c”-”f” egyenesek jól felbontott, részletesen ismert hálózatok, kapcsolatdenzitásuk léptékfüggő ($L = S^2$) [Banašek-Richter és mtsai (2005) nyomán módosítva].

felbontási szinttől. A 19.TA1/9. ábra kapcsolatdenzitási regressziós összefüggéseket mutat (az eredeti pontok feltüntetése nélkül) nem megfelelően *versus* részletesen felbontott hálózatok esetében.

A 19.TA1/1. táblázatban szereplő hálózatokra nézve Montoya és Solé (2003) megjegyzi, hogy a fajban szegényebb hálózatok „zavarásra” adott válaszaiban nagyban függenek a kapcsolatszámok fajok közötti eloszlásától. A 19.TA1/10. ábra bemutat egy példát a kapcsolatgyakoriságok eloszlására. A kapcsolatgyakoriságok eloszlásának ismerete lehetőségét



19.TA1/10. ábra. (a) Egy Malaysiában élő kancsóka (Nepenthes sp.) csapdjában élő közösség, melynek tagjai egymást ragadozzák, a csapdába eső rovarok maradványain és más behulló szerves anyagokon élnek. Látható, hogy például a 16-os számú baktériumoknak és állati egysejtűeknek hét, a 8-as számú *Triperoides bambusa* fajnak csak 2 kapcsolata van [Beaver (1985), Luczkovich és mtsai (2003)]. (b) A seprőzanóton (*Cytisus scoparius*) élő rovar közösség (Silwood Park, UK) kapcsolatainak gyakorisági eloszlása. A függőleges oszlopok az adott kapcsolat számhoz tartozó fajok számát mutatják. A fajok többségének csak kevés kapcsolata van, és csak kevés faj rendelkezik sok kapcsolattal [Montoya és Solé (2003) nyomán módosítva].

ad alhálózatok körülhatárolására és kompartmentek kimutatására is. A legtöbb kapcsolattal rendelkező alhálózatot kevesebb kapcsolattal bírók veszik körül (Melián és Bascompte 2004).

Kiindulási alap Erdős és Rényi (1959) ún. **random gráf** modellje, amelyben minden csomópont (nódusz, faj) azonos $p(k)$ valószínűséggel hoz létre k kölcsönhatást más nóduszokkal. Ebből szükségszerűen következik, hogy a kapcsolatok gyakorisági eloszlása olyan, amelyben valamennyi nódusz hasonló számú kapcsolattal rendelkezik és az ettől eltérők száma gyorsan csökken. A csomópontokat (fajokat) azzal a „fokkal” vagy „mértékkel” jellemezzük, hogy hány kapcsolattal van másokkal. A random gráfok megjelenésükben így **homogének**. A valóság ellenben ettől eltér, mert a természetes hálózatok **heterogének**, vagyis kevés nódusz (faj) sok kapcsolattal, sok pedig kevésel bír, ami Poisson eloszlást eredményez (19.TA1/10b. ábra). A nagyon sok kapcsolattal bíró nóduszok kiemelt csomópontjai lesznek a hálózatnak. Tipikusan ilyen szerkezetet mutat az internet hálózat is (19/9d. ábra), ezért nem véletlen, hogy a hálózatok viselkedését és matematikai jellemzését éppen ezeken végezték el (Barabási és Albert 1999, Albert és Barabási 2002). Az a valószínűség, hogy egy nódusz kölcsönhatásba lép k számú további nódusszal az alábbi hatványfüggvény szerinti γ kitevővel csökken és Poisson eloszlást követ:

$$p(k) \approx k^{-\gamma},$$

ahol $p(k)$ az a valószínűség, amivel a nódusz k kapcsolattal rendelkezik. Ez az eloszlás **léptékfüggetlen**, mert nem írjuk elő, hogy k és $p(k)$ között milyen lépték mellett valósuljon meg a kapcsolat. Egy nódusz jelentőségét a kapcsolatok számával fejezhetjük ki, **súlyozzuk**. Például a világ nagy repülőterei olyan nóduszok, amelyeken az utasforgalom számban kifejezve nagyságrendekkel nagyobb lehet, mint más repülőtereken és egyben a kisebbek kapcsolódnak egy-egy nagyobb forgalmú központhoz. Amellett, hogy jól érzékelteti nemcsak az internetes és más valós hálózatok **hierarchikus** felépítését, ugyanerről van szó a természetes ökológiai hálózatok esetében is. Az utóbbiakban **kulcsfajok** lehetnek azok a nóduszok, amelyek sok fajjal tartanak kapcsolatot. A kapcsolatok kialakulásában azonban a **preferencia** is szerepet játszik, mert bizonyos csomópontok szívesebben kapcsolódnak másokkal, például a már sok kapcsolattal bírókkal, így ezek még jelentősebbek lesznek. Ez a hálózat már közeledik a természetes ökológiai hálózatok szerkezetéhez.

Nóduszok távolsága

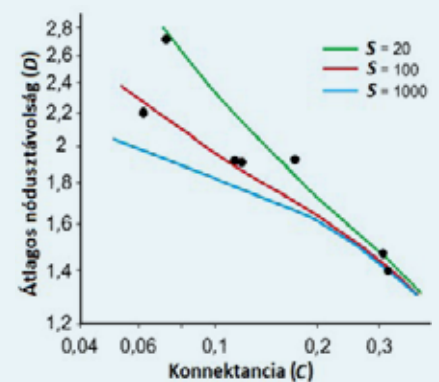
Két nódusz egymástól való **távolságát** d -vel jelöljük, az egész hálózatra jellemző **átlagos távolság** (azaz az átlagos kapcsolatszám) pedig D . Az átlagos kapcsolatszám azt az **úthosszot** jelenti, amelyen a legrövidebb távon jut el az információ vagy hatás a hálózatban (Williams és mtsai 2002). A távolságokat bármely irányban mérhetjük. Azok a fajok, amelyek $d = 1$ értékre vannak egymástól vagy források vagy fogyasztók. A $d = 2$ esetében azonban már különböző **indirekt** hatásokra

gondolhatunk. A nevezett szerzők hét (3 édesvízi, 2 szárazföldi és 2 átmenet a tengeri és édesvízi között) magas szinten felbontott hálózatot vizsgáltak a fenti paraméterek szempontjából. A fajok átlagosan 2 kapcsolat távolságra voltak és több, mint 95%-uk tipikusan 3 kapcsolaton belül. Az átlagos nódusz távolság 1,4 és 2,7 között változott és csökkent, ha a konnektancia növekedett (19.TA1/11. ábra). A hét hálózatban a fajtárok átlagosan 26%-a közvetlen ($d = 1$) és átlagosan 80 és 97%-a 2, illetve 3 kapcsolat távolságra volt. Nagy hálózatokban D értéke 2 fölé emelkedik. D mérsékelt érzékeny a fajszám (S) és a konnektancia (C) (19.4.1) változásaira. Konstans S mellett D exponenciálisan csökken (19.TA1/11. ábra), ha C egy nagyságrenddel növekedik, mert ezekben a hálózatokban $C = L/S^2$. Ennek meredeksége csekélyebb a kisebb hálózatok esetén, ott $C = L/S$. Ez a megállapítás fontos, mert a hálózati méret problémájára vet fényt.

Általános felfogás szerint a fajok általában rövid láncokkal kapcsolódnak össze még fajgazdag hálózatokban is (80% egy vagy két kapcsolattal rendelkezik) (Pimm és Lawton (1977). Ez azt jelenti, hogy a fajok hozzáadása vagy eltávolítása gyors változásokat eredményez még egy komplex hálózatban is. A kisebb hálózatok konnektivitása rendszerint nagy. A rövid láncokban a hatások nem szükségszerűen erősebbek, mint a hosszabbakban, ugyanakkor 3-nál kevesebb kapcsolat esetén a rendszer gyorsabban visszatér eredeti állapotába „zavarást” követően. $D > 3$ mellett a fajok funkcionálisan elszigeteltek lesznek. A kis D értékekért felelős pontos mechanizmus nem ismert, azonban összefügghet a konnektanciával és a hálózati topológiát generáló faktorokkal, melyek mögött evolúciós folyamatok lehetségesek.

Hogyan függ össze a láncosság és a hálózati stabilitás?

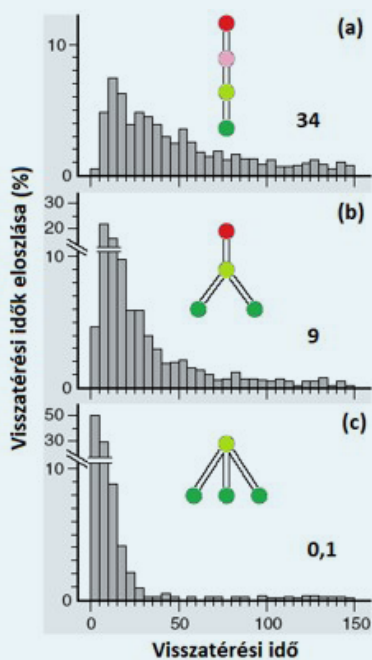
A rövid láncok jelentőségét Pimm és Lawton úgy bizonyították, hogy három azonos fajszámú, de különböző hosszúságú láncot tettek ki „zavarásnak”. Egyenként 2000 futtatást vizsgáltak a szimulációban és azt tapasztalták, hogy



19.TA1/11. ábra. Nódustávolság és konnektancia kapcsolatának modellezése 20, 100 és 1000 fajszámra. Az összefüggés által mutatott sávba (a zöld és kék vonal közé) jól illeszkedik a hét valós hálózat átlagos nódustávolsága (fekete pontok). Az átlagos nódustávolság negatív exponenciális összefüggés mentén csökken a konnektancia növekedésére, és lényegében független a fajszámtól, bár kisebb hálózatok esetében meredekebben csökken. A hét hálózatban (balról jobbra) 78, 31, 42, 92, 25, 29 és 25 faj volt. Mindkét tengely logaritmusos beosztású [Williams és mtsai (2002) nyomán módosítva].

amint növekedik a szintek száma, úgy nő a „zavarást” követő visszatérési idő is (19.TA1/12a. ábra). A kétszintű lánc a futtatások felében igen gyorsan visszatért az első öt időegység alatt, a háromszintű esetében ez már csak 5% volt ugyanannyi időegység alatt, a négyszintűnél pedig a visszatérés a futtatások kevesebb, mint 1%-nál jelentkezett. A fenti modell tehát azt mutatja, hogy minél több nódusz van egy láncban, annál nehezebb és lassabb az eredeti állapot elérése „zavarást” követően. Ezt a modellt Sterner és mtsai (1997) újra vizsgálták és megállapították, hogy az eredmény artefaktum. Pimm és Lawton az alábbi matematikai összefüggés alapján modellezte:

$$\frac{dN_i}{dt} = N_i(r_i + \sum_{j=1}^n a_{ij}N_j),$$



19.TA1/12. ábra. A láncosság hatása a visszatérési időtartamra. A visszatérési idő (azaz a „zavarást” követően eltelt idő, amely az eredeti állapot visszaállításáig szükséges) gyakorisági eloszlása három típusú táplálkozási lánc esetén: (a) négy trofikus szint, egy faj szintenként; (b) három trofikus szint, két faj a legalsó szinten; (c) két trofikus szint, három faj a legalsó szinten. A vízszintes tengelyen mesterségesen választott időegység van. A függőleges tengelyen a visszatérési idő „zavarást” követő százalékos eloszlása. Például az (a) ábrán 0,5% tért vissza az első 5 időegység alatt, a (c)-n ezzel szemben kb. 50%. A számok (34, 9 és 0,1%) azon futtatások százalékát jelzik, amelyeknek több, mint 150 időegységre volt szükség a visszatéréshez [Pimm és Lawton (1977), valamint Morin (2011) nyomán módosítva].

ahol N_i az i -edik faj populációmérete, r_i az i -edik faj populációnövekedési rátája és a_{ij} a j faj *per capita* hatása az i fajon. Fontos, hogy a nevezett szerzők anélkül, hogy tudomásuk lett volna róla, az egyszerű lineáris hálózatok alkalmazásával az i -edik faj intraspecifikus negatív hatását (denzitásfüggést) építették be a modellbe, ami nem tette lehetővé a láncosszótól való megkülönböztetését, mert zavarás nélkül is eleve rövidebb láncokat hozott létre. Ez egyben a stabilitást is jelentette a rövidebb láncú hálózatok számára. Sterner és mtsai úgy kísérelték szétválasztani a két hatást, hogy miközben a láncosszót változtatták, az intraspecifikus negatív hatást nemcsak a bazális fajon engedélyezték, hanem változtatták a lánc mentén is. Az eredményeik szerint, ha például egy négy fajtól álló, négyszintű láncban az intraspecifikus hatás a 3. és 4. szinten volt, akkor a visszatérési idő 18 egység volt, míg, ha valamennyi

szintet érintette, akkor csak 3 időegység, ami az előbbtől szignifikánsan különbözött. Többféle variációban is elvégezve a modellezést, Pimm és Lawton eredményével ellentétes következtetést vontak le: amennyiben meghatározzák azt, hogy hány szint gyakorolhat negatív hatást a saját populációméretre, akkor a **hosszabb láncok mutatnak nagyobb stabilitást**.

A topológiai analízisek kritikája

A Cohenék által használt táplálkozási hálózatok analízise alapján megállapított szabályszerűségek kritikájára a hálózatok alacsony felbontási szintjei adtak alapot. A ma ismert hatalmas, több ezer fajt magában foglaló hálózatok, valamint a részletes fajleltárok ismeretében több topológiai megállapítást kétségbe vontak. Nem segítette a megértést May (1973a) fontos stabilitási modelljéből levont és helytálló megállapítás (a konnektancia és fajszám hiperbolikusan csökkenő összefüggése) sem, amely a „józan ész” logikájával ellentétes volt (20.2.1.1). Hasonló kételkedés kísérte a kapcsolatszám és fajszám függvény lineáris viszonyát, valamint a C-S kapcsolatot.

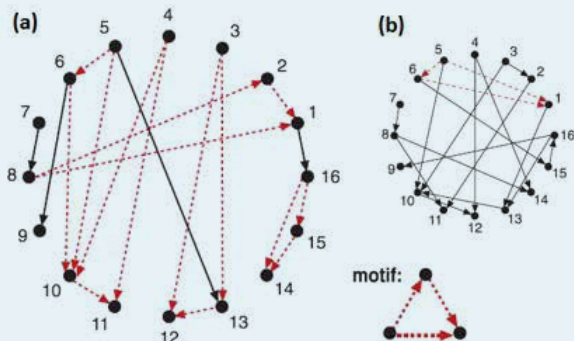
A kritikák erőteljesen ösztönözték a kérdéses hálózati karakterisztikák újrvizsgálatát az alaposabban feltárt hálózatok segítségével. Ebben nagy szerepe volt a Gary Polis (1991), az 1990-es évek prominens kutatója, által feltárt kaliforniai Coachella-völgy táplálkozási hálózatából nyert adatoknak. A hálózatban 174 edényes növényfajt, 138 gerinces állatfajt és 55 pókfajt, több ezer egyéb ízeltlábú fajt (atkákat és parazitoidokat is beleértve) és fonálférgeket mutatott ki. A vizsgálatban 30 funkciós csoportot azonosított. Meglepődve tapasztalta az omnivoria, kannibalizmus és az egy fajra eső kapcsolatdenzitás magas (az utóbbi esetében 10) értékeit. Ez és hasonlóan részletes hálózati vizsgálatok [Ythan mocsár (Skócia), Little Rock Lake (USA) és mások] vezettek el azokhoz a felismerésekhez, amelyeket a 19.TA5-ben ismertettünk.

A hálózati mátrixot a jelenlét vagy hiány (1/0) adatok miatt bírálták, amelyek nem eléggé pontosan írják le a valóságos hálózatok kölcsönhatásait. Ennek kiküszöbölésére ma már **abundancia**-adatokat használnak a cellákban, azonban a korábbi mátrixok elemzésére is fejlettebb módszereket alakítottak ki. Külön problémát jelentettek a hálózati katalógusok alacsony felbontási szintje miatti „fajösszevonások” és az új, részletes hálózatokban végzett utólagos csoportosítások (táplálkozási típus, funkcionális szerep stb.) által okozott mintázat eltérések. A táplálkozási lánc, a hálózati szintek számát illető és más statisztikák igen érzékenyek ezekre az összevonásokra. Így, egyes vélemények szerint, a Cohen-féle hálózati karakterisztikák egy része műtermék. Az értékelésnél ne feledjük el, hogy:

4. az ökológiai vizsgálatokban az általános érvényű szabályok ritkák vagy nem is léteznek,
5. a megállapítások érvényességi köre csak kísérletesen validálható, de a hálózatok bonyolultsága következtében ilyen kísérletek nem vagy nehezen végezhetőek.

19.TA2 MOTIF MINT A HÁLÓZAT ELEMI SZERKEZETI EGYSÉGE

A **motif** olyan univerzális, a kapcsolatokat kimutató **szerkezeti mintázat** a hálózatokban, amelyet nem a vizsgálat céljára választanak ki, hanem alkalmas algoritmusokkal kimutatnak, mert a véletlennél nagyobb gyakorisággal fordul elő ökológiai hálózatokban. A táplálkozási hálózatokban ilyen például egy 3-nóduszt magában foglaló hurok (19.TA2/1. ábra). A biokémiai,



19.TA2/1. ábra. Motif, az elemi hálózati szerkezeti egység (egy három tagból álló hurok) egy valós hálózatban (a) és ennek egy randomizált változatában (b). A fekete pontok a nódusok, a piros szaggatott vonalak jelzik a motifokat. Látható, hogy a valós hálózatban jóval gyakoribbak, mint a randomizáltban [Milo és mtsai (2002) nyomán módosítva].

neurobiológiai és mérnöki hálózatokban is megfigyelhető egység (Milo és mtsai 2002). A motiftól különbözik a guild és funkcionális csoport, amelyek az ökológiai hálózatoknak olyan alapegységei, melyek a hasonló viselkedésű és hasonló/azonos forrásokra specializálódott fajok csoportjai. Ebben az értelemben az utóbbiak nem szerkezeti, hanem funkcionális szerkezeti egységek.

19.TA3 LÉPTÉK ÉS INVARIANCIA AZ ÖKOLÓGIAI HÁLÓZATOKBAN

Ismeretes, hogy a lépték térbeli kiterjedtségre utal. Az ökológiai hálózatokkal összefüggésben a lépték a hálózatok **fizikai méretét** (mértékegységekben meghatározható kiterjedtségét) jelenti. Tudjuk, hogy ez szubjektív meghatározottságú (Bevezetés III). Az **invariancia** azt jelenti, hogy valamilyen paraméter nem változik, annak ellenére, hogy az ökológiai hálózatok eltérő számú fajt tartalmaznak, vagy eltérő kiterjedtségűek, más szóval eltérő léptékűek.

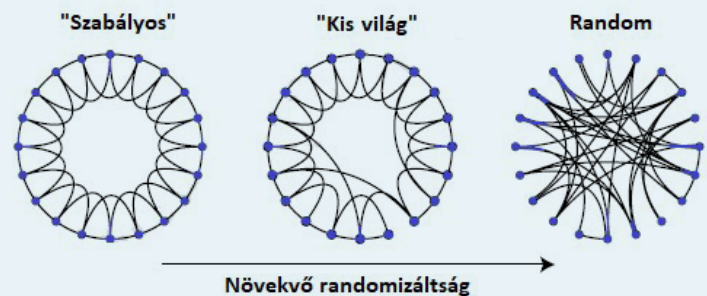
Az invariancia lehetősége korán felmerült. Egyesek ezt eleve kétségbe vonták (Schoener 1989), mert a ragadozókra és zsákmányokra irányuló kényszerfeltételek megakadályozzák és éppen fordítva, léptékfüggőséget okoznak. Kiderült azonban, hogy a léptékhez való viszony – nem véletlenül – a hálózat

méretével függ össze. A **kis hálózatok** (kevés fajjal és rossz felbontási szinttel) léptékfüggőnek, a **nagyok** (több ezer fajjal és jó felbontással) **léptékfüggetlennek bizonyultak**.

A léptékkel összefüggésben az alábbi kérdések merülnek fel:

- Van-e „nagy” és „kis” hálózat?
- Megtartják-e a hálózatok egyes sajátosságait a lépték változásával (vagyis léptékfüggetlenek, invariánsok)?
- Az invariáns jelleg a táplálkozási hálózat felbontási szintjével függ össze?

Az első kérdésre azt válaszolhatjuk, hogy **nincs nagy és kis hálózat**. A méret vagy kiterjedtség a vizsgálat céljára kiválasztott közösségtől és az abban található fajszámtól függ. Minden vizsgált hálózat alhálózat, modul, amely egy nagyobb hálózat része. Ebben az értelemben az ökológiai hálózatok lépték-invariánsok (Rossberg 2008). Természetesen az élőhely fizikai izoláltsága, például egy sziget esetében, látszólag határt szab a hálózat méretének, azonban ebben az esetben is lehetséges be- (immigráció) és elvándorlás (emigráció) vagy általánosságban megtelepedés (kolonizáció), ami nagyobb hálózatokkal való kapcsolatra utal. Ellenben léteznek ún. „**kis világok**”, amelyek Watts és Strogatz (1998) modellje szerint a teljesen szabályos és a random gráfok között helyezkednek el (19.TA3/1. ábra): ez azt jelenti, hogy a szabályos hálózatnak



19.TA3/1. ábra. Különböző táplálkozási hálózati típusok, melyeket táplálkozási hálózatok matematikai modellezésére alkalmaznak. A modellezés során egy szabályos hálózatban szabálytalanságokat hoznak létre, amelyek a teljesen random hálózat irányába haladnak. Egy közbülső állapot a „kis világ”, amely a nódusok aggregáltsága tekintetében a szabályosra, a rövid nódus távolságokra nézve viszont a random hálózatokra hasonlít. Ilyen mintázatot mutat például a fejlődésgenetika egyik „háziállatának”, a *Caenorhabditis elegans* fonálféregnek az idegrendszere [Watts és Strogatz (1998) nyomán módosítva].

megfelelően a nódusok (fajok) nagyfokú csoportosulást (klasztereződést), a random szerint pedig rövid kapcsolathosszokat mutatnak. Ide tartozik az ismert „6-személy távolság” modell, de a fertőző betegségek is hatékonyabban terjednek egy kis világ hálózatban, mint a szabályosban. Az ökológiai hálózatok vonatkozásában ez a kérdés azonban nem egyértelmű (Dunne és mtsai 2002a, Dunne 2006), mert ha egy bizonyos kapcsolatszámot túllépnek, már nem érvényes rájuk ez a modell (vagyis a táplálkozási hálózatok nem léptékfüggetlen „kis világok”), még annak ellenére sem, hogy a topológiájuk megegyezik a hálózatok ezen alcsoportjának

sajátosságaival. Néhány ökológiai hálózatról ui. azt állították, hogy – valószínűleg méretük következtében –, megfelelnek a „kis világ” kritériumoknak. Például Solé és Montoya (2001) három ismert táplálkozási hálózatról (Ythan sós-mocsár, Little Rock Lake és Silwood Park, 19.TA1/1. táblázat), Woodward és mtsai (2008) pedig a dél-angliai Bere patak esetében mutatták ki, hogy összhangban vannak a „kis világ” modellel (csoportképzés és rövid útvonalak tekintetében). A „kis világok” fontos stabilitási tulajdonsága az, hogy a random fajeltávolításokra nézve igen robusztusak, ellenben mivel kevés, de nagyszámú kapcsolattal rendelkező nódusz köré szerveződő hálózatok, ezen nódusok célzott eltávolítása katasztrofális hatású. Több esetben kimutatták, hogy a nagy konnektivitással rendelkező fajok eltávolítása jelentős hatásokkal jár a közösségekre nézve (pl. Jordán és mtsai 1999, Borer és mtsai 2002).

A második és harmadik kérdés összefügg, mert a táplálkozási hálózat részletessége (felbontási szintje) lényegesen befolyásolja azt, hogy a hálózati sajátosságok változnak-e a hálózat méretével. (Ebben az értelemben egy elégtelen felbontási szinttel végzett vizsgálat eredménye, ti. a léptékfüggőség, műtermék.) Például a kapcsolatdenzitás (L/S) invarianciát mutat, ha elégtelen a hálózati felbontás szintje. Sugihara és mtsai (1989, 1997) szerint a táplálkozási lánc hossza, a kapcsolatdenzitás, a fajarányok és a merev hálózati kapcsolatok száma invariáns a felbontási szintekre nézve. A legtöbb **invariancia vizsgálat azonban a konnektanciára vonatkozik**. A konnektancia kisméretű hálózatokban léptékfüggő, közepes és nagy hálózatokban léptékinvariáns lesz (Hawkins és mtsai 1997, Song és mtsai 2005 és 8.TA4). Például az Ythan sós-mocsár táplálkozási hálózatában az az alhálózat, amely csak a fajok 21%-át tartalmazza, az összes hálózati kapcsolat 74%-át tartotta fenn és nem korrelált a fajgazdagsággal (Melián és Bascompte 2004), de ez nem zárja ki, hogy fajszegény és fajgazdag hálózatok egyaránt jól kapcsolatosak legyenek (Vermaat és mtsai 2009). Más vizsgálatok szerint azonban a konnektancia csökken a hálózat fajszámának növekedésével. Ezek az összefüggések azért fontosak, mert S és C kapcsolata (May 1973a) jelentősen változik a felbontás mértékével és a táplálkozási hálózat típusával (pl. szárazföldi vagy vízi). Ezek felülírhatják a két tényező hiperbolikus kapcsolatának dogmatikus tételét (20.2.1.1). Dunne (2006) szerint univerzális értelemben a táplálkozási hálózatok nem mutatnak léptékinvariáns tulajdonságokat, éppen ellenkezőleg, léptékfüggőséget, amit az L és S viszonya tükröz látványosan.

19.TA4 A TÁPLÁLKOZÁSI HÁLÓZATOK MODELLEZÉSE

A táplálkozási hálózatok modellezésének kérdésével csak érintőlegesen foglalkozhatunk, azonban jelentőségük igen nagy. **A modellek valószínűsíthetők az észlelt mintázatokat és a lehetséges mintázatokat**, ugyanis kísérletek kivitelezése nehéz ilyen bonyolult és kiterjedt rendszerekkel.

Ezért az eddig megismert hálózatok tulajdonságai alapján készülnek modellek (nem véletlenül nevezik ezeket fenomenológiai, az észlelt jelenségeken alapuló modelleknek), melyek jóslásai ellenőrizhetők a későbbiekben. Az alábbiakat alapvetően Stouffer (2010) munkája alapján ismertetjük.

19.TA4.1 Statikus modellek

A statikus jelleg a faj és egyedszám állandóságát jelenti. A statikus modellek a 19.2.2 pontban tárgyalt táplálkozási hálózatok szabályszerűségeit veszik figyelembe és niche-elméleti koncepciót alkalmaznak, többek között éppen azt, hogy a természetben a táplálkozási hálózat topológiája, vagyis az egyes elemek [populációknak (fajoknak) megfelelő nódusok] összekapcsoltsága nem random történik, hanem a funkcionalitáson kívül a testtömeg és más kényszerek eredménye. A statikus modelleknek három fő és több alváltozata ismert (Allesina és mtsai 2008, Stouffer 2010).

A „kaszád” modell

Ez a modell az első próbálkozás a szerkezet és a dinamika egyesítésére. Ebben az esetben a „kaszád” jelentése kissé eltér a főszevegben leírtaktól. A táplálkozási hálózatban felfelé haladva a testtömeg egyre nagyobb, vagyis egy alsó szinten található szerkezet nem fogyaszthat el egy felette lévő. Ez a modell a táplálkozási hálózat működését elsősorban a **felülről háromszöges jellegre** alapozza. A zsákmányfajok egy forrástengelyen (szinten) helyezkednek el és a ragadozó ezek közül választ véletlenszerűen, azonos valószínűséggel. Ezen alapul a „kaszád” modell másik fontos feltételezése, az **ekviprobabilitás**. A modell statikus, random gráfot és csak két résztvevő közötti kapcsolatot vesz figyelembe, a fajszámot és a kapcsolatdenzitást használja. Bár a valóságot ez közelíti a legkevésbé, bebizonyította, hogy több hálózati szerkezeti tulajdonság nem véletlen, hanem egyszerű szabályok eredménye (Dunne 2006). A modell matematikai leírását lásd Neubert és mtsai (2000) közleményében.

A niche-elméleti modell

Rokon természetű az előbbivel, annak részben alternatívája (Williams és Martinez 2000, Stouffer 2010). Bonyolultabb elrendezést és olyan kényszerfeltételeket állít, amelyek meghatározzák, melyik faj fogyaszthat egy másikat. A ragadozó összes zsákmányfaja itt is egy niche-dimenzió mentén található, a zsákmányfajoknak adott értékük van (ragadozóhoz rendelkezhetők), és a ragadozó csak egyetlen zsákmány mérettartományból fogyaszthat. A zsákmányfajoknak nincs kitüntetett jellegük, a ragadozó választása véletlenszerű ebben az esetben is. Ez a modell azonban csak intervallum-hálózatokat képes létrehozni. Ezek, amint láthattuk (19.TA1/8. ábra) egydimenziósak és a testtömeg-hierarchiára utalnak. Annyiban nagyobb a modell realitása az előzőénél, hogy jobban reprodukálja a már leírt táplálkozási hálózatokat.

A hierarchikus niche-elméleti modell

Az előbbi modellel szemben itt a valós, jól felbontott hálózatok nem intervallum jellegűek és a feltételezett forrás-folytonosság (a zsákmányok elrendezése egy niche-dimenzió mentén) sem reális. Emiatt „táplálék-megszakadásokat” vesznek figyelembe. Az így készült modell az előbbi egy változata, amely még közelebb jut a valósághoz. Alapja az az elgondolás, hogy minden fogyasztó étrendjét a filogenetikai kényszerek és az adaptációs képesség határozzák meg (Cattin és mtsai 2004, Stouffer 2010). A modell a fogyasztók rokonsági viszonyait is figyelembe veszi, emiatt **egymásbaágyazott** (nested) jellegű és hierarchikus. A táplálékfajok fogyasztásához azonban adaptációs mechanizmusok vezetnek. Például a Pápua Új-Guinea területén élő gyümölcs-galambfajok hasonló fiziológiai (emésztőrendszeri) kényszerek következtében, nemcsak alkalmazkodtak a különböző növényi anyagokhoz, hanem anatómiai (csőrméret) tulajdonságaik miatt aktívan szelektálnak a gyümölcsméreték között.

19.TA4.2 Dinamikus modellek

A dinamikus modellek nemcsak a résztvevő populációk méretváltozásait, hanem fajok belépését (invázió) és kihalását (extinkció), valamint a táplálkozási viselkedést is figyelembe veszik. Érthető módon az utóbbiak bonyolultsága miatt a modellek kidolgozása csak a kezdeti lépéseknél tart.

19.TA5 A FUNKCIONÁLIS TÁPLÁLKOZÁSI HÁLÓZATI KONCEPCIÓ

A coheni táplálkozás hálózati szemlélet ellentmondásai, melyek főként a hálózatok elégtelen felbontási szintjéből adódtak, a korai modellek egyszerűsítő megközelítései, valamint az új és nagyobb részletességű hálózatok megismerése, együttesen vezettek az 1990-es években paradigmaváltáshoz. Ennek vezéralakja a már említett Gary Polis volt, aki több nagy hatású közleményben kritizálta a klasszikus hálózati modellt. Alább Donald Stronggal közösen írt cikke (Polis és Strong 1996) alapján ismertetjük az új hálózati koncepciót.

A szintek nem szükségesek

A **szintek helyett**, a pontosság növelése érdekében, a következő új fogalmakat javasolják: (a) **trofikus pozíció**, amely arra utal, hogy hány energia átvitel zajlott le a bazális forrás (növények vagy detritusz) és a fajok vagy trofikus csoportok között. (b) **trofikus faj v. csoport** kifejezések olyan fajok vagy fajcsoportokat jelölnek, melyeknek dinamikája hasonló, mert ugyanazok a forrásaik és predátoraik. Az életciklus omnivoria (lásd alább) ebben az értelemben például egy trofikus csoportot jellemez. Yodzis és Winemiller (1999) trofikus fajokat csoportosító eljárásokat közöl. (c) **funkcionális csoport**, amely olyan taxonok csoportja, melyek hasonló szerepet töltenek be valamilyen közösségi tulajdonság fenntartásában. (Ez a guildekkel való rokonságot jelenti.)

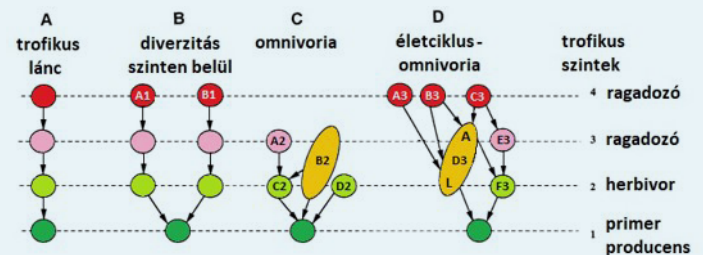
Az omnivoria jelentősége

Az omnivoriáról **korábban kialakított felfogás** meglehetősen negatív képet adott. Ebben jelentős mértékben közrejátszott May-modellje, melyben lineáris LV-modelleket alkalmazott (20. fejezet). Az 1970-es évek ökológiájának két meghatározó alakja, Pimm és Lawton (1978) vizsgálta az omnivoria szerepét (első-sorban a hálózati stabilitásra gyakorolt hatására nézve) négy fajt tartalmazó, négy szintű, természetes táplálkozási hálózatokhoz hasonló modellekben (összesen nyolc modellhálózat), amelyekben az omnivoria különböző gyakorisággal (max. 3) fordult elő. A hálózati (lokális) stabilitás kritériuma a „zavarás” utáni visszatérési idő hossza volt. Az eredmények azt mutatták, hogy

- amint növekedik az omnivoria mértéke a hálózatokban, egyre több instabil modell jelenik meg;
- ha csak egy omnivor szervezet van jelen, akkor a stabilitás attól függ, hogy hány és mely szinteket érinti;
- a parazitoid hálózatok kivételt jelentenek, ezekben gyakori az omnivoria és mégis stabilisak (lásd alább).

Összességében arra következtettek, hogy az **omnivoriával** növekedik a konnektancia, azonban a **trofikus rendszer stabilitása csökken**. Megjósolták, hogy a nagyszámú omnivor fajt tartalmazó hálózatok és az egynél több szinten táplálkozó omnivorok a természetben ritkák lehetnek, mert általában a trofikus rendszerekben stabilitást tapasztalunk. Ezek a következtetések hosszú időre meghatározták a gondolkodást és csak a táplálkozási hálózatok részletes vizsgálata cáfolta meg ezeket az állításokat.

Az **omnivoria** (19.TA5/1C. ábra) az **új értelmezésben** az egynél több szinten való táplálkozást jelenti. A táplál-



19.TA5/1. ábra. Az omnivoria (C) és életciklus omnivoria (D) a klasszikus táplálkozási lánc (A) összehasonlítva. A B alábbi olyan esetet jelöl, amikor ökológiailag elkülönülő csoportok eltérő táplálékpreferenciát mutatnak ugyanazon a trofikus szinten. A C alábbi B2 jelű fogyasztó két szinten használja. A D alábbi az L (lárvá) és A (adult = felnőtt egyed) fejlődési alakokat jelöl, amelyek méretben is különbözhetnek [Persson és mtsai (1996) nyomán módosítva].

kozási hálózatokról gyűjtött adatok azt bizonyították, hogy igen gyakori jelenség. Legegyszerűbb formája az **intraguild predáció**, közismerten széles körben elterjedt a **detritivoria**, **szaprofágia** esetében, azonban gyakori a felsőbb szintű (ragadozók) körében is. Sőt megfigyelhető a csúsragadozóknál is opportunista viselkedés formájában, például dögevés, vagy a detritivorok fogyasztása, vagyis nem feltétlenül rögzült stratégia. Ez gyakran jelentős inputhoz juttatja a

ragadozókat, amelyek azután aránytalanul erős hatást gyakorolnak a herbivorokra. A tengerpartokra kisodort, esetenként rendkívül jelentős mennyiségű elhalt szerves anyagon abundáns detritivor populációk találhatóak, ezeken pedig a szárazföld felől kilátogató ragadozók táplálkozhatnak. Az omnivoria egy speciális és gyakori formája az életciklus omnivoria (19.TA5/1D. ábra). Ekkor azt figyelhetjük meg, hogy az egyedfejlődés korai és későbbi szakaszaiban, vagy éppen szezonálisan, más-más forrást használ egy élőlény. Az előbbi gyakori eset a kétéltűek (pl. ebihal *versus* felnőtt béka), vízi makrogerinctelenek (pl. szitakötő lárva és kifejlett egyed táplálkozása), az utóbbi a fiókákat nevelő magevő madárfajoknál, vagy az egyébként rovarevőfajok téli forráshasználatában fordul elő a mérsékelt égövben. A tengeri táplálkozási hálózatokban gyakoribb az omnivoria, mint másutt.

Az életciklus omnivoriának legalább kétféle hatása van: vagy megakadályozza a kaszkád hatások kialakulását, vagy felfokozza azokat, mert a folyamat itt is hasonló az idegen, külső térből érkező tápanyag (allochton szubvenció) által előidézett helyzethez. A vaglyagosság arra utal, hogy annak a fejlődési alaknak, amely táplálékot vált, aszerint fog változni a hatása, hogy milyen eltartóképesség szintű környezetből érkezik és hová jut. Igen sok példa mutatja, hogy a stádium-specifikus forrás-szintek jelentősen változnak és hatással vannak a szóban forgó stádium denzitására. Az élőhelyfüggő produktivitás és mortalitás kiegyensúlyozatlansága az egyik jelentős evolúciós erő a metamorfózis és élőhelyváltás kialakításában (pl. migráló halfajok édesvíz és tenger viszonylatában). A stádium-specifikus források jelentős mennyiségi vagy elérhetőségi különbségei következtében lárvastádiumoknál gyakran limitál a táplálék, a kifejlett korcsoportban viszont nem.

Az omnivoria a hálózati modellekben is stabilizáló hatású, amennyiben a kölcsönhatási erők nem erősek [és nem lineáris modellezést alkalmaznak (Holyoak és Sachdev 1998)]. Mindezt egyséjtűekkel végzett 3-szintes mikrokozmosz kísérletekben is megerősítették. A kritikus tényező az omnivoria szerepében is a kölcsönhatási erők intenzitása. Ebből a szemzőből tekintve a Pimm és Lawton-féle (1978) modell is igaz lehet, mert a random összeállítású hálózataikban erős kölcsönhatások keletkeztek, melyekről már ismert, hogy destabilizáló hatásúak. Az omnivoria stabilizáló hatása más módon is jelentkezhet: forráshiányos tavakban az omnivoria növekedése vertikálisan megrövidíti a táplálkozási láncot és ezzel az energia útját, ami stabilizáló hatású (France 2012).

Az áramló energia nagysága félrevezető lehet

Amint azt már említettük, a lindemani trofodinamikai szemlélet háttérbe szorult, többek között azért is, mert az áramló **energia** mennyisége és a kifejtett trofikus hatás között sokszor nem mutatható ki arányosság. Kulcsfontosságú szereplők, például predátorok, gyakran csak kisebb energiamennyiségek átviteléért felelősek. Egy vizsgálatban azt

találták, hogy patkányok kizárása után a táplálékukban szereplő gyíkpulációk mérete 3-30-szorosára emelkedett, bár a patkányok étrendjében csak 3%-kal részesedtek, tehát elég csekély energia adódott át. Hasonlóan, szinte lehetetlen megmérni a paraziták által „mozgatott” energia mennyiségét, mégis feltételezik, hogy a paraziták populációdinamikai hatása igen jelentős. Energetikailag „gyenge” hatások is fontosak lehetnek.

„Külső támogatás”

Korábbi ismeretek alapján tudjuk, hogy a természetes rendszerek nyitottak, a környezetüktől nem elszigeteltek és sokféle hatás éri őket. Nemcsak élőlények lépnek be rendszerekbe vagy hagyják el azokat, hanem a már elhalt szerves anyag is, változatos formában. Szél, víz segítségével és más utakon az **idegen térből érkező** anyagok átlépik élőhelyek határait és felhasználásra kerülnek. Legegyszerűbb formában egy erdőt átszelő vízfolyásba hulló falevelek szolgálhatnak allochton támogatásként, mint ahogy azt Wallace és mtsai (1997) munkája mutatja. Ez DeAngelis (1992) szerint a donor kontrolláltság archetípusa. A korábban felvázolt HSS és EEH elméletekkel ez a tény szöges ellentétben áll, mert a nevezett elméletek az *in situ* produktivitás elvére épülnek. Mivel az allochton szubvenció valós jelenség, a táplálkozási hálózatok dinamikájából való kizárása nem elfogadható. Különösen jelentőssé válik a hirtelen megjelenő és nagy mennyiségű, például mezőgazdasági területekről származó, allochton anyag beáramlása. Ez ui. az „eltartó képesség növelése paradoxont” hozza létre, amely destabilizáló hatású és a csúcscsoport kihalását eredményezheti. Például vadludak táplálkozása Új-Mexikó (USA) mezőgazdasági területein naponta 300 kg nitrogént és 30 kg foszfort juttat egy 50 ha-os természetvédelmi terület sekélyvizű részére, ahol éjszakáznak. Ez az ottani belépő nitrogén 40 és a foszfor 75%-a (Jefferies 2000). Természetesen az adatok függenek a populáció méretétől és más körülményektől. Hasonlóan az előbbi példához, a Kaliforniai-öböl ún. „madárszigetein” kulcsfontosságú, a tengerből származó, elsősorban elhalt szerves anyag (tetemek, guano) bejutása az önálló produkcióra nem képes ökoszisztémákba (19/7. ábra). Sánchez-Piñero és Polis (2000) 27 madárszigeten vizsgálta a tengeri madarak direkt és indirekt hatását a szerves anyagon élő gyászbogarak (Tenebrionidae) populációira. A madártemetek (akár 100 g/m² nagyságrendben) és a guanó (a fészkelési helyeken a terület kb. 30%-át borítva) a szigeteken szignifikánsan növelték a gyászbogarak populációdensitását. A kívülről érkező anyagok jelentőségének vizsgálatára kiválóan alkalmasak a stabil izotópok. Két tó vizébe naponta adagolt jelzett NaH¹⁵CO₃-ból származó szénizotóp visszamérése azt mutatta, hogy a szemcsés szerves anyag (POC) 40-55%-a, a zooplankton biomasszájának 22-50%-a ebből a vegyületből, vagyis „kívülről” származott (Pace és mtsai 2004). Több tényező is módosítja az egyik élőhelyről a másikba jutó szerves anyag elérhetőségét (ezek ugyanannak a táplálkozási hálózatnak a kompartmentjei is lehetnek). Ilyenek például

szomszédos hálózatokban szezonálisan változó produkció, növényfajok avarjának lebonthatósága közötti különbség, a bejutó szerves anyag mennyisége, mely a fajgazdagságot befolyásolja stb.

A detritusz jelentősége

A **detrituszképződés** óriási mértékű. A szerves anyag detrituszba jutó legnagyobb része a primer produkcióból származik, amelynek átlagosan 10 (1-50)%-át fogyasztják el herbivorok. A megmaradó rész nem halmozódik fel, hanem a detritivorok tápláléka lesz. Mint az ismeretes, a detritivorok tevékenysége igen jelentősen befolyásolja a növényi produktivitást: például 10%-os csökkenés a detrituszban 50%-os növényi biomassa csökkenést okozhat. A HSS elmélet egyik hibás feltevése az, hogy a magasabb szintek függetlenségét feltételezi a detritivor tevékenységtől. Valójában a hatások átnyúlnak mindkét irányban. Ez azt jelenti, hogy a magasabb szintekről is kerül szerves anyag a detritivorokhoz, tehát nem kizárólagosan a növényi produkció a táplálékbázisuk. Másfelől, a magasabb szintek ragadozói nemcsak a közvetlenül alattuk található szinttel, hanem a detritivorokkal is táplálkoznak. Vizsgálatok szerint arthropoda predátorok zsákmányuk 39-57%-át is nyerhetik a detritivorok közül. A szinteken átnyúló hatást „**detritusz söntnek**” is nevezhetjük, mert „rövidre zár” kapcsolatokat. Stabil izotópos vizsgálatok kimutatták, hogy a generalista ragadozók, például juvenilis farkaspókok (Lycosidae) előszeretettel vadásztak az elhalt szerves anyagon növekedő gombákat legelő ugróvillásokra (Oelbermann és mtsai 2008). Oksanen és mtsai (1997) felhívták a figyelmet arra, hogy a detritusz sönt csak improduktív (pl. tundra) élőhelyeken jelentkezik, produktívabb rendszerekben ritkább.

A donor kontrollált rendszer gyakori

A HSS- és EEH-modellek egyaránt azzal a feltételezéssel élnek, hogy a hatások a szintek között erősek és egyidejűek, valamint valamennyi hatást (a herbivoria kivételével) a fogyasztó szabályozza, és lényegileg csökkenti a forrásokat. Ha ezek nem teljesülnek, tehát a hatás gyenge, vagy donor kontrollált típusú, akkor a kaskád jelleg nem alakul ki vagy eltűnik. Polis és Strong (1996) azt hangsúlyozza, hogy az előbbiekkal ellentétben, a legtöbb kapcsolat **donor kontrollált** jellegű. Hawkins (1992) a parazitoidok populációdinamikai hatását elemző áttekintésében azt a következtetést vonta le, hogy az esetek több mint 50%-ra részleges vagy teljes donor kontrolláltság jellemző, vagyis nem denzitásfüggő a válaszuk. Szerinte a donor kontrolláltságnak alapvető feltétele, hogy (1) a parazitoidokat az alattuk lévő szint szabályozza, és (2) a parazitoidok hatása a gazdákon gyenge legyen. A megállapítás számtalan megerősítést nyert és azzal kap nyomatékot, hogy a parazitoidok száma a soksejtű szervezetek fajszerkezetének durván 1/4-ét teszik ki, ami igen jelentős arány.

Nemcsak a parazitoidok és gazdáik kapcsolata donor kontrollált jellegű. Minden olyan rendszer az, amelyben a fogyasztó nem befolyásolja a forrás megújulási sebességét. Amint az ismert, ez érvényes a lebontási folyamatokra, de a szárazföldi

herbivorok is – szemben a víziékkal – donor kontrollált körülmények között élnek. Ez a szárazföldi növényekben szélesan elterjedt MNA-eknek tulajdonítható, melyek a herbivorok fogyasztására nézve kényszerhelyzetet jelentenek. A herbivor vagy képes elfogyasztani az ilyen növényt, vagy nem, vagy csak kisebb részét fogyasztja el, vagyis nem szabályozza a növény egyedszámát. Ez természetesen nem zárja ki az időnkénti nagyobb növényi biomassa veszteséget. A vízi rendszerekben általában a fitoplankton nem (vagy csak néhány csoport) rendelkezik toxinokkal, ezért az irodalomban erre az **egységes fogyasztás** kifejezést használják, ami azt jelenti, hogy a zooplankton legelése egyformán érint minden fitoplankton fajt. Az EEH értelmében jelentkező donor kontrolláltságot a 19/12. ábra mutatja. A donor kontrolláltság egy 3-szintes rendszerben azt jelenti, hogy a herbivor és a növény kapcsolata és populációmérete nem változik akkor sem, ha a ragadozók száma csökken. Ezt több esetben tesztelték kisemlős rágcsálók (Oksanen és mtsai 1997). Természetesen mindez nem zárja ki az adaptálódott specialista herbivorok jelenlétét.

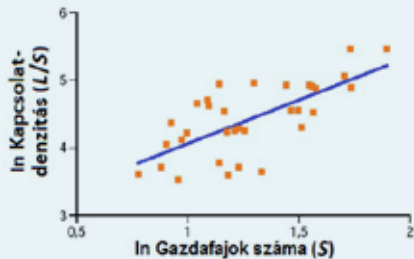
Donor kontrolláltságon alapuló modelleket először DeAngelis (1975) közölt. Ezekben a modellekben nincs interakciós erő, pontosabban nulla és bár nem mutatnak kapcsolatot a stabilitással, maguk stabilak, mert függetlenek a kapcsolatok számától vagy az omnivoria mértékétől.

A patogének, paraziták és parazitoidok kihagyása a táplálkozási hálózatokból

A 11. fejezetben tárgyaltuk a **patogének, paraziták és parazitoidok** óriási jelentőségét, mind a fertőzések gyakorisága, mind pedig a gazdaszervezetre gyakorolt hatásuk szempontjából. Fontosságuknak megfelelő tárgyalást azonban az ökológiai hálózatokban csak ritkán kapnak. Hatásukat általánosságban úgy fogalmazhatjuk meg, hogy a táplálkozási hálózatban az **energia újirányítására** kényszerítik a gazdákat. Nincs olyan élő szervezet, az embert és magukat a parazitákat is beleértve, melynek ne lennének élősködői. A szavannákon csúcsragadozó oroszlánnak legalább 2 ízeltlábú, 2 baktérium, 31 laposféreg, 6 protozoa és 10 vírus parazitája van (Lafferty és mtsai 2008). Az óceánokban a leggyakoribb kölcsönhatásfajta a parazitizmus, meglepően magas gazdaszervezetspecifikussággal. Például a vírus-gazda kapcsolatok kb. 40%-a specifikusnak tekinthető (Lima-Mendez és mtsai 2015). A valódi paraziták sokszor bonyolult életciklusa, hatásuk felmérésének nehézsége akadályozza a hálózati szerepük tisztázását. Több szinten is megjelennek a táplálkozási hálózatokban és jellegzetesen más-más fejlődési stádiumban. Az előzőekben láttuk, hogy a parazitoidok sok esetben donor kontrollált rendszerben működnek.

A parazitákat is figyelembe vevő hálózatok lényegesen eltérnek a „klasszikus” hálózatoktól. A **parazita-gazda hálózatok aszimmetrikusak**, ami a nagyfokú specializáltság következménye. A parazita fajok egy csoportja (pl. a tolltetvek) specifikusan táplálkozik a gazdák egy csoportján (pl. madarak), vagyis nem rendelkezik a ragadozók fent említett lehetőségével. Ennek elsősorban a kapcsolatok és kölcsönhatási erők

eloszlásában, a konnektancia és fajszám viszonyának alakulásában van jelentősége (Mouillot és mtsai 2008). A szerzők a világ 33 régiójából származó, a Didelphimorphia, Soricomorpha, Lagomorpha és Rodentia taxonokba tartozó kisemlősök és a rajtuk élő bolhák kapcsolatszámát, konnektanciáját, gazdaátfedését és táplálkozási niche-szélességet vizsgálták a fajgazdagság függvényében. A kapcsolatszám (19.TA5/2. ábra) lassabban növekedett, mint a gazdák fajszáma, ezért a szerzők szerint nem



19.TA5/2. ábra. A kapcsolatszám-denzitás kisemlősökön élő bolhafajok esetében. A szerzők szerint a világ 33 régiójából gyűjtött adatok alapján, az összefüggés nem követi a konstans konnektancia szabályt, mert a kitevő értéke 1,3. A szabály érvényesüléséhez a kitevőnek 1,54 felett kell lennie [Mouillot és mtsai (2008) nyomán módosítva].

a konstans konnektancia szabályt követve (19.4.1). A konnektancia meredeken csökkent a fajgazdagsággal és a bolhafajok csökkentették a gazdaátfedést, de nem csökkentették a specializációjukat. A gazdaátfedés csökkenése így csak a több gazda elérhetősége miatt következik be fajgazdag élőhelyeken.

Leaper és Huxham (2002) szerint azok a hálózatok, amelyek nem veszik figyelembe

a parazitákat, több mint egy nagyságrenddel túlbecsülik a kapcsolatdenzitást és a konnektanciát. A hálózatok topológiai változása a paraziták figyelembe vételekor általában a kapcsolatok számában vagy denzitásában és kisebb mértékű szerkezet módosulásban jelentkezik. Például a Muskingum-patak (USA) 30 méteres szakaszán felvételezett táplálkozási hálózatban, melyben halak, makrogerintelenek és paraziták szerepeltek, 14 laposféreg fajt találtak (a halfajok kb. 87%-a legalább egy parazita fajjal fertőzött volt). Topológiai analíziseket készítettek a paraziták figyelembe vételével és anélkül, valamint a parazita–parazita (P–P) és ragadozó–parazita (R–P) kapcsolatok kizárásával. Az eredmények a 19.TA5/1. táblázatban láthatók. A paraziták hálózatba illesztésével a teljes fajszám, kapcsolatszám és kapcsolatdenzitás növekedett, a konnektancia a várt módon csökkent (Hernandez és Sukhdeo 2008).

A kvantitatív hálózatok abundancia vagy biomassa adatokat használnak. A paraziták abundanciáját első-sorban a gazdaállat ellenálló

19.TA5/1. táblázat. A Muskingum-patak (USA) hálózati karakterisztikái a paraziták figyelembevételével és anélkül [Hernandez és Sukhdeo (2008) nyomán módosítva].

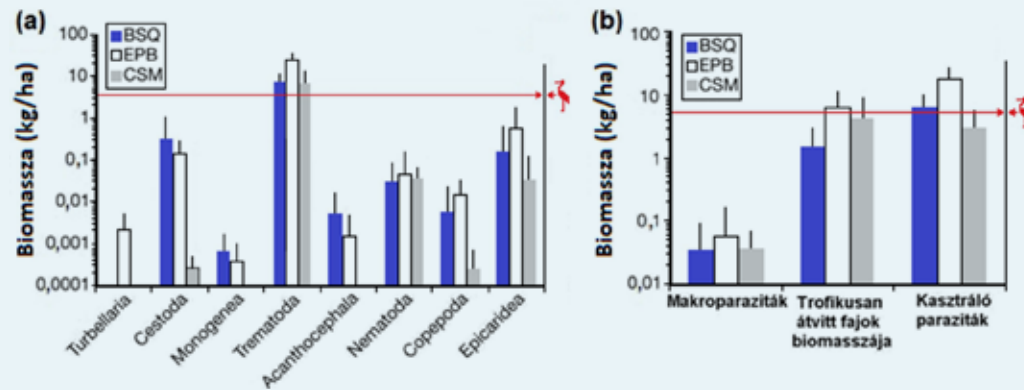
Variáció	Teljes fajszám	Kapcsolat-szám	Kapcsolatdenzitás	Konnektancia
Parazitákkal	62	282	4,55	0,073
Paraziták nélkül	47	201	4,28	0,091
P-P, R-P kapcsolat kihagyásával	62	282	4,55	0,095

képessége, a saját virulenciájuk, alternatív gazdák stb. limitálja, mert saját betegségeik, predátoraik, parazitáik ritkák vagy nincsenek. Mindez az EEH-modell feltevéseivel ellentétes. A parazitabiomassa becslése azonban nem könnyű. Lambden és Johnson (2013) eljárást fejlesztett ki 13 trematoda és cestoda parazita testtömegének meghatározására 5 életstádium esetében (csiga és kételtű gazdákból). A módszer alapján egy generalizált regressziós egyenlethez jutottak, amellyel a testhosszból becsülhető a tömeg. Az egyedi biomasszáik 0,368 és 320 μg között voltak. A patogének, ahová a növényi és állati mikroparaziták tar-

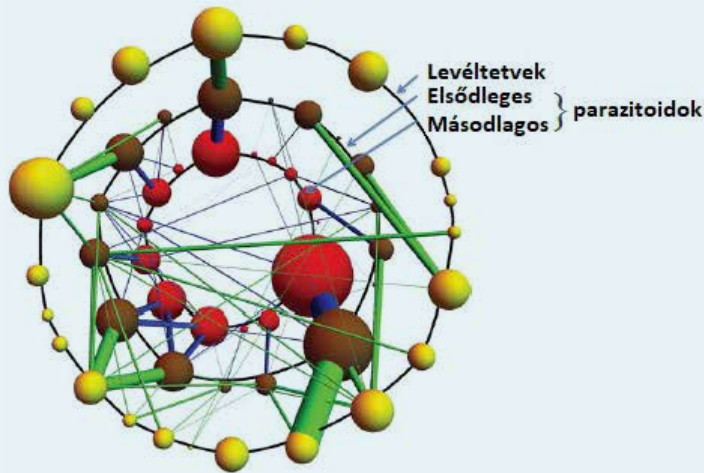


19/12. kép. A *Clonostomum metacercariae* trematodafaj metacercária lárvái egy békafej alsó állkapcsa körül
© Lambden és Johnson (2013), doi: 10.1002/ece3.635

toznak, biomasszája még jelentős mortalitás előidézése esetén sem számottevő. Ezzel ellentétben a makroparaziták (pl. parazita férgek) esetében jelentős biomassa értékeket regisztráltak.



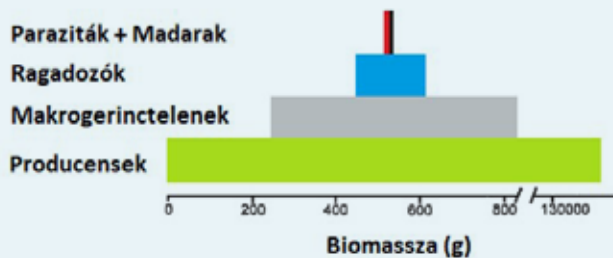
19.TA5/3. ábra. Állati paraziták biomasszája három kaliforniai sós-mocsárban: BSO = Bahia Falsa in Bahia San Quintín, EPB = Estero de Punta Banda és CSM = Carpinteria Salt Marsh. (a) A paraziták nagyobb taxonok szerinti biomasszája. (b) Funkcionális csoportok szerinti biomassa. A piros nyíl a madarak átlagos téli biomasszáját jelöli, amely a három hely átlagában kb. 4,1 kg/ha. Látható, hogy például a trematodák biomasszája ezt meghaladja, mivel a nem madarakban élő laposféregket is magában foglalja. A két ábra függőleges tengelyének kezdőpontja azért nem egyezik, mert az (a) ábra feltüntet olyan taxonokat is, amelyek biomasszája külön-külön nem éri el a 0,001 kg/ha értéket [Kuris és mtsai (2008) nyomán módosítva].



19.TA5/4. ábra. Kvantitatív hálózat megjelenítése levéltetű fajok, elsődleges parazitoidjaink és az elsődleges parazitoidokat parazitáló másodlagos (hiper-) parazitoidok között. A sárga gömbök a levéltetűfajok, a barnák az elsődleges és a piros színűek a hiperparazitoidok. A vonalak vastagsága a relatív abundanciákat jelzi. Láthatóan nem az összes levéltetűfaj rendelkezik elsődleges parazitoidokkal, viszont egyes parazitoidok hiperparaziták is lehetnek. Elképzelhető, hogy egy ilyen modul beilleszthető egy nagyobb táplálkozási hálózatba [McLean és mtsai (2016) nyomán módosítva].

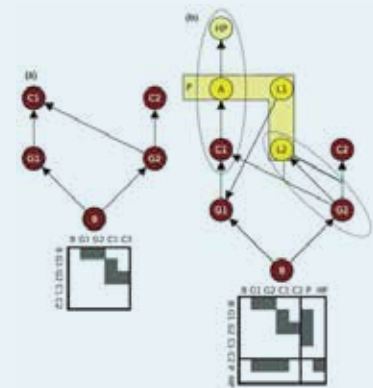
Három kaliforniai sós-mocsárban a szabadon mozgó trematoda parazita alakok egy év alatt mért biomasszája nagyobb volt, mint az összes többi parazitáé és több, mint a madárbiomassza, ami 4,1 kg/ha-nak adódott (Kuris és mtsai 2008, 19.TA5/3. ábra). Ezen érték alapján becsült teljes parazita biomassa csak a 70 ha-os Carpinteria sós-mocsárban több száz kilogrammra tehető. Kvantitatív gazda–parazita modult mutat be a 19.TA5/4. ábra.

A táplálkozási hálózatba illesztésükre többféle próbálkozás történt, azonban kevés sikerrel. Nincs külön „betegség” trofikus szint, ami a mikro- és makroparazita organizmusok jelentőségét kiemelné. A parazitákról keveset tudunk abban a vonatkozásban, hogy energetikailag mennyire jelentősek a táplálkozási hálózatok energia forgalmában. A fent közölt biomassa adatok ellenére is ez az aspektus valószínűleg nem jelentős. Az egyik



19.TA5/5. ábra. A Kuris és mtsai (2008) által a Bahia Falsa in Bahia San Quintín sós-mocsárban készített parazita felvételezés adatai alapján rajzolt Elton-piramis, amely az ebben az esetben csúcsragadozóként funkcionáló madarak mellé helyezi a parazitákat (piros oszlop). A paraziták biomasszája azonos vagy kissé nagyobb, mint a madaraké. Mivel minden szintnek vannak parazitái és az életciklus-omnivorია következtében ugyanazon parazita fajok fejlődési alakjai több szinten is megjelenhetnek, valamint testméretük kisebb a gazdákénál, az ábrázolás nem tükrözi a valós helyzetet [Sukhdeo (2010) nyomán módosítva].

próbálkozás (Sukhdeo 2010) Elton biomasszapiramidából indul ki, amelyet Lindeman energetikailag értelmezett. A paraziták biomasszáját ez a változat a piramis tetejére helyezi (19.TA5/5. ábra). Tekintettel arra, hogy minden szintnek van parazitája, továbbá a paraziták az omnivorokhoz hasonlóan több szinten táplálkoznak a fejlődési stádiumaiknak megfelelően, ez a megoldás nem kielégítő. Továbbá, még logikailag is hibás, mert az Elton-piramis a szinteken felfelé haladva az egyre növekvő testméret szerint szerveződik, ami a parazitákra nem áll. Egy további kísérlet a teljes hálózat négy alhálózatra bontása, amelyben a parazitákat háromféle kap-



19.TA5/6. ábra. Paraziták lehetséges elhelyezése a táplálkozási hálózatban. (a) Táplálkozási hálózat paraziták nélkül és (b) parazitákkal. B bazális, G legelő, C ragadozó, P parazita és HP hiperparazita fajok. A parazita adult stádium A, lárvális stádiumok L1 és L2, G1 és G2 pedig közös gazda. A sárga keret a parazita stádiumokat, az ellipszisek a parazitált állapotokat mutatják. Az adult parazita C1-ben él, a szabadon élő L1 lárvastádium C1-be kerülhet, ha az elfogyasztja G1-et, de C2 is véletlenül lenyelheti L2-öt. Az alsó ábrák a mi-mit eszik közösségi mátrixok. A források az oszlopokban, a fogyasztók a sorokban találhatóak. A jobb oldali mátrix 4 részre tagolódik: ragadozó–zsákmány, ragadozó–parazita, parazita–parazita és parazita–gazda kapcsolatokra. Bár P két gazdán él, nem generalista, mert mindkét gazda szükséges a fejlődéséhez [Lafferty és mtsai (2008) nyomán módosítva].

csolat-típus érinti (parazita–gazda, ragadozó–parazita és parazita–parazita). Ezek az összes kapcsolat 2/3-át jelentik és figyelembe kell venni a gazda specificitást is (Lafferty és mtsai 2006). Egy harmadik módszerrel, az életciklus omnivorია figyelembe vételével, meglehetősen bonyolult módon illeszthető a paraziták a táplálkozási hálózatba (19.TA5/6. ábra) (Lafferty és mtsai 2008).

Elméleti megfontolások azt mutatják, hogy a paraziták figyelembe vétele a táplálkozási hálózatban csökkenti a trofikus kaszkád előfordulását és növeli a hálózat stabilitását. Az alapvető ellentmondás a klasszikus hálózati funkcionálással szemben, amely a szintek szerint egyre növekvő testméreten alapul az, hogy a paraziták rendszerint jelentősen kisebbek, mint a gazdáik. Az olyan táplálkozási hálózatokra, ahol paraziták is jelen vannak tipikusan kapcsolat-hurkok, megnövekedett konnektancia és gyakoribb omnivorია jellemző (Marcogliese és Cone 1997).

Produktivitás

Nem igényel sok bizonyítékot a **tápanyagok** (szerves és szervetlen) jelentősége a táplálkozási hálózat és a közösség szerkezete és működése szempontjából. Furcsa, hogy szerepük mintegy adott, de nem részei a HSS- vagy EEH-modelleknek. Nincs és nem is lehet külön ún. „tápanyag trofikus szint”, például a növények „alatt”. Rendkívül komplex interakciós rendszerrel van szó, amelyben a fény, víz és a herbivorok kölcsönhatása a **produktivitást** meghatározza.

Nem trofikus jellegű kapcsolatok

Megkérdőjelezhető az is, hogy egyes esetekben vajon a táplálkozási kapcsolatok jelentik-e a legfőbb tényezőt a közösség szerkezetének alakításában. Van egy sor más **nem trofikus jellegű kapcsolat**, amelyek nem foglalnak magukban fogyasztást, vagyis a forráshoz az élőlény nem a másik faj elfogyasztásán alapuló populációs interakció útján jut hozzá, például a **kölcsönösségi** kapcsolatokban. A **pollináció és magdiszperzió** kritikus faktor lehet a közösség szerveződésében és strukturálásában. (A kölcsönösségi hálózatokhoz lásd a 19.TA6-ot.) A szimbiózis (mikorrhiza, N-fixálás) formájában pozitív kölcsönhatásba lépő szervezetek együttes hatékonyságának megnövekedése az energia és táplálék megszerzésében az, ami fontossá válik, bár igen jelentős százalékban mutathatók ki antagonista-természetű gomba–növény relációk is. A növényfajok 10-20%-a parazita-jellegű gyökér–gyökér kapcsolatban él, melyet a mikorrhiza közvetít. Például Hartnett és Wilson (1999) kimutatta, hogy a gyökérszinten gombaölőszerral megszüntetett mikorrhizás kapcsolatok jelentős szerkezeti változásokat okoztak a magas füves sztyeppe társulások összetételében.

Egyike a nem trofikus jellegű kapcsolatoknak az **oldott szerves anyag (DOM) felvétele**. A DOM az elhalt szerves anyagból membrán permeabilitási változások vagy exkrétumokból való kimosódás eredményeként kerül a környezetbe és közvetlen felvételre a növények (gyakran mikorrhiza közbeiktatása) által. Édesvízi közösségekben is fontos forrás, amely elsősorban alga exudátumként jut a víztérbe (Streit 1995). Nem történik eközben „klasszikus” értelemben vett táplálkozás, tulajdonképpen donor kontrollált abszorpció megy végbe. Nemcsak szerves anyag, hanem N és P felvétele is történhet ilyen módon. A populációdinamikára gyakorolt hatása jelentős lehet és trofikus kaszkádot eredményezhet akvatikus rendszerekben. Ezek a megállapítások nincsenek összhangban az EEH feltételezéseivel.

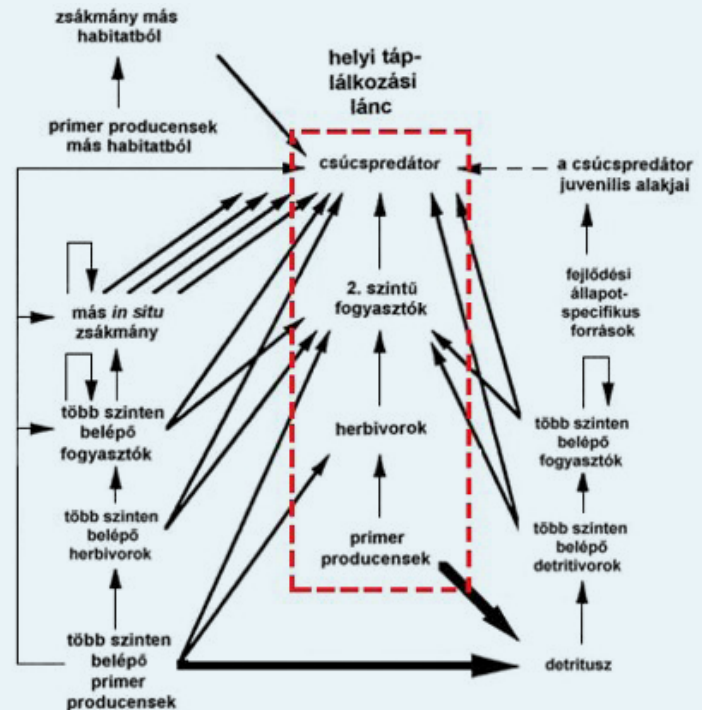
Az előzőekben körvonalazott problémák, mint az egyszerű, lineáris táplálkozási kapcsolatok irrealitása, a táplálkozási szintek elmosódása, az omnivoria és detritivorok fogyasztása, a donor kontrolláltság és a szárazföldi növények hatékony és igen sokrétű ellenálló képessége, és mindezeknek a klasszikus HSS- vagy EEH-modellekkel való konfliktusai, szükségessé teszik egy olyan új trofikus hálózati modell felépítését, mely a fentieket figyelembe veszi.

A trofikus komplexitás modellje

Az ilyen modell lényege (19.TA5/7. ábra), hogy a legtöbb **hálózat sokrétűen összekapcsolódó elemekből áll**.

Sok fogyasztó omnivor (több szinten is táplálkozhatnak). Ez a hatás stabilizálja a közösségi dinamikát. A legtöbb forrást pedig több faj is fogyasztja. A növények sok fajhoz trofikus mutualizmus formájában kötődnek. A primer produkció legnagyobb része a detrituszba kerül. A detritivoria szintjén keletkező biomassza, detritivorok alakjában, visszalép a táplálkozási hálózatba oly módon, hogy ezeket predátorok, majd az utóbbiakat ismét olyan predátorok fogyasztják el, melyek a herbivor szintről is élnek. Gyakori a más élőhelyekről történő szubvenció.

Ez a trofikus komplexitás hatja át a hálózati dinamikát. A konnektancia nagy és ez a direkt hatásokat szétszórja. A nagy konnektancia és omnivoria együttes hatásaként jellemző a források sorozatára kiterjedő fogyasztás. Tehát nem trofikus szinteken, hanem **többszörös trofikus pozícióban** lévő fajok hatnak egymásra. Ebben a helyzetben igen fontossá válik a donor kontrollált és fogyasztói szabályozás keveréke, vagyis gyakran



19.TA5/7. ábra. A modern koncepció alapján megrajzolt táplálkozási hálózat. A „top-down” hatások „többszörös” omnivoria eredményeként jelentkeznek. A helyi táplálkozási lánc (piros színű szaggatott vonallal határolva) fogyasztóinak abundanciája és biomasszája több külső forrásból növekedhet. A visszakanyarodó nyíl visszacsatolást jelöl [Polis és Strong (1996) nyomán módosítva].

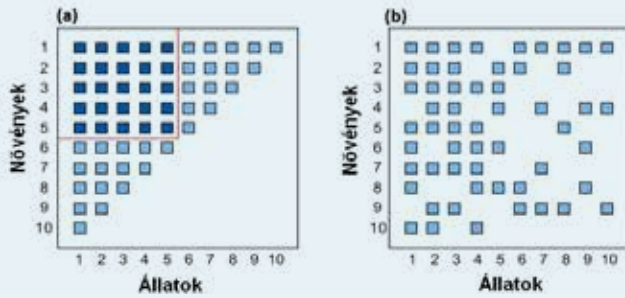
fogyasztanak olyan forrást, amelynek megújulását nem képesek befolyásolni. A szárazföldi rendszerekben a trofikus kaszkád ritka, mert a „többszörös” fogyasztás disszipálja, pufferozza a hatásokat. Emiatt ezek, nem a trofikus kaszkád értelmezése szerint, mintegy lavinaként zúdulnak alá, hanem éppenséggel csak „csordogálnak” (Strong 1992). Érdekeség, hogy a vízi rendszerekkel foglalkozó ökológusok is hasonlóan érvelnek a vízi rendszerek eddig nem ismert heterogenitására hivatkozva (pl. egy köbcentiméternyi tengervízben akár 30 planktonikus faj is előfordulhat), ami szintén szétszórja a hatásokat és csökkenti a kaszkád keletkezésének lehetőségét (Power 2000).

19.TA6 A MUTUALISTA HÁLÓZATOK JELLEMZŐI

A **mutualisztikus hálózatokat** már megemlítettük a 13. fejezetben. Kiemeltük, hogy sajátos vonásaik vannak, mert a

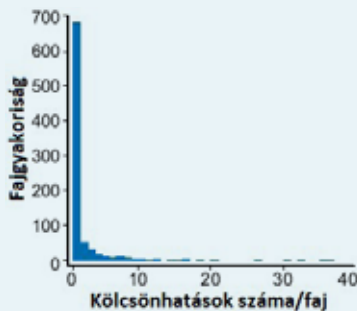
kölcsönösségi kapcsolatban közreműködő fajok speciális szerkezetet, nagyfokú **egymásbaágyazottságot** és legfőképpen, erőteljes kapcsolati **aszimmetriát** (13.1) hoznak létre (19.TA6/1. ábra).

Az egymásbaágyazottság értelmében a generalista fajok központi magjához egy nagyobb, specialista fajok csoportja kapcsolódik. Minél komplexebb egy mutualista hálózat, annál nagyobb mértékű az egymásbaágyazottság és annál nagyobb mértékű az



19.TA6/1. ábra. Mutualista hálózatok megjelenítése mátrix formában. (a) Tökéletesen egymásbaágyazott hálózat, amelyben egy generalistákból álló fajcsoporthoz (sötétkék négyzetek a piros vonallal körülvett részben) specialista fajok (világoskék négyzetek) csatlakoznak. Minden egyes négyzet egy kölcsönhatásban lévő fajpárt jelent. (b) Amennyiben ugyanazt a számú négyzetet randomizálják, véletlenül szerveződő, random gráfnak megfelelő és nem realiztikus mutualista hálózat jön létre [Bascompte és Jordano (2007) nyomán módosítva].

aszimmetria. Az aszimmetria egyben a nagyobb fajgazdagságot is segíti, mert nem specialista kapcsolatok alakulnak ki. Mindez természetesen arra utal, hogy nem véletlenszerűen szerveződő hálózatról van szó. A **mutualista hálózat a teljes táplálkozási hálózat egy alhálózata**, amelynek tagjai nem különülnek el, hanem a nagy hálózat tagjai. Egyben fogyasztók és fogyasztottak, amelyek ezek kívül még sajátos kapcsolatban is vannak partnereikkel. Az erős aszimmetria abban mutatkozik meg, hogy egyes (pl. **nem** szélbeporzású kikeresztesző) növényfajok számára létfontosságú más

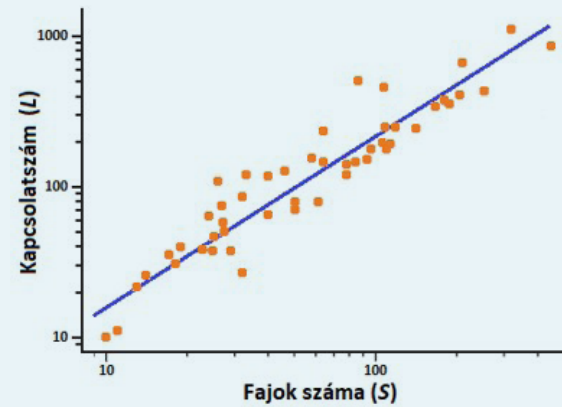


19.TA6/2. ábra. A fajonkénti kölcsönhatások számának gyakorisági eloszlása egy mérsékelt égövi mutualista (pollinációs) hálózatban. A gyakorisági valószínűség a 19.TA1-ben közölt egyenlet értelmében $p(k)$, a kölcsönhatások száma pedig k . Az egyetlen kölcsönhatással rendelkező fajok gyakorisága igen nagy, míg az olyan kölcsönhatások gyakorisága, amelyben sok faj vesz részt, alacsony [Bascompte és Jordano (2007) nyomán módosítva].

szervezetek – például a beporzók – jelenléte, míg a beporzók esetében számtalan más növény-partner is lehetséges. Más szavakkal, egyes fajok rendkívül sok kapcsolattal, mások csak néhányval rendelkeznek (19.TA6/2. ábra).

A kapcsolatok nódu-szok szerinti eloszlása (lásd a 19.TA1.1.3 pontot) rávilágít a résztvevő fajok specializáltságára is. A nagyon kevés kapcsolattal rendelkezők általában specialisták,

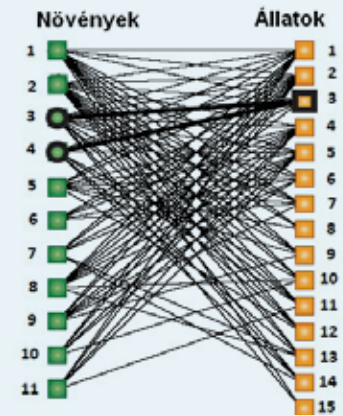
a sok kapcsolatot fenntartók pedig generalisták. Aszimmetria természetesen nemcsak pollinációs kapcsolatban, hanem mikorrhiza–gazda, herbivor–tápnövény stb. viszonyokban is jelen van. A kölcsönhatások (L) száma gyorsabban növekedik, mint a fajok száma (19.TA6/3. ábra), a konnektancia (L/S^2 nagy hálózatokban)



19.TA6/3. ábra. Huszonöt beporzási és 27 magdiszperziós egymásbaágyazott kölcsönösségi hálózat kapcsolatszámanak (L) növekedése a fajszámmal (S). Az egyenes meredeksége 1,14, e szerint a kapcsolatok száma kissé gyorsabban növekedik, mint a fajoké. Mindkét tengely logaritmusos beosztású [Bascompte és mtsai (2003) nyomán módosítva].

viszont csökken. Az **antagonisztikus hálózatok** (fogyasztáson alapuló, az eddig említett hálózatok többsége ilyen) a mutualista hálózatokhoz képest éppen ellenkező vonásokkal jellemezhetők, vagyis az aszimmetria és egymásbaágyazottság kisebb mértékű, az aggregáltság (moduláris jelleg) és így a kompartmentalizáltság mértéke viszont nagyobb. A hálózati architektúra mindkét kapcsolatfajában lényegesen érinti a stabilitást: a mutualisztikus hálózatban az egymásbaágyazottság, az antagonisztikus hálózatokban a kompartmentalizáció (Thébaud és Fontaine 2010).

A mutualisztikus hálózatban két résztvevő, például növények és beporzó rovarok kapcsolatát jeleníthetjük meg. Az ábrán (19.TA6/4. ábra) látható, hogy egyes partnerek nagyon sok, mások csak kevés kapcsolattal rendelkeznek, ami felveti a függőség mértékét. Sok gyenge és néhány erős függőségi kapcsolatot állapíthatunk meg, ami teljes összhangban van a táplálkozási hálózatokra tett

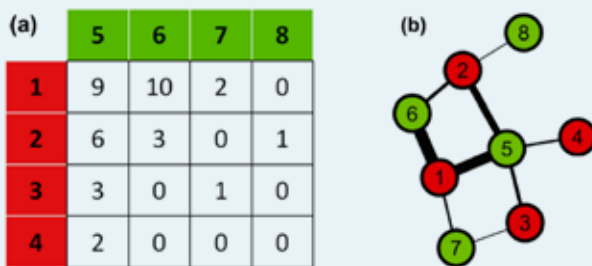


19.TA6/4. ábra. Egy pollinációs hálózat, amelyben látható az aszimmetria. Egyes nódu-szok (növény, vagy állat) kiemelkedően fontosak, mint például a képen a 3. és 4. növényfaj, valamint a 3. állatfaj. Ezek adják a kölcsönhatások nagyobb részét. Ugyanakkor mások, pl. a 8., 9. és 10. növényfaj, bár jelentős egyéb kapcsolatai vannak, a 13., 14. és 15. állatfajjal nem tart fenn kölcsönhatást és a többi állatfaj közül is csak néhányval van kapcsolata [Bascompte és Jordano (2007) nyomán módosítva].

megállapításokkal és ahogy látni fogjuk, a valódi hálózatok stabilitását meghatározó feltétel is egyben (20. fejezet). A legerősebb kölcsönhatási erők a generalista fajok között mutatkoznak, erős kohéziós csoportokat képeznek és a diffúz kapcsolatrendszer evolúcióját hordozzák. Gilarranz és mtsai (2012) munkájában a kölcsönhatások súlyozása, ami egyben egy beporzó faj jelentőségét (s_i) emeli ki, a látogatások számának figyelembe vételével történik:

$$s_i = \sum_{j=1}^N a_{ij} w_{ij},$$

ahol a egy mátrix, melyben a_{ij} értéke 1, ha i faj kapcsolatban áll j fajjal és 0, amennyiben nem, w egy másik mátrixban a kölcsönhatási súlyt adja meg, azaz hányszor jött létre kapcsolat i és j között, N pedig a nóduszok (fajok) teljes száma (19.TA6/5. ábra).



19.TA6/5. ábra. Súlyozott kölcsönhatási erők megjelenítése egy mutualista (pollinációs) hálózatban. (a) Súlyozott kölcsönhatási mátrix, amelyben a növények (5-8, zöld színnel jelölve) az oszlopokban, a beporzó rovarok (1-4, piros színnel jelölve) a sorokban található. A kapcsolatok súlyozása a látogatások gyakoriságának figyelembe vételét jelenti. (b) Ugyanennek a mátrixnak gráfszerű (topológiai) megjelenítése, amelyben a jelentősebb nóduszok kapcsolatait vastagabb vonalak reprezentálják [Gilarranz és mtsai (2012) nyomán módosítva].

19.TA7 A MAXIMÁLIS TROFIKUS POZÍCIÓ MEGHATÁROZÁSA

Post és mtsai (2000) 25 északi mérsékelt övi tó táplálkozási láncának hosszát becsülte. A tavak fizikai méretét (m^3 -ben), a fajdiverzitást és az élőhely heterogenitást mérték. A tavak térfogata $3,8 \times 10^5$ és $1,7 \times 10^{12} m^3$ -t fogott át. Mivel a vízi élettérben az elsődleges limitáló tényező a foszfor, ennek mennyiségét is meghatározták. Értéke 2,6 és $230 \mu g/liter$ között változott. A teljes foszformennyiség és a tavak mérete nem állt korrelációban. A szerzők stabilis izotópokat (^{15}N -t és ^{13}C -t) használtak a szerkezet és energia áramlás felderítésére, az alábbi egyenletben $\delta^{15}N$ -ként. Ennek jelentése a következő:

$$\delta^{15}N = \left(\frac{\left(\frac{^{15}N}{^{14}N} \right)_{minta}}{\left(\frac{^{15}N}{^{14}N} \right)_{sztenderd}} \right) 1000, \quad (1)$$

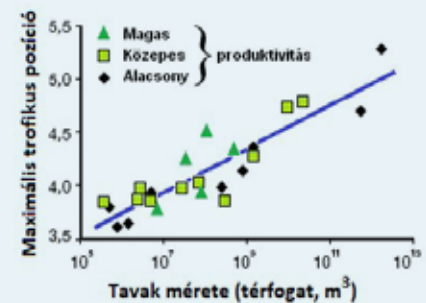
ahol $\delta^{15}N$ a kétféle N-izotóp aránya ezrelékben kifejezve, amit a mintában mérnek és egy környezeti sztenderdhez viszonyítanak.

Ezután a

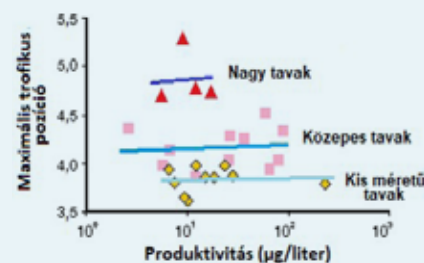
$$TP = \lambda + (\delta^{15}N_{szervezet} - \delta^{15}N_{alap}) / 3,4 \quad (2)$$

egyenlet szerint jártak el, ahol TP a trofikus pozíció, λ annak a szervezetnek a táplálékláncbeli helyzete (szintje), amelyet a $\delta^{15}N_{szervezet}$ [ez megfelel az (1) egyenlet számlálójának] izotóp mennyiségével mérnek és a $\delta^{15}N_{alap}$ szinttel [vagyis a lánc legalsó szintjével, az (1) egyenlet nevezőjével] vetnek össze és osztják azzal az értékkel, amely szerint szintenként feldúsul, vagyis az elfogyasztott táplálékhoz (szinthez) képest 3,4%-nyi értékkel. Egy ilyen mértékű emelkedés alapján az adott szervezet egy magasabb trofikus szinthez tartozik. Hasonló módon játnak el a szén-izotóp esetében is. A vizsgálatban a ^{13}C mennyisége csak kissé, vagy egyáltalán nem változott a táplálkozási láncban felfelé haladva, de éppen emiatt alkalmas volt a kiinduló forrás meghatározására. A stabilis izotópokkal meghatározták a **maximális trofikus pozíciót** (MTP), és az átlagos láncosszt is. A kettő rokon értelmű, bár nem teljesen azonos. Az MTP a 25 tó vonatkozásában, az egyes fajok táplálkozási láncban elfoglalt maximális helyének átlagát jelenti, mert arra voltak kíváncsiak, hogy mely fajok jelennek meg csúcragadozóként, ebben a pozícióban.

Mivel az MTP folytonos változó, a 3,4%-nyi változások (a ^{15}N feldúsulása) a szinteket jelölik. [Más vizsgálatok (Hussey és mtsai 2014) ezt az értéket nem tekintik konstansnak.] Az eredmények alapján, az MTP növekedett a tó térfogatával egyenes arányban (19.TA7/1. ábra), de függetlenül a produktivitástól, és

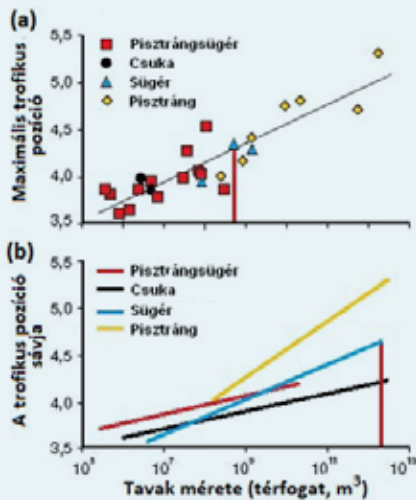


19.TA7/1. ábra. A maximális trofikus pozíció növekedik a tavak térfogatával, ellenben ez nem függ össze a produktivitással (magas, közepes, alacsony). Nagy méretű tavak is lehetnek alacsony produktívásúak és fordítva [Post és mtsai (2000) nyomán módosítva].



19.TA7/2. ábra. A ragadozó halfajok maximális trofikus pozíciója nem függ össze a produktivitással, amit itt a teljes foszformennyiségben fejeznek ki, viszont a tavak méretével növekszik [Post és mtsai (2000) nyomán módosítva].

nem volt kapcsolata a teljes foszfor mennyiségével (19.TA7/2. ábra). A legkisebb tó MTP-je 3,5, a legnagyobbé 5 volt! A növekedést reálisan jelezte, hogy egyrészt olyan csúcragadozók jelentek meg a nagyobb tavakban, melyek a kisebbekben nem voltak jelen, másrészt a csúcragadozók



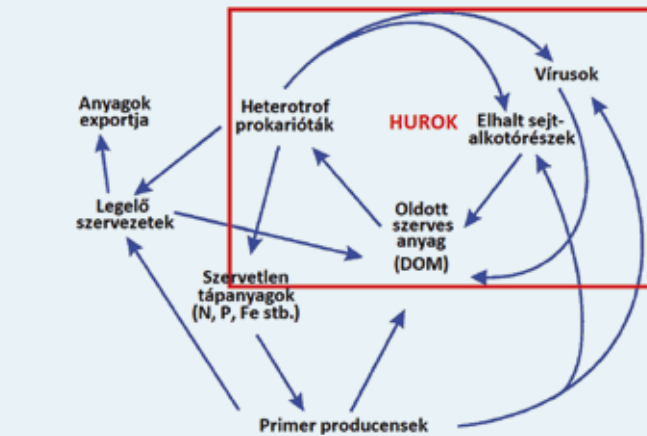
19.TA7/3. ábra. Az egyes ragadozó halfajok maximális trofikus pozíciója a tavak méretével úgy változott, hogy korábbi pozíciójuk felfelé csúszott a nagyobb tavakban. (a) A csúcsragadozók maximális trofikus pozíciója az adott tóban. (b) A trofikus pozíciók sávja az előző négy ragadozó faj esetében. A sügér esetében látható (függőleges barna egyenesek a két ábrán), hogy maximális trofikus pozícióját közepes méretű tavakban érte el, de trofikus pozíciójának a sávja hat nagyságrendet fogott át és nagy méretű tavakban felfelé mozdult el [Post és mtsai (2000) nyomán módosítva].

pozíciója a nagyobb tavakban még tovább haladt felfelé (19.TA7/3. ábra). Például a tavi pisitráng a kis tavakban nem volt megtalálható, a nagyobb tavakban pedig a töméret növekedésével együtt a trofikus pozíciója emelkedett. Az utóbbi úgy valósult meg, hogy a közbülső szintek száma szaporodott és az eddigi csúcsragadozó, megtartva funkcióját, felfelé csúszott. A trofikus omnivoria mértéke csökkent, mert a nagy méretű tavakban az élőhelyek diverzitása jelentős volt, ezért specializációra adott lehetőséget. Ebben a vizsgálatban tehát a táplálkozási lánc hosszát egyedül az élőhely mérete (a tó térfogata) határozta meg.

19.TA8 TENGERI MIKROBIÁLIS HURKOK

A tengeri táplálkozási hálózatokban a mikrobiális hurkok, mint önmagukba visszatérő táplálkozási láncok kritikusan fontosak a szén és a táplálékok reciklizálásában (19.TA8/1. ábra). (Még a Mariana-árok 10 ezer méteres mélységében is megtalálhatók.)

A fotoszintetizáló nano- és pikoplankton, amely a primer produkció nagy részéért felelős, jelentős mennyiségben bocsát a környezetbe fotoszintetikumokat (DOM). A heterotrof baktériumok egyedszáma eléri a 10^6 - 10^7 egyed/liter tengervíz nagyságrendet. A nanoméretű ostorosok ezeket, valamint az előbbieket és az elhalt baktériumok testét elfogyasztva, maguk is a mikropilankton (mixotrofok, csillósok, dinoflagelláták) táplálékává lesznek, és így együtt mikrobiális hurkot hoznak létre. Egy három résztvevős mikrobiális hurokban (19.TA8/2. ábra) a kölcsönhatások erőssége jelentősen megosztható az egyes résztvevők között. A kettős és hármas hurkok gyakorisága jóval nagyobb természetes trofikus rendszerekben, mint korábban gondolták. A kölcsönhatási erők (20.2.1.3) pedig szignifikánsan eltérnek a véletlenszerűen vártaktól, ti. sokkal gyengébbek, mint a modellekben megjósoltak és erős kölcsönhatásokkal keverten jelennek meg. Neutel és mtsai (2002)



19.TA8/1. ábra. Óceáni vírushurok vázlatos rajza (piros téglalap) és kapcsolata a környezetével. A vírusok szerepe a tengeri ökoszisztémákban nagyon jelentős. Az újabb vizsgálatok szerint a bakteriális közösségek méretét szabályozzák, melyeknél a becslések szerint 5-25-ször gyakoribbak (10^9 egyed/liter tengervíz) és az elpusztított bakteriális sejtekkel és saját anyagaikkal együtt az oldott szerves anyag (DOM) jelentős részét képezik. Ez a mikrobiális hurk, melyben heterotrof fogyasztók is részt vesznek, fontos energiaforrás [Fuhrman (1999) nyomán módosítva].

megállapították, hogy a „hosszú”, például egy hármas hurokban az ún. **huroksúlyok**, amelyek a kölcsönhatási erők abszolút értékeinek geometriai átlagai, úgy oszlanak meg, hogy kevés erős kölcsönhatásra több gyengébb esik, ezáltal a hálózati stabilitást növelik. A hurkok logikája és erővonalai nagyban hasonlítanak az intraguuld predáció elrendezésére.

19.TA9 A KÖLCSÖNHATÁSI ERŐ KONCEPCIÓJA

Az interakciós erő mérésének koncepciója az, hogy **egy fogyasztó (ragadozó) szervezet hatását méri egy fogyasztott (zsákmány) populáció méretváltozásán** keresztül. Ez az általános megfogalmazás az egyes vizsgálati esetekben speciális formában jelenik meg, mint például a huroksúlyok (19.TA8). Ezzel az eljárással végezték a 19.3.4 pontban ismertetett kompartmenteken belüli és közötti interakciók erejének meghatározását. Specifikusan, a ragadozás intenzitása terület-



19.TA8/2. ábra. Mikrobiális táplálkozási hálózati hurk omnivorok (pl. egysejtűek), közbülső fogyasztók (mikrobivorok) és bazális fajok részvételével alakulhat ki. Az omnivorok mindkét csoportot fogyasztják, ezáltal a top-down hatások gyengülnek ahhoz képest, mintha csak egyiket fogyasztanák. A mikrobivorok eltérő szinten találhatók az omnivorokhoz képest. A számok a kölcsönhatási erők jelentik. A huroksúlyok (melyek a kölcsönhatási erők abszolút értékeinek geometriai átlagai) az áramutató járásával egyező irányban $(-0,5 \times 0,05 \times 0,05)^{1/3} = 0,23$, azzal ellentétesen $(-0,5 \times -5 \times 0,05)^{1/3} = 0,5$. Fontos, hogy gyenge és erős hatások együtt jelennek meg [Neutel és mtsai (2002) nyomán módosítva].

egység/nap formájában mérhető: a ragadozó (i) negatív hatása a zsákmányra (j) a $-(W_{ij}/B_j)$ mennyiség fejezi ki, ahol W_{ij} a zsákmány felől a ragadozó felé áramló szén mennyisége ($C/m^2/év$), B_j pedig a ragadozó biomasszája gC/m^2 -ben. Azonban a zsákmánynak is van hatása a ragadozóra, ezt az $R_i(W_{ij}/B_i)$ mennyiség fejezi ki, ahol B_i a zsákmány biomassza gC/m^2 -ben, R_i pedig az a hatékonyság, amivel a ragadozó saját biomasszává alakította a zsákmányt. Mindez két résztvevő (két faj) közötti hatásra érvényes, emiatt elképzelhető, hogy mennyire bonyolulttá válik többszörös kölcsönhatások (egy ragadozóhoz tartozó több zsákmány, vagy fordítva) technikai meghatározása.

A **közösségi mátrixban** egyetlen faj közvetlen átlagos *per capita* parciális hatását tekintjük egy másik faj populációnövekedésére. Például vegyük a következő ragadozó–zsákmány LV-függvényt, melynek „alapjai” a 9. fejezetből már ismerősek azzal a kiegészítéssel, hogy itt egyértelműen limitált populációnövekedésre vonatkozik, és általánosítsuk fogyasztókra (herbivorok, H) és zsákmányokra (növények, N). A növények növekedése a modell szerint a következő differenciálegyenlettel írható le (Laska és Wootton 1998):

$$\frac{dN}{dt} = r_n N \left(1 - \frac{N}{K}\right) - a_h H N - m_n N,$$

ahol a_h a herbivor sikeres táplálkozásainak gyakoriságára vonatkozó együttható, r_n a növények populációnövekedési rátája, m_n a növények mortalitási rátája, K pedig eltartóképesség. A herbivor populációnövekedési egyenlete:

$$\frac{dH}{dt} = r_h a_h H N - m_h H,$$

amelyben a r_h az a hatékonyság, amivel a herbivor a növényeket új herbivorokba alakítja, m_h a herbivor mortalitási rátája, a_h mint fentebb. A közösségi mátrix (A) a következő lesz:

$$A = \begin{bmatrix} \frac{-r_n}{K} & -a_h \\ r_h a_h & 0 \end{bmatrix},$$

ahol az (1, 1) az első sorbeli első elem a növények hatása a növényekre, az (1, 2) elem a herbivor hatása a növényekre, a (2, 1) elem a növények hatása a herbivorra, a (2, 2) elem pedig a herbivor hatása a herbivorra.

Berlow és mtsai (1999) négy indexet ismertettek, melyek az interakciós erőt mérik. Ezek tartalmazzák a zsákmány abundanciát, amikor a ragadozó jelen van (N_p , prezencia), amikor nincs jelen (N_a , abszencia), a ragadozó abundanciát (P), a ragadozó abundanciájának arányát (p) és az időt (t). A rendkívül egyszerűnek látszó összefüggések megtévesztőek, mert a nagy nehézség az abundanciák megbízható meghatározásában rejlik. Egy másik közleményben Berlow és mtsai (2004) 15 elméleti és gyakorlatban használatos indexet mutatnak be, melyek között egyaránt található az egész rendszer válaszát és egyedi kapcsolatot mérő index.

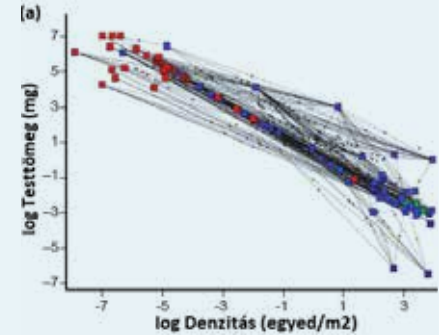
Az interakciós erő összefügg a testmérettel vagy a testtömeggel. Az 1/7. ábra környezetében és a Bevezetés III.TA2-ben tárgyaltuk a testtömeg viszonyát a denzitással. Megállapítottuk, hogy egy szabadon választott méretű állategyüttes esetében az

összefüggés nagyjából (logaritmizált mennyiségeket tekintve) a szárazföldön $-0,75$, vízi környezetben pedig $-0,89$ meredekséggel a testtömeg csökkenése mellett a denzitás növekedését jósolja. Ilyen összefüggés táplálkozási hálózatokra is érvényes. A 19.TA9/1. ábrán az Ythan sós-mocsár táplálkozási hálózata tagjainak testtömeg és abundancia kapcsolatát részletezve látjuk.

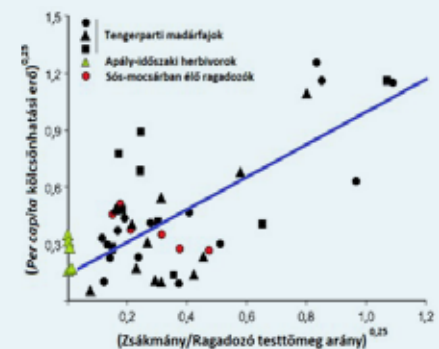
A hálózati szerkezettel összhangban a nagyobb testtömegű felsőbb szinten található fogyasztókat nagy abundanciájú kis testtömegű fajokból származó energia tartja fenn. A testméret, a metabolikus kényszerekhez hasonlóan, szintén allometrikus összefüggésben értelmezhető. Sok életmenet-tulajdonság korrelál a testtömeggel és egymással kovariáló tulajdonságokat egyesít egy dimenzióban (Woodward és mtsai 2005b). Emmerson és Raffaelli (2004) az Ythan sós-mocsárból származó fajokkal végzett fogyasztási kísérleteket, amelyekben különböző testméretű ragadozó rákokat és zsákmányként egy gyakori felemáslábú rákfajt használtak. Az interakciós erőt a Berlow és mtsai (1999) által közölt legegyszerűbb mutatóval, a zsákmány populációnövekedési rátájának logaritmusával becsülték, egy ragadozó egyedre vonatkoztatva, ragadozó jelenlétében és anélkül. A j (ragadozó) faj hatása i (zsákmány) fajra:

$$a_{ij} = \ln(N_p/N_a)/Pt,$$

ahol N_p a zsákmány populációmérete, ha ragadozó jelen van, és N_a , ha nincs, P a ragadozó abundancia és t a kísérlet időtartama. A ragadozás dinamikáját Holling I típusú (16/2. ábra) görbéjével írták le. Eredményként azt kapták, hogy a kölcsönhatási erő mértéke a testméretek arányának $0,6$ körüli hatványával emelkedett. A zsákmány és a ragadozó testtömegarányának kiegyenlítetttségével a *per capita* kölcsönhatási erő



19.TA9/1. ábra. Denzitás és testtömeg összefüggése az Ythan sós-mocsár táplálkozási hálózatában. Az ábrán a zöld foltok a bazális, a kék a közbülső, a piros pedig a hálózati csúcspontokat jelölik. Az apró nyílfelek az energiaáramlás irányát mutatják [Woodward és mtsai (2005b) nyomán módosítva].

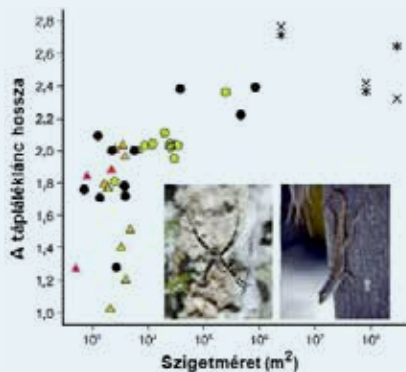


19.TA9/2. ábra. A *per capita* kölcsönhatási erő függ a zsákmány/ragadozó testtömegaránytól. Minél kiegyenlítettebb a testtömegarány, annál nagyobb a kölcsönhatási erő. Az alacsony testtömegarányok a zsákmány nagy denzitására és gyenge kölcsönhatásokra utalnak [Wootton és Emmerson (2005) nyomán módosítva].

is nagyobb lett (19.TA9/2. ábra). Ekkor az alacsony zsákmány és ragadozó testtömegarány egyben nagy denzitású és kis méretű zsákmányt jelöl, amelyre gyenge erők hatnak (Wootton és Emmerson 2005).

19.TA10 PRODUKTIVITÁS ÉS A TÁPLÁLKOZÁSI LÁNCOK HOSSZA: A PRODUKTÍV TÉR HIPOTÉZIS TESZTELÉSE

Takimoto és mtsai (2008) a Bahama-szigetek három nagy (az ún. Exuma-szigetek) és 33 kisebb szigetén (mérettartomány 5×10^2 – 3×10^8 m² között)



19.TA10/1. ábra. A táplálkozási lánc hossza és a sziget mérete („produktív tér”) közötti összefüggés a Bahama-szigeteken. A vizsgálatokat a három nagy szigeten és 33 kisebb szigeten végezték. A két csúcsragadozó (*Anolis* gyíkfajok és *Argiope* pókfajok) a különböző méretű szigeteken más-más hosszúságú láncvégen található, a legnagyobb szigeteken azonban azonos pozícióban vannak. A különböző jelek a szigeteket jelölik [Takimoto és mtsai (2008) nyomán módosítva].

tanulmányozták a táplálkozási lánc hosszát a szigetek méretétől függően. A szigeteket erős trópusi vihar sújtotta, a három legnagyobb sziget környezetében lévő kisebbek azonban védve voltak, szemben más, távolabbi kis szigetekkel. A kisebb szigeteken a teljes területet átvizsgálták, a nagyobbakon mintavételezést végeztek. A táplálkozási lánc hosszát és a ragadozó fajok (*Anolis* gyíkfajok és *Argiope* és más genusok pókfajai) láncbeli helyzetét stabil izotópok (¹³C és ¹⁵N)

mérésével határozták meg. Megállapították, hogy a „zavarásnak” nem, ellenben a **szigetek méretének jelentős hatása volt a láncosszra** (19.TA10/1. ábra). A csúcsragadozók a legnagyobb szigeteken azonos pozícióban voltak. A pókfajok mindenütt jelen voltak, ahol az *Anolis* gyíkok hiányoztak. Egy nádusz növekedéshez 10^6 -szoros területméret növekedés volt szükséges. A trópusi vihar, mint „zavarás” ebben az esetben nem okozott láncrövidülést. A **produktív tér hipotézist** a baltikumi és délkelet-ázsiai szigetekről nyert adatok külön-külön is támogatták.

19.TA11 A PRODUKTIVITÁSI HIPOTÉZIS TESZTELÉSE

19.TA11.1 Mikrokozmosz kísérletben

Természetes körülmények között nehéz a produktívot manipulálni, ezért a produktívitas hipotézis érvényességét elsősorban

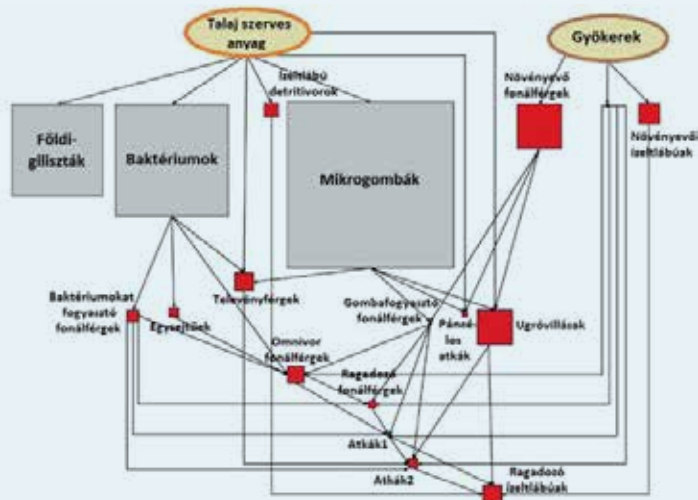
laboratóriumi, ún. **mikrokozmosz** kísérletekben vizsgálták. Kaunzinger és Morin (1998) lineáris táplálkozási láncot hoztak létre, amelyben vízben élő baktériumok és egysejtűek szerepeltek, és amelyben 12 táplálék koncentrációt alkalmaztak úgy, hogy az két nagyságrendet fogott át. Az egyik kísérletben kétszintű rendszer szerepelt, amelyben a bazális faj a *Serratia marcescens* baktérium volt, a fogyasztó pedig a *Colpidium striatum* nevű ciliata. A háromszintű rendszerben az előbbi még kiegészült a *Didinium nasutum* ciliátát-fogyasztó egysejtűvel. Az eredmények azt mutatták, hogy a leghosszabb, háromszintű lánc csak a produktívitas legmagasabb fokán funkcionált, a kétszintű lánc viszont a táplálék koncentrációk („produktívitas”) teljes sávjában létezett.

19.TA11.2 Természetes élőhelyen

Az előbbieken leírtakkal homlokegyenest ellenkező eredményre jutott Jepsen és Winemiller (2002) 4 venezuelai folyó vizsgálatán során. Az északi és déli Llanosban (szavanna), tápanyagtartalom gradiens szerint, forrásokban gazdag („fehér víz”) és szegény (huminsavaktól színezett „fekete víz”) folyókban élő halfajok trofikus pozícióját határozták meg testszövetből stabil $\delta^{13}\text{C}$ és $\delta^{15}\text{N}$ (lásd ezek jelentését 19.TA7-ben) mérésével. A 276 halfaj életmódja alapján funkcionális csoportokat képeztek (növényevők, ragadozók, detritusz fogyasztók és omnivorok) és feltételezték, hogy a táplálék lánc hossza összefüggést mutat a produkcióval. Ilyen kapcsolat azonban nem jelentkezett és a táplálékban legszegényebb folyóban a ragadozó halfajok magasabb trofikus pozícióban voltak, mint a tápanyagban gazdag élőhelyen. Lehetséges, hogy a természetben másként érvényesül a produktívitas hatása, mint a laboratóriumban. Ebből is látszik, hogy mennyire nem általános a produktívitas magasabb szintje és a hosszabb lánc kapcsolata.

19.TA12 SZÁRAZFÖLDI MIKROBIÁLIS HUOK

Egy jelentős mikrobiális hálózat a talajban, a növényi gyökérezóna (rizoszféra) körül található. A gyökérből folyamatosan anyagok áramolnak a talajba, például a növekvő gyökércsúsról, amely a talajszemcsékbe való könnyebb behatolást segíti elő. Ez szénforrást szolgáltat a baktériumok és mikrogombák számára. A talajfelszínhez közelebbi régiókban fajgazdagabb bakteriális közösség él, mert ez a táplálékcseré és az egyes lebontó és mikrobivor szervezetek kölcsönhatásának, az utóbbiak populációméretet szabályozó hatásának a helye (19.TA12/1. ábra). Jelentős a szaprofita baktériumok abundanciája és bár a gyökér exudátumok mennyisége kisebb, ezek hatékonyabban használják, mint a szaprofita gombák, amelyek inkább a leváló gyökérsejteken élnek. Fontos – és a fenti megállapításokkal harmonizál –, hogy a baktériumok a gyors, illetve erős, a gombák a lassú, illetve gyenge folyamatokat képviselik az energia felhasználásban. Másfelől,



19.TA12/1. ábra. Táplálkozási hálózat a talajban. A négyzetek mérete tükrözi a relatív abundanciákat. A jobb láthatóság érdekében piros színnel jelöltük a kisebb csoportok négyzeteit. Atkák1 = Uropodina alrend fajai, Atkák2 = Gamasina és Prostigmata alrendek fajai [Bezemer és mtsai (2010) nyomán módosítva]. A hálózat nem tüntet fel minden kapcsolatot.

a baktériumokat fogyasztó talaj-fonálféreg a gyenge, a gombákon élő talaj ízeltlábúak pedig az erős energia útvonalakat követik (Moore és mtsai 2003). A gyors és lassú energia csatornák (és természetesen a mögöttük található szervezetek) a hálózati stabilitást befolyásolják. A gyors útvonalak a rezilienciát fokozzák, a gyenge kapcsolatok felerősítik az instabil dinamikát (20. fejezet).

19.TA13 SPECIÁLIS MIKROBIÁLIS KÖZÖSSÉG: A FILLOSZFÉRA

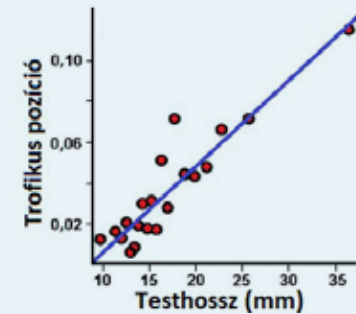
A mikrobiális közösségek egy speciális példája a növények felszínét borító „filloszféra” mikrobiom, mely Actinobacteria, Alpha-, Beta-, Gammaproteobacteria és Sphingobacteria taxonokat foglal magában. Panamában, 57 növényfaj levelein több mint 400 baktérium taxont [104 OTU-t, 8 törzset és 34 családot] mutattak ki (Kembel és mtsai 2014). De hasonlóan specializált baktériális közösségek találhatóak magas hőmérsékletű termálvizekben is.

19.TA14 TROFIKUS POZÍCIÓ ÉS TESTNAGYSÁG

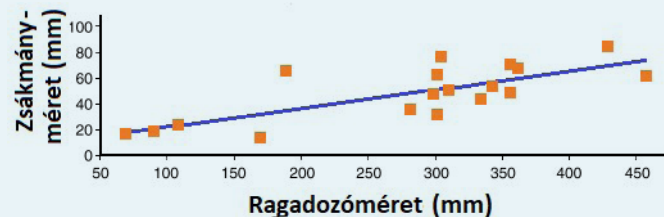
Arim és mtsai (2010) négy, az Aplocheilidae családba tartozó ragadozó halfaj 620 egyedének gyomortartalmát vizsgálta uruguayi édesvizekben. Az elfoglalt legalacsonyabb trofikus pozícióban egy haleyed csak herbivor halfajokat, a közbülső pozícióban herbivor és kisméretű ragadozó halakat, a legmagasabban pedig csak ragadozó halakat fogyasztott. Ebben az esetben a ragadozó halfajok mm-ben mért testhossza és a trofikus

pozíció között találtak erős pozitív korrelációt (19.TA14/1. ábra). A közösség diverzitása is növekedett az előhely méretével, ami lehetővé tette nagyobb testű fajok jelenlétét. Ugyanakkor a nagyon nagy diverzitású rendszerekben (Jepsen és Winemiller 2002) ilyen összefüggést nem találtak. A 18 ragadozó halfaj testmérete – melyek esetében a zsákmány-fajokat genus szinten azonosították – nem függött össze trofikus

pozíciójukkal, de szorosan korrelált a zsákmány testméretével (19.TA14/2. ábra). A ragadozó halak különböző szinteken és rendszerint rövid, produktív láncok mentén táplálkoztak (Layman és mtsai 2005).



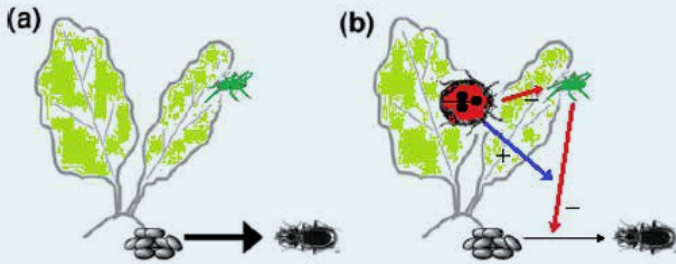
19.TA14/1. ábra. A Aplocheilidae családba tartozó 4 ragadozó halfaj trofikus pozíciója felfelé halad a hálózatban, amennyiben táplálékukban növekedik a ragadozó halak aránya. A trofikus pozíció nem táplálkozási hálózati szintet jelöl, hanem egy relatív arány a csak herbivor halfajokkal és csak ragadozó fajokkal táplálkozó halfajok között. Nem a specializáltságot fejezi ki, hanem a mérettel függ össze [Arim és mtsai (2010) nyomán módosítva].



19.TA14/2. ábra. Ragadozó halak és zsákmányaik testhosszának kapcsolata egy fajokban gazdag venezuelai folyóban. Az adatok 18 ragadozó halfaj gyomortartalmának vizsgálatával nyerték [Layman és mtsai (2005) nyomán módosítva].

19.TA15 TULAJDONSÁGOK ÁLTAL KÖZVETÍTT KÖLCSÖNHATÁSOK A TÁPLÁLKOZÁSI HÁLÓZATOKBAN

Prasad és Snyder (2010) kimutatta, hogy a *Myzus* genusba tartozó levéltetvek levetik magukat tápnövényükről, amikor *Harmonia* vagy *Coccinella* genusba tartozó aphidofág katicabogarak megjelennek. Ekkor a *Bembidion*, *Amara* és más genusokba tartozó futrinkafajok a talajon a növényről leesett levéltetvekkel táplálkoznak, míg ezek hiányában *Delia* légyfajok tojásaival (19.TA15/1. ábra). Az afrikai szavannákon legelésző nagytestű herbivorok kedvelik a nyílt, lágyszárúakkal borított és csak kevés ernyőakáciával tarkított területeket, mert a ragadozókat nagyobb távolságból észlelhetik. Ennek a viselkedésnek azonban az a következménye, hogy erős top-down hatás jelentkezik a lágyszárú vegetáción, ami



19.TA15/1. ábra. Nem trofikus kapcsolatok hatása a táplálkozási hálózat működésére. (a) A *Myzus* genusba tartozó levéltetvek a ragadozók távollétében a retek (*Raphanus*) növény levelén tartózkodnak. A talajon *Bembidion*, *Amara* és más genusokba tartozó kisebb futóbogárfajok a káposztalegyek (*Delia* genus fajai) tojásait fogyasztják. (b) Ha a levéltetű ragadozói (pl. katicabogarak) is jelen vannak, akkor sok levéltetű leveti magát a növényről védekezésül. Ekkor a futóbogarak elsősorban velük táplálkoznak. A kék vonal közvetett pozitív és nem fogyasztási jellegű, a piros és fekete vonalak közvetlen negatív fogyasztási kölcsönhatásokat jelölnek [Prasad és Snyder (2010) nyomán módosítva].

indirekt (kaszád) abban az értelemben, hogy a ragadozó hatás mértékét a fadenzítás közvetíti. A predációs veszély elkerülése jelentősen megváltoztathatja a viselkedést, például a táplálkozás időtartamát, valamint befolyásolhatja a táplálékválasztást.

Az amerikai kaszálóréteken gyakori sáskafaj, *Melanoplus femurrubrum* szignifikánsan többet változtatta a helyét pók ragadozója (*Pisaurina mira*) (29/17. kép) jelenlétében és táplálkozási aktivitása a nap legmelegebb óráiban volt maximális, amikor a pókok legkevésbé mozogtak. Trofikus kaszád is kialakult: a kétszintű (fűfajok és sáskák) rendszerben a sáskák szignifikánsan csök-



19/13. kép. *Melanoplus femurrubrum* sáskafaj (Acrididae)
© Gilles Gonthier

kentették a növényi biomasszát, a háromszintűben (ahol pókok is jelen voltak) viszont a ragadozás következtében szignifikánsan csökkent a sáskák növényfogyasztása (Schmitz és mtsai 1997).

A fenti példákban látható a viselkedési és direkt fogyasztási hatások egymást befolyásoló rendszere és egyben demonstrálják azokat a nehézségeket, hogy a nem fogyasztás

jellegű kapcsolatokat a táplálkozási hálózatokba integrálják. Jelentős erőfeszítések irányulnak például a mutualista – mint nem fogyasztási jellegű –, hálózatok szerveződését magyarázó modellek fejlesztésére (19.TA16).

19.TA16 AZ ÖKOLÓGIAI HÁLÓZATOK EVOLÚCIÓJA

Evolválódnak-e az ökológiai hálózatok? Miért csak bizonyos változatok valósulnak meg? Montoya (2007) szerint két, evolúciósan stabil kölcsönhatásokkal rendelkező hálózat figyelhető meg: (1) egyszerű hálózatok, kevés fajjal, alacsony fajkicsérlődéssel, emiatt ezek általában megtartják tulajdonságaikat (fajösszetétel, specializáció); (2) komplex hálózatok nagy fajkészlettel, melyek topológiájukat megőrzik, ellenben a fajösszetétel folyamatosan változik időben. Miért képesek az utóbbiak erre? A nagy és változó fajszám fenntartására a fajképződés szolgálhat (trópusi közösségek), a topológia megtartása pedig attól függ, hogy az evolúció a stabilitást vagy a produktív maximalizálja-e. Viszont az is igaz, hogy a fajkicsérlődés, invázió és extinkció sokkal rövidebb időléptéken zajlik, mint a speciáció. Ezért valószínűbb, hogy a fenntartó mechanizmusok alapja a gyors **fajkicsérlődés**. Vagyis a fajazonosság kevésbé fontos, mint a kölcsönhatások állandó architektúrája.

A táplálkozási hálózatok evolúciójának megértéséhez segítséget ad a filogenetikai rokonság és a trofikus szerkezet kapcsolatának vizsgálata (Bersier és Kehrl 2008). Az evolúció során azok a folyamatok, amelyek a táplálkozási hálózatokat generálják, **szekvenciálisan** működnek, vagyis a fajok egymás után adódnak hozzá a hálózathoz. A hálózatba lépésük, majd a táplálékuk függ a már jelenlévő fajok velük fennálló rokonságától. A kulcskérdés annak a szelektív folyamatnak a feltárása, amely a filogenetikai kládokon belül „kiválasztja”, hogy mely fajok kerüljenek a hálózatba. Szempont lehet ebben a testméret, mert egyaránt kötődik metabolikus és demográfiai paraméterekhez, de a speciációban is van szerepe. A filogenetikai és trofikus szerkezeteket hasonlósági mátrixokkal lehet összevetni (amelyekben a páros filogenetikai hasonlóság egy közös őstől való távolság alapján mérhető és szembeállítható a közös ragadozó/zsákmányfajokkal). Eddigi ismereteink szerint a fajgazdagabb természetes közösségek stabilabbak és a hálózat fajainak szorosabb filogenetikai rokonsága tovább növeli a stabilitást (Cadotte és mtsai 2012).

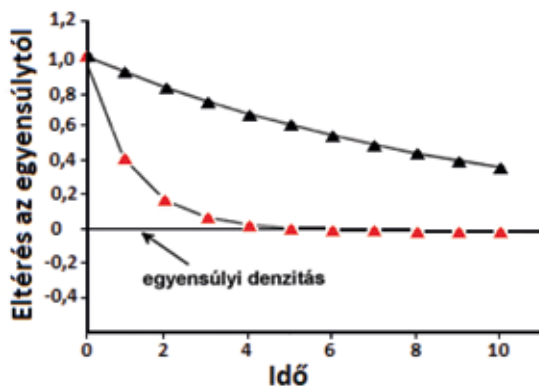
Stabilitás és komplexitás ökológiai közösségekben

20.1 Bevezetés	525
20.2 A stabilitás és komplexitás elméleti megalapozása	526
20.2.1 Komplexitás és stabilitás modellrendszerekben	528
20.2.1.1 May stabilitás modellje	528
20.2.1.2 Komplexitás, stabilitás és perturbációk	530
20.2.1.3 Kölcsönhatás típusok, kölcsönhatási erők és stabilitás	531
20.2.1.4 Realisztikus modellek	532
20.2.2 Komplexitás és stabilitás valós rendszerekben	533
20.2.3 A stabilitást befolyásoló tényezők	534
20.2.4 Stabilitás az ökológiai hálózatokban	535
20.3 A fajgazdagság és ökológiai funkciók kapcsolata	535
20.3.1 A fajgazdagság és ökológiai funkciók kapcsolatának elméleti háttere	536
20.3.2 A fajgazdagság kapcsolata a produktivitással és a stabilitással	538
20.3.2.1 Fajgazdagság és produktivitás növényeknél	538
20.3.2.2 Fajgazdagság és produktivitás heterotrof szervezeteknél	540
20.3.2.3 Fajgazdagság és produktivitás akvatikus rendszerekben	540
20.3.2.4 Szárazföldi és vízi rendszerek összehasonlítása	541
20.3.3 A funkcionális diverzitás stabilizáló szerepe	541
20.3.4 A kapcsolat iránya felcserélhető?	541
Támogató anyagok	
20.TA1 Ellenálló képesség (rezisztencia) és fajdeléciók	543
20.TA2 A perzisztenciáról részletesebben	545
20.TA3 Stabilitási fogalmak az ökológiában	546
20.TA3.1 Stabilitás, reziliencia, rezisztencia	546
20.TA3.2 Ökológiai stabilitás	548
20.TA3.3 Strukturális stabilitás	549
20.TA3.4 A Ljapunov-stabilitás	549
20.TA3.5 Alternatív stabilis állapotok	549
20.TA3.6 A fajgazdagság és reziliencia viszonya	550
20.TA3.7 Populációs és közösségi stabilitás	550
20.TA3.8 A faj–egyed diverzitás, mint a stabilitás mérőszáma	551
20.TA4 Problémák, mechanizmusok és magyarázatok a produktivitás és fajgazdagság összefüggés megközelítéseiben	551
20.TA4.1 A produktivitás és fajgazdagság ($P \rightarrow F$) összefüggés típusai	551
20.TA4.2 A fajgazdagság és produktivitás ($F \rightarrow P$) kapcsolatának kísérletes vizsgálata	553
20.TA5 Alternatív stabilitás–komplexitás modellek	556
20.TA6 Lépték és stabilitás	558
20.TA6.1 A fajgazdagságtól (F) függő produktivitás (P) mintázata különböző léptéken	558
20.TA6.2 A produktivitástól (P) függő fajgazdagság (F) mintázata különböző léptéken	559

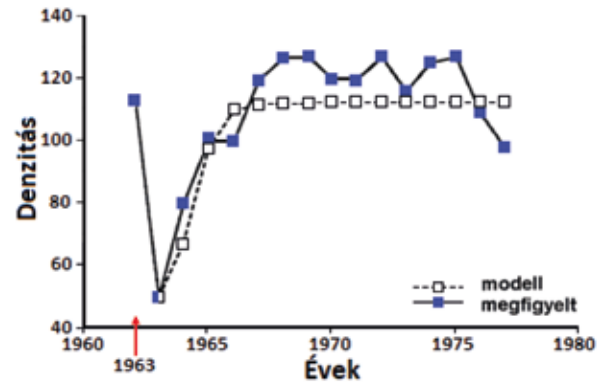
20.1 BEVEZETÉS

Egy rendszert, például ökológiai rendszert, akkor tekintünk **stabilnak**, más szóval perzisztensnek, ha általános állapota hosszú ideig fennáll, paraméterei nem fluktuálnak szélsőségesen, másrészt ellenáll a racionális mértékű perturbációknak. A természetben csak stabil rendszerekkel találkozunk, abban az értelemben, hogy a nem stabilak régóta megszűntek az evolúció során. A stabilitás fogalma relatív és nem változatlanúságot jelent, hanem állapotok összehasonlításával értelmezhető. Mivel a közösségek nem statikus, hanem dinamikus rendszerek, a stabilitásuk megragadása és kvantitatív jellemzése nehéz, ezért célszerű a stabilitás komponenseit figyelembe venni. Ezek a rugalmasság vagy másként „visszatérési képesség” (reziliencia), ellenálló képesség (rezisztencia), robusztusság és törékenység (fragilitás) (lásd tárgyalásukat alább).

A közösségek **összetett** (komplex) rendszerek. Bonyolultságuk miatt a fennmaradásukat érintő folyamatok is sokrétűek, ezért a problémakört általában az alkotó populációkra vonatkozó vizsgálatokkal közelítjük. A közösségek hosszú ideig állhatnak fenn, eközben azonban az egyes fajpopulációk egyedszáma időben változik, vagy akár ki is pusztulhatnak. Az aktuális fajösszetételt és abundanciát folyamatos behatások (ragadozás, diszperzió, fakidőlés stb. és emberi perturbációk) megváltoztathatják, és ez egy adott „egyensúlyi ponttól” elmozdíthatja a közösséget, ami akár meg is szűnhet. Ha az új, perturbált állapotból a rendszer képes visszatérni korábbi állapotába, akkor azt mondjuk, hogy a közösség **rugalmas** (reziliens). A visszatérés lehet gyors vagy lassabb (20/1. és 20/2. ábrák). A reziliencia azt is kifejezi, hogy hány és mekkora „zavarás” mellett marad reziliens a rendszer, mielőtt állapota véglegesen megváltozik. Ökoszisztéma-szinten akkor jelentkezik a reziliencia, ha a kulcsfontosságú fajok megmaradnak, vagy egymást funkcionálisan helyettesítő fajok vesznek részt



20/1. ábra. Két populáció, melyek „zavarást” követően az egyensúlyi szint (folytonos vonal a 0-ból kiindulva) felé haladnak. Az egyik populáció (fekete háromszögek) sokkal kevésbé reziliens, mint a másik (piros háromszögek), mert lassabban tér vissza eredeti állapotába. Egyszerű modellek esetében, a visszatérés megközelítőleg exponenciális függvényvel írható le [Pimm (1991) nyomán módosítva].



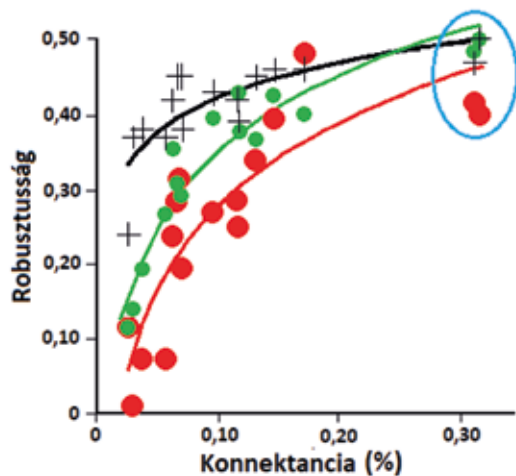
20/2. ábra. Énekesrigó-populáció denzitásváltozása angol agrárterületeken (telt négyzetek). Az 1966-os denzitást 100%-nak tekintették és ehhez viszonyították a más években mértéket. Az 1963-as tél hideg volt és megzavarta az állományt. Az illesztett görbe (üres négyzetek) a visszatérési folyamatot modellel. Ebből megállapítható, hogy az egyensúlyi denzitás kb. 113 egyed/év, a visszaálláshoz szükséges idő (reziliencia) $1/r$, azaz 1,61 év [Pimm (1991) nyomán módosítva].

a természetes bolygatások hatásának csökkentésében. Ha folyamatosan növeljük és mérjük a közösségre gyakorolt hatások erejét, akkor találni fogunk egy értéket, amely felett a közösség elveszti **ellenálló képességét** (rezisztenciáját) és a fajösszetétele és/vagy egyedszáma megváltozik időlegesen, vagy véglegesen. Más szavakkal azt az „erőt” határozhatjuk meg, amelyet a megszüntetésével szemben kifejti. Ha elveszíti ellenálló képességét, **alternatív stabilis állapotba** kerülhet. Alternatív stabilis állapotok azonban alacsony reziliencia esetén is bekövetkezhetnek. A reziliencia és rezisztencia összefügg és gyakran ellentétesen jelennek meg (Díaz és Cabido 2001): egy olyan közösségben (pl. ruderalia), amelyet egy gyorsan növekedő növényfaj dominál, a reziliencia magas, de az ellenálló képesség alacsony. Fordított helyzet áll elő, ha lassan növekvő fajok vannak jelen (pl. örökzöld vegetáció).

Egy nagyléptékű ökológiai rendszer a „zavarásokra” mutatott nagyfokú tehetetlensége következtében **dinamika-ilag robusztus** lehet, azaz működése fennmaradhat. Ezek a rendszerek a környezeti változók széles tartományában léteznek, mint például a tajga biom. A rendszer funkciói alternatív stabilis állapotokban is megmaradnak, vagyis a robusztusság a működéssel és nem az állapot fenntartásával kapcsolatos (Kitano 2007). A robusztussággal ellentétes fogalom a **törékenység** (fragilitás). Törékeny rendszerek a környezeti tényezők szűk tartományában állnak fenn, ezért könnyen megszűnhetnek, vagy alternatív stabilis állapotba juthatnak (amennyiben van ilyen, 7/2. és 7/3. ábrák és 21.5). Példát a napjainkban gyakori, a településeket veszélyeztető erdőtüzek kínálnak: egy erdőközeli település komplex rendszert jelent, amely robusztus egyes „zavarásokra” nézve (pl. nagy mennyiségű csapadékból származó árvíz ellen védett), viszont igen törékeny váratlan „zavarásokra” (pl. erdőtüz). Ökoszisztémák vonatkozásában a trópusi esőerdő sok vonatkozásban robusztus rendszer, viszont bizonyos perturbációk szempontjából fragilis, mert jelentős tarvágás és égetés

után nem képes visszatérni eredeti állapotába, elsősorban az esőzések által elmosott talaj hiánya következtében. Az ökológiai rendszerek a „zavarásoktól” függően különböző mértékben lehetnek robusztusak vagy törékenyek.

Ahogy azt a 19. fejezetben említettük, a konnektancia mértékének emelkedésével a robusztusság növekedik, ami a fajvesztésekkel, eltávolításokkal összefüggő hálózati viselkedést, például további fajvesztésekkel szembeni ellenálló képiséget mutatja. Dunne és mtsai (2002b) 16 valós táplálkozási hálózat modellezése alapján azt vizsgálták, hogy vajon az elsődleges (primer) fajeltávolítás milyen mértékű másodlagos, illetve teljes fajvesztést okoz. A másodlagos fajvesztés például az, ha egy nem bazális faj az összes zsákmányfaját elveszíti. Azt az eredményt kapták, hogy a **nagy kapcsolatszámú** fajok eltávolítása váltotta ki a legjelentősebb másodlagos és teljes fajvesztést a random fajeltávolításokhoz képest. Ha azonban a fajvesztést a hálózati **konnektancia** (itt L/S^2 , mert a kannibalizmust is tartalmazza, 19.4.1) függvényében vizsgáljuk (20/3. ábra), akkor annak növekedtével valamennyi hálózat jelentős fajvesztést szenved el. Ezt a robusztusság méri, amit modellek alapján úgy definiáltak, mint azt a hatást, amely $\geq 50\%$ teljes (primer + szekunder) fajvesztéshez vezet. (Vagyis mekkora tehetetlenséget mutat a rendszer annak érdekében, hogy további fajvesztések ne következzenek be.) Különösen érvényes a megállapítás az alacsony konnektanciájú hálózatokra. Ha ezekből a legtöbb kapcsolattal rendelkező fajok kb. 20%-át eltávolították, akkor kb. 60-100% további fajvesztés



20/3. ábra. Az elsődleges fajeltávolítások aránya (robusztusság), amely ahhoz szükséges, hogy a különböző konnektanciájú hálózatokban a fajszám felére csökkenjen (az eltávolított és a kipusztult fajok együttesen csökkentették a fajszámot). Összesen 16 modell táplálkozási hálózatot perturbáltak. A piros pontokkal jelölt hálózatokban a legtöbb kapcsolattal rendelkező fajokat távolították el, a zöld pontokkal jelöltekben szintén ugyanezeket a bazális fajok kivételével, a kerekesszel jelöltekben pedig a fajeltávolítások random módon történnek ugyanezekből a hálózatokból. Ahogy növekedik a konnektancia, egyre több hálózat veszít további fajokat és a legmagasabb konnektanciával rendelkező hálózatok fajainak eltávolítása okozza a legnagyobb további fajvesztést (kékekkel keretezett jelek) [Dunne és mtsai (2002b) nyomán módosítva].

történt. A 20/3. ábra azt is mutatja, hogy a random fajeltávolítás alacsony konnektancia mellett is fontos (pl. bazális) fajokat érinthet, melyek nagy fajkihalást okoznak. Amennyiben az eltávolítás a kapcsolatszám függvényében történik, csak a magas konnektanciájú (pl. csúcsragadozó) fajok eltávolítása miatt következnek be súlyos fajvesztés (lásd még 20.TA1). Természetesen ugyanezek a folyamatok másként jelentkeznek egy nagy fajgazdagságú közösségben. Az, hogy az egyszerű vagy komplex közösségek robusztusabbak-e a fajvesztésre nézve, attól függ, hogy a bazális fajok vagy a csúcsragadozó irányából tekintjük-e a kérdést.

Egy rendszer lehet **lokálisan** vagy **globálisan stabilis**, illetve ezekkel ellentétes állapotú. Globális stabilitás jellemzi például az anyagok körforgalmát, de ugyanezek lokálisan gyakran perturbáltak. Például egy tó két stabilis alternatív állapot között mozoghat: az egyik az eutrofizáció nitrogén és foszfor túlterhelés következtében, a másik az eutrofizáció megszűnése, a „tisztá” állapot.

A közösségek stabilitásának kérdése szorosan kapcsolódik a biodiverzitás és az ún. ökológiai **funkciók** tágabb és a **diverzitás–produktivitás–stabilitás** szűkebb tárgyához. Ezzel kapcsolatban a következő kérdéseket tehetjük fel: a magasabb diverzitás vagy a magasabb produktivitás növeli-e a rendszer stabilitását? Milyen viszony áll fenn a fajgazdagság és produktivitás ($F \rightarrow P$) között? Van-e lépték függősége a viszonyoknak? Ezt a kérdéskört a fejezet második részében tárgyaljuk. A **produktivitás** (24. fejezet) fontos része a közösség stabilitásának, mert a fajgazdagabb közösségek produktívabbak lehetnek, az energia több résztvevőhöz jut el, ami stabilitást eredményez a perturbációk ellen.

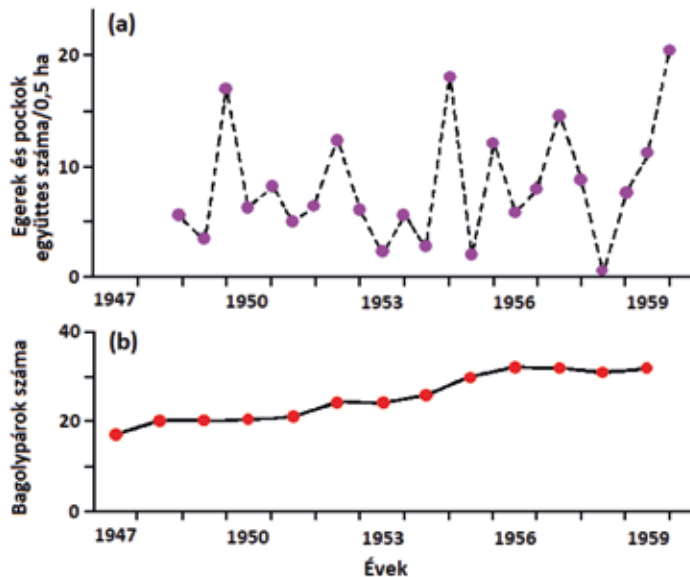
20.2 A STABILITÁS ÉS KOMPLEXITÁS ELMÉLETI MEGALAPOZÁSA

Az ökológusokat hosszú ideje foglalkoztatja az, hogy mitől és milyen mértékben stabilisak a közösségek? A stabilitás problémája az eddig tárgyalt ökológiai témakörökben nem új. Már a 4. fejezetben tettünk megállapításokat, például azt, hogy egy populáció – a populációnövekedési ráta függvényében – egy vagy több stabilitási értéket érintve hosszú ideig fennállhat. Például stabilisnak nevezhetjük a macskabagoly (*Strix aluco*) (4/5.

kép) abundanciáját Oxford (UK) közelében, annak ellenére, hogy a zsákmányfajok (19/1. és 20/1. képek) populációmérete jelentős mértékben változik (20/4. ábra). Vagyis, ekkor a stabilitást a populációk méretének időbeli fluktuációjával mérjük.



20/1. kép. Erdei egér (*Apodemus sylvaticus*, Muridae)
© Hans Hillewaert



20/4. ábra. A macskabagoly (*Strix aluco*) zsákmánypopulációi [az erdei egér (*Apodemus sylvaticus*) és a vöröshátú erdeipocok (*Myodes glareolus*)] jelentős fluktuációkat mutatnak (a), ezzel szemben a bagoly párok száma nagyfokú stabilitást mutat hosszú éveken át (b) [Southern (1970) nyomán módosítva].

Egy egészen más szintre lépünk a közösségek stabilitásának tanulmányozásával. A közösséget alkotó populációk mérete gyakran nem azonos irányban változik, mégis együttesen járulnak hozzá a stabilitáshoz. Elton (1958) több érveléssel alátámasztva azt az állítást fogalmazta meg, hogy **a komplex rendszerek egyben stabilak is**. (A komplexitás egyfajta megközelítése lehet a kapcsolatdenzitás.) De hasonló véleményen voltak más, tekintélyes ökológusok is, mint Odum (1953) és MacArthur (1955). A felfogás kialakulásában nagy hatása volt Lindeman (1942) eredményeinek. Eszerint, minél nagyobb energia tartalma van egy rendszernek, annál több helyre juthat el az energia, annál biztosabb alapokon „áll” a rendszer. Az energia ebben az esetben komplexitás egyenértékűként jelenik meg. Másrészt, maga a stabilitási probléma, melynek részleteit nem kis mértékben a mérnöki területről származtatták, érthető módon önmagában is egy tudományos kihívásnak számított és az 1970-es évek elején többen modellekkel kezdték vizsgálni. Ebben nagy segítséget nyújtottak az akkor már tudományos célokra is rendelkezésre álló számítógépek.

Elton egyszerű populációs összefüggésekből és empirikus eredményekből indult ki és ezeket, mint az **instabilitás** példáit, azzal az érveléssel vette sorra, hogy ezekkel szemben „a komplex rendszerek stabilak” kell, legyenek (Krebs 1985):

1. a mindössze két faj kapcsolatát leíró egyszerű rendszerek (interspecifikus verseny vagy ragadozó–zsákmány viszony) akkor ismert matematikai modelljei esetében nehéz volt számszerű stabilitást elérni;
2. egyszerű laboratóriumi rendszerekben, mint Gause *Paramecium*-fajokkal végzett kísérletei, a számszerű stabilitás csak nehézkesen állt fenn;

3. a kisméretű szigetek sokkal sérülékenyebbek a fajinváziókra, mint a kontinensek;
4. kártevő gradációk sokkal gyakoribbak mezőgazdasági, vagyis fajszegény, vagy ember által másként perturbált helyeken, mint természetes közösségekben;
5. a trópusi esőerdőkben nincsenek rovar gradációk, szemben a mérsékelt égöviekkel, mert az előbbieket komplexebbek;
6. a rovarölő szerek alkalmazása rovar kártevők gradációit okozza, mert a védekezésre használt szerek a természetes ellenségeket is kikapcsolják (az ún. **Volterra-elv**).



20/2. kép. Gyapjaslepke (*Lymantria dispar*, Erebidae) nőstények és a lerakott tojáscsomók (barnás foltok) egy fatörzsön.
© Fotó: Csóka György

Figyelembe kell venni, hogy a fenti állítások egy része az akkor már több mint 50 éve folytatott ún. **biológiai védekezés** (29.4) köréből származó tapasztalatokat tükrözi. A XIX. század végétől kezdve sok próbálkozás történt más kontinensekről behurcolt kártevők természetes ellenségeinek betelepítésére (főként az USA kaliforniai és floridai citrusültetvényein). (9/19. és 9/20. kép) Ezek több-kevesebb sikerrel folytak és sok értékes tanulsággal szolgáltak. MacArthur érvelése szintén egyszerű volt: a bonyolultabb rendszerben több útvonal lehetséges az energia áramlására. A közösség stabilitásának mértéke a „választási lehetőségek mennyisége”, melyeken keresztül az energia a fogyasztókhoz juthat a táplálkozási hálózaton felfelé haladva. Ahogy tehát a kapcsolatok száma növekedik, úgy növekedik a stabilitás is. Összefoglalva, Elton és MacArthur indoklását a „józan ész logikájának” nevezhetnők.

Elton indokai közül egyeseket azonnal megcáfoltak. May (1973b) például az elsőt veszi kritika alá, amely két fajt (ragadozó és zsákmány) tekint és bizonyítja, hogy a nagyszámú fajjal készített modellek sem stabilabbak, sőt kevésbé azok. Az 5. érv esetében pedig ma már tudjuk, hogy a trópusi rovarpopulációk is mutatnak jelentős fluktuációkat (Wolda 1978, 1983, Dyer és mtsai 2012).

A másik ok, amiért tárgyalnunk kell a stabilitás problémáját az, hogy sok közösség **evolúciós értelemben** is hosszú időn keresztül fennáll. Természetesen nem változatlanul, azonban lényegében nagyon hasonló állapotban. Például a füves puszták (préri, sztyep, savanna) az elmúlt 2 millió év alatt már a mai jellegzetes vonásaikkal rendelkeztek (Ford 2009). Mi teszi lehetővé az ilyen hosszú távú stabilitást? Ezen a szinten azonban a kérdés tartalma is megváltozik. Egy modell táplálkozási hálózat helyett regionális vagy kontinentális méretű ökoszisztémákat fenntartó abiotikus tényezőkben és fajok (ko) evolúciós kölcsönhatásaiban kell gondolkodnunk. Ez a téma inkább a „tartósság”, a **perzisztencia** körét érinti, amely nagy

időléptékekben tekinti a közösségekbe **belépő** és az onnan **kihaló** fajok sorsát (20.TA1).

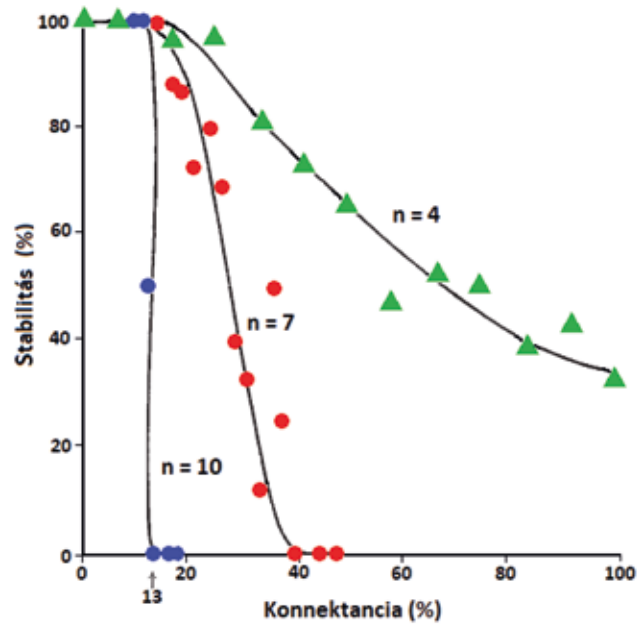
20.2.1 Komplexitás és stabilitás modellrendszerekben

Közösségek kisebb egységeivel (guildek, 21.4.1), vagy részeivel (modulok) is nehéz kísérletezni, teljes közösségekkel pedig szinte lehetetlen. Ez a fő oka annak, hogy a stabilitás problémáját elsősorban **modellezés** formájában és nem kísérletesen vizsgálják. A modellek felépítéséhez a valóságból indulnak ki, a bemeneti adatok empiriából származnak. A modellezés eredményeit óvatosan kell interpretálni, mert a paraméterek száma és érvényességi tartománya sokszor a közösségek valós kapcsolat gazdagságát nem tudják leképezni.

A matematikai megközelítések ökológiai alkalmazásában több stabilitás-fogalom is létezik (Svirezhev 2000): a fajgazdagság is egy lehetséges stabilitási mérőszám, de ilyen az ún. Ljapunov-stabilitás, az „ökológiai stabilitás”, és a strukturális stabilitás is (20.TA3). Közlebbi témánk szempontjából a Ljapunov-stabilitás (más elnevezései: szomszédsági, lokális vagy aszimptotikus stabilitás) fontos, melynek **pozitív** előjele a nemlineáris rendszerekben, mint amilyenek az ökológiai közösségek, jelzi a kaotikus jelleget, illetve azt, hogy az attraktorok **nem konvergálnak**, amely a populációk egyensúlyi pont felé haladásának feltétele lenne (Benincá és mtsai 2008).

20.2.1.1 May stabilitás modellje

May (2009) leírja, hogy MacArthur oxfordi doktorandus hallgató korában (az 1950-es évek elején) már felvetette, hogy a közösség stabilitása nagyjából arányos kell legyen a táplálkozás hálózati kapcsolatok számának logaritmusával (amit információelméleti ismereteire alapozott). Már az 1970-es évek elején több, a komplexitás–stabilitás problémát megközelítő modell keletkezett. Az, hogy a legismertebb a May-féle modell vált, alaposságának, a modellel végzett sokrétű vizsgálatnak, a kísérleti bizonyítékoknak és nem utolsósorban a kitartóan rázúduló – sokszor alaptalan – kritikáknak köszönhető. A modell megjelenése óta [May (1972) cikk, majd könyv formájában (1973a)] immár 50 éve állítja, hogy **véletlenszerűen összeállított közösségekben a komplexitás csökkenti a stabilitást**. A komplexitás itt két tényező, a konnektancia és fajszám szorzataként értelmezendő. Az állítás nagy vitákat váltott ki. Azonban May nemcsak a könyvében, hanem később is (May 2000) kifejtette, hogy a modelljével nem zárta ki azt, hogy a természetben a komplexitás és stabilitás pozitívan hat egymásra, de megjegyezte, hogy nincs olyan általános szabály, mely szerint a fajgazdagabb közösségeknek nagyobb ellenállást kell mutatniuk fajvesztés ellen. Éppen ellenkezőleg, a véletlenszerűen létrehozott komplex rendszerek sokkal hajlamosabbak erre bolygatást követően, mint az egyszerűbbek. A két állítás mégsem paradox-jellegű, mert a valódi rendszerek – a modellekkel szemben – nem



20/5. ábra. A konnektancia és stabilitás kapcsolata 4, 7 és 10 fajjal rendelkező közösségek esetében. A konnektancia növekedésével az egyre bonyolultabb közösségekben rohamosan csökken a stabilitás [Gardner és Ashby (1970) nyomán módosítva].

általánosak, hanem „A Természet a paraméter tér kicsiny és speciális esetét jelenti”, írja, amit alapvetően az evolúciós erők egyedekre gyakorolt hatása alakít (May 2001, 76. old.). Nehéz azonban elképzelni, hogy a jelenleg ismert élővilág bonyolultsága egyenértékű lehet bármely valószínűséggel.

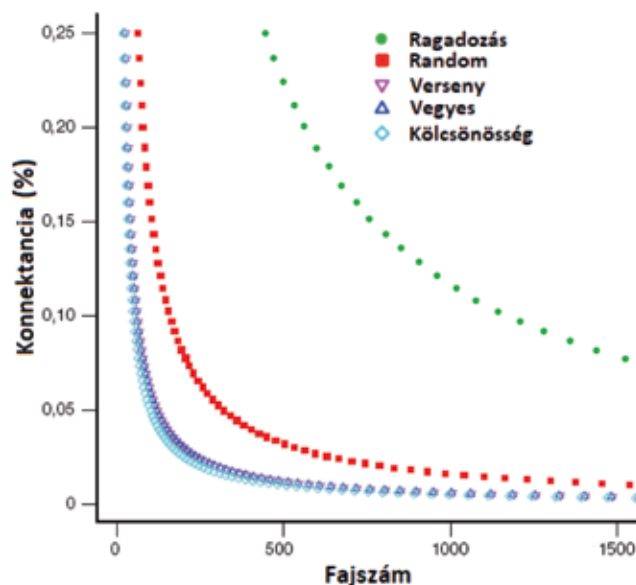
Nem is Robert May jutott erre a következtetésre először. Gardner és Ashby (1970) vizsgáltak egy elméleti helyzetet, mely során egy, a fajok kapcsolatait tükröző (négyzetes) ún. **közösségi mátrix** (minden ilyen modellezésnek ez a kiinduló eleme) celláit -1 és $+1$ értékekkel töltötték ki, majd a mátrixot perturbáltak (vagyis lokális stabilitás vizsgálatot végeztek az abundanciák változtatásával) és figyelték a populációk visszatérését az egyensúlyi helyzetbe. Azoknak a mátrixoknak az arányát, melyek egy adott mérettartományban stabilak voltak, a konnektancia függvényében ábrázolták (20/5. ábra) és azt találták, hogy a kapcsolatok számának növekedtével az összes esetben csökkent a stabilitás valószínűsége. Minél nagyobb volt a fajszám, annál gyorsabb volt a csökkenés. Azt a következtetést vonták le, hogy nagy, komplex rendszerek egy kritikus konnektancia határig stabilak, majd ha ez tovább növekedik, hirtelen instabilakká válnak.

May tulajdonképpen ezeket az eredményeket általánosította és alkalmazta az ökológiában. Az 1973-ban megjelent könyvének faksimile kiadásához (May 2001) új előszót írt, amelyben értékelte az addig eltelt 28 év kritikáit, melyek közül nem egy (pl. Polis 1997) a modellje következtetését műtermékek, az alkalmazott algebrát hibásnak stb. tartotta. Ebből a távlatból jól meg lehetett ítélni, hogy az alkalmazott módszerek mennyiben feleltek meg a célnak és miért azokat az eredményeket kapták.

Az 1970-es években ismerték fel, hogy a populációk dinamikus, nemlineáris rendszerek, melyeknek több egyensúlyi pontja is lehetséges, mozgásuk pedig determinisztikusan kaotikus (DeAngelis és mtsai 1989). (A kaotikus mozgást éppen May modelljével ismertették a 7.TA3-ban.) Mindezek ellenére a Lotka–Volterra-féle lineáris determinisztikus modellek (egyetlen egyensúlyi ponttal) és az interspecifikus verseny koncepciója domináltak és meghatározták a gondolkodás körét.

A modell alapja egy ún. **random közösségi mátrix**, amely a résztvevő fajok közötti kölcsönhatásokat jeleníti meg és melyet Wigner Jenő, magyar fizikus, dolgozott ki. Ebben a mátrixban a kölcsönhatásoknak ellentétes előjelűeknek kell lenniük (lásd az alábbi példát). Ezt a ragadozás és az amenzalizmus (Bevezetés II) teljesíti, a verseny, a kölcsönösség és szimbiózis nem. May a modell publikálásával egy időben már jelezte (May 1973b), hogy a kvalitatív stabilitással jó összhangban van a ragadozó–zsákmány kapcsolat, tehát a stabilitást növeli, de a fajok közötti verseny és a kölcsönösség csökkenti. Feltételezte azt is, hogy a ragadozás a stabilitással való pozitív kapcsolata miatt olyan gyakori a természetes rendszerekben. Ugyanezt a következtetést erősíti meg Goh (1979) modellje is. A verseny és kölcsönösség May-modell szerinti vizsgálata valóban jelentős instabilitáshoz vezet (20/6. ábra). May és Goh modellje is LV-modell alapokon nyugszik, amelyekben a lokális stabilitás egyben globális stabilitást is jelent.

A kölcsönhatások általános jelölése a_{ij} , illetve a_{ji} , amely – a fajok közötti verseny esetében már megismert módon – a j -faj hatását az i -fajon és viszont, fejezi ki. A kölcsönhatások +



20/6. ábra. A May-modell módosításával készült ábra, amelybe a kölcsönösséget és a fajok közötti versenyt is beépítették. A piros négyzetek mutatják May eredeti, random mátrix alapú hiperbolikus összefüggését. Ehhez képest a „vegyes” (amely az összes kapcsolat típusát tartalmazza), a verseny és a kölcsönösség jóval instabilabb, mert a fajszám kismértékű emelkedése is a konnektancia jelentős csökkenésével jár. Valamennyitől elkülönül a ragadozó–zsákmány kapcsolat (zöld pontok), mely növeli a stabilitást [Allésina és Tang (2012) nyomán módosítva].

20/1. táblázat. Ún. Jacobi-mátrix May stabilitás vizsgálatához.

a_{ij} (i -faj hatása a j -fajon)	a_{ij} (j -faj hatása az i -fajon)		
	+	0	-
+	++	+0	+-
0	0+	00	0-
-	--	-0	--

és – előjelűek, vagy 0 (semlegesek) lehetnek, aszerint, hogy a populációk a hatás alatt növekednek, csökkennek, vagy nem változnak. May a gráfelmélet alapján ún. **hurokelemzést** végzett, amelyet akkor alkalmaznak, ha egy közösség stabilitását vizsgálják, azonban csak előjeles (kvalitatív) hatások állnak rendelkezésre. A random közösségi mátrix ún. Jacobi változatát használta (20/1. táblázat).

A kölcsönhatások eredménye egyedszámváltozás, ennek mértéke azonban csak az egyensúlyi abundancia környezetében történt, tehát May a **lokális stabilitást** vette figyelembe. Minden fajt minden más faj befolyásolt, a hatás mértékét (melyet **interakciós erőnek** nevezünk) β jelölte, melynek értékei, a mátrixnak megfelelően, +, – vagy 0 lehetett. Ezek szerint, ha β_{ij} pozitív, akkor – ha i ragadozó és j zsákmány – kedvező az előbbinek és fordítva, β_{ji} esetében, negatív a zsákmányra nézve. A β_{ij} és β_{ji} egyformán negatív versenyző fajok között és egyaránt pozitív mutualisták esetében.

May a közösségeket random állította össze és ezzel a szerkezetüktől is megfosztotta azokat, ti. a természetes rendszerek nem random szerveződnek! Az intraspecifikus (β_{ii} és β_{jj}) kapcsolatokat -1 értékűnek, összes többit random adta meg (0 értékeket is beleértve). A modellnek három fő paramétere volt: S , a fajok száma, C , a konnektancia és β , a már említett interakciós erő. (Az utóbbira nézve ebben az időben még nem voltak tapasztalati adatok.) A β mint átlagos kölcsönhatási erő szerepelt, ami a nem zéró értékek előjel nélkül vett átlaga volt. A bonyolult matematikai eljárást mellőzve csak annyit jegyzünk meg, hogy a Ljapunov-egyensúly feltétele az, hogy a közösségi mátrix összes ún. **sajátértékének** negatívnak kell lennie. Amennyiben ez fennáll, akkor a rendszer egyensúlyban van, ha néhány érték pozitív, akkor nincs stabilis egyensúlyi pont. Ezután May „zavarta” (perturbálta) a rendszert. Ez az abundancia értékek mesterséges változtatását, csökkentését vagy növelését jelentette.

A random generált közösségi mátrixok közül egy nagyméretű (sok fajt és kölcsönhatást tartalmazó) mátrix $P(m, C, \beta) \rightarrow 1$ valószínűséggel lesz stabilis, ha az alábbi feltétel fennáll [m a mátrix mérete, azaz a fajok száma (S), C a konnektancia, β felülvonás pedig az átlagos kölcsönhatási erőt jelenti]:

$$\overline{\beta}(SC)^{1/2} < 1, \text{ vagy egy másfajta megjelenítésben: } \overline{\beta}\sqrt{SC} < 1.$$

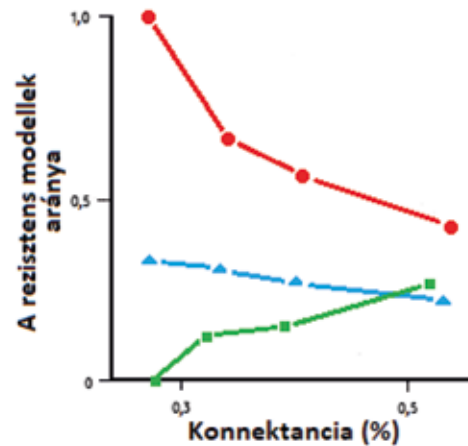
Az egyenlőtlenség azt jelzi, hogy akár S , akár C növelése a baloldal értékét emeli, ami instabilitást eredményez, azaz meghaladja 1 értékét. Vagyis **a fajszám és konnektancia szorzatának növekedése, ami a komplexitás növekedését**

eredményezi, csökkent stabilitással jár együtt. Ugyanakkor S -t és C -t is szétválasztja és függetlenné teszi a változásukat: hogy a stabilitás fennálljon, S növekedése C csökkenését kívánja meg és fordítva. S tehát nem feltétele C -nek, és viszont, az egyenlőtlenség értelmében. (A valóságban S nélkül nincs C .) A nagy β -értékek valószínűleg instabilitáshoz vezetnek, valamint, hogy a fenti összefüggésre az éles váltások jellemzőek. Ez azt jelenti, hogy mindhárom tényezőnek van olyan kritikus értéke, amelynél a stabilitás átvált instabilitásra.

May modelljének általános következtetése meglepte az ökológusokat, pedig nem az egyedüli volt, aki ezt állította. A már említett Gardner és Ashby (1970), DeAngelis (1975), Gilpin (1975), Pimm (1979) ugyanúgy a komplexitás–stabilitás negatív kapcsolatát tapasztalták modelljeikben. Hogy mégis May-modelljével foglalkoztak legtöbbet az idők során, az alapos kimunkálásnak (könyv alakban is megjelent) és akkorra már széleskörű ismertségének tulajdonítható. A modell más meglepetéseket is tartogatott: táplálkozási hurkok fordultak elő, például A fogyasztja B -t, B fogyasztja C -t, és C pedig A -t. Az ilyen hurkok jelenléte az akkori – a táplálkozási hálózatokról szerzett hiányos ismeretek tükrében – lehetetlennek tartották. Ma már tudjuk (Neutel és mtsai 2002), hogy a hurkok (19.3.2) egyes rendszerekben gyakoriak és növelik a stabilitást, mert gyenge kölcsönhatásokat (lásd 20.2.1.4) tartalmaznak. A modell hálózatok nem vettek figyelembe donor kontrolláltságot (14.1) sem, amely kimondottan stabilizáló hatású és nem érzékeny a fajok számának növekedésére, sőt a stabilitás az ilyen hálózatokban növekedik a komplexitással. Ez DeAngelis (1975) hasonló elvek alapján készített, azonban a donor kontrolláltságot is figyelembe vevő modelljében bizonyosodott be. Ez nemcsak a detritivoriára, hanem minden olyan kapcsolatra vonatkozott, ahol a fogyasztó nem képes befolyásolni a forrás megújulási sebességét, például nektár- és magfogyasztás, a növényi MNA-k hatása a herbivorok táplálkozására, parazitoidok és gazdáik viszonya. De ezzel azt is bizonyította, hogy a nagyobb konnektancia nagyobb stabilitást eredményez! A fajszám (S) értelmezése is pontosításra szorult: a matematikai levezetések számára nagyrészt irreleváns a jelentése, rendszerint „diverzitással” írják le, amin valójában csak fajgazdagságot értenek. Azonban, Ives (2007) egy modellel is bizonyította, hogy nem a fajok száma *de facto* az, ami befolyásolja a stabilitást, hanem a fajok közötti különbségek. Más elemzések (pl. Haydon 2000) kimutatták, hogy a csak matematikai úton konstruált közösségek magas szintű konnektanciát igényelnek a stabilitáshoz, egyben – mintegy megvédve May modelljét – kiemelték, hogy ez utóbbi olyan lokális kölcsönhatásokat vesz figyelembe egy adott léptéken, amelyen a változók relatíve stabilak egy egyensúlyi pont körül.

20.2.1.2 Komplexitás, stabilitás és perturbációk

Alapvetően más kép alakul ki, ha nem lokális stabilitást, hanem nagy perturbációkat vizsgálunk. Ez ténylegesen **fajelvonásokat** jelent. Pimm (1982) modelljében fajok kihagyásának hatása egy hattagú hálózatból attól függött, hogy melyik szintről és a konnektancia milyen mértéke mellett történt, vagyis közben

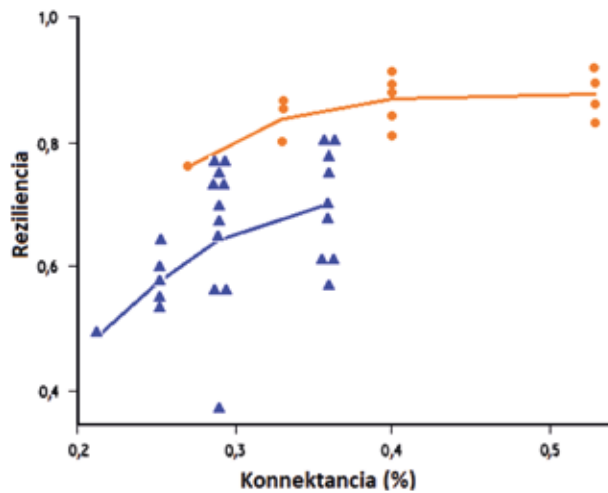


20/7. ábra. Különböző funkciójú fajok eltávolításának hatása a stabilitásra.

A függőleges tengelyen a rezisztens modellek aránya található, melyekből fajokat távolítanak el a konnektancia növekedésével. Az ábrán a pontok hat fajból álló modellek átlagai. A modelleket csúcsragadozók (piros pontok és vonal), közbülső fogyasztók (herbivorok, kék pontok és vonal) és bazális fajok (növények, zöld pontok és vonal) alkotják. A csúcsragadozók eltávolítása csökkenti a stabilitást (azaz a fajdelécióinak ellenálló modellek számát). A közbülső fogyasztók kihagyása nagyjából közömbös, míg a bazális fajok eltávolítása növeli a stabilitást a konnektancia növekedésével [Pimm (1991) nyomán módosítva].

a rendszer komplexitása változott (20/7. ábra). A csúcsragadozók eltávolítása, a tapasztalatokkal összhangban, erősen csökkentette a stabilitást magas komplexitás ellenére is, ami May formulája ellenében van, mert a stabilitásnak nem kellene változnia. Ez a csúcsragadozók funkcionális jelentőségét emeli ki a stabilitás fenntartásában. A bazális fajok (növények) eltávolítása ezzel szemben emelte a fajeltávolításra ellenálló (rezisztens) modellek arányát, ami a MacArthur „józan ész” és „sok lábón állás” logikájával egyezik. (További példák a 20.TA1-ben.)

May vizsgálta a **rezilienciát** (visszatérési időt) is, ez azonban **populációs szintre** vonatkozott, mert bár közösségeket állított össze, ezek Lotka–Volterra páros kölcsönhatásokon alapultak. **Közösségszintre** a rezilienciát Pimm (1982) emelte, aki azt találta, hogy azon közösségek csoportján belül, melyek stabilak voltak, a rezilienciát növelte a komplexitás (20/8. ábra). Az eredmény azonban nem lép ki a May által felállított keretek közül. Egyrészt Pimm csak azokat a modelleket vizsgálta, amelyek eleve stabilak voltak és ezek viselkedhettek eltérően. Másrészt, léteznek olyan valós rendszerek, amelyek növekvő komplexitásuk ellenére is stabilak, ilyen például a szukceszzió folyamata. Steiner és mtsai (2006) különbséget tesznek a populáció- és közösségszintű reziliencia között, mert bár az előbbi végső soron amalgamálódik az utóbbiba, azonban kötődhet egy-két domináns fajhoz, amelyek meghatározzák a biomasszát és a visszatérés gyorsaságát, még ha az átlagos populációs szintű reziliencia alacsony is. A fajgazdagság növelheti a gyorsabb visszatérés képességét, azonban a nevezett szerzők éppen azt mutatták ki, hogy ez nem magához a „diverzitáshoz” kapcsolódik, hanem a **fajösszetételhez**. A következtetésük szerint a populáció- és közösségszintű reziliencia nem korrelál szükségszerűen. (További részletek a 20.TA3-ban.)



20/8. ábra. A stabilis táplálkozás hálózati modellek között azok, amelyeknek nagyobb a konnektanciája, vagyis komplexebbek, relatíve stabilabbak is és a konnektanciával növekedik a rezilienciájuk. Ebben az esetben a reziliencia a < 200 időegységen belül visszatérő táplálkozási hálózatok arányát fejezi ki. A három szintű hálózatok (narancssárga színnel) reziliensebbek, mint a négy szintesek (kék színnel), de a stabil modellek között azok, amelyek komplexebbek, egyben reziliensebbek is (kék színnel) [Pimm (1982) nyomán módosítva].

Látjuk tehát, hogy kisebb-nagyobb változtatásokkal az eredeti modell következtetései mások. A May-modell általános összefüggéseit azonban ezek nem befolyásolták, mert a kiindulási feltételek azonosak voltak. Egy másfajta következtetéshez alapvetően más megközelítésre lett volna szükség, melynek feltételei azonban csak a természetes (valós) rendszerek sajátosságainak sokkal alaposabb megismerése után vált lehetővé. Ilyen sajátosságok voltak a **kölcsönhatási (interakciós) erők valós értékei, a táplálkozási hálózatok sokkal részletesebb felbontási szintjei, a kölcsönhatások (pl. a ragadozó–zsákmány viszony) részletesebb ismerete** a funkcionális válaszok tekintetében és továbbiak. Egyike a tapasztalatoknak Huffaker (1958) már tárgyalt (9.TA7) kísérleteinek eredménye: a térbeli foltosság menedéket jelent a zsákmány számára és stabilizálja a ragadozó–zsákmány viszonyt még egy relatíve hatékony ragadozó esetében is. Kisméretű folt (egyetlen narancs) esetében nincs, nagyobb foltokban (narancsok és inert anyagok együttese) viszont van stabilitás. Ez rávilágít a térbeli lépték jelentőségére! (Azonban azt nem szabad figyelmen kívül hagyni, hogy itt két-fajú, a legegyszerűbb LV-modellről van szó, amely globális stabilitást mutat, ami azt jelenti, hogy valamennyi populációdensitás visszatér eredeti állapotába. Amennyiben már három faj kölcsönhatásáról van szó, a kapcsolat nem lineáris megközelítést kíván és a stabilitási viszonyok is mások lesznek, mert kaotikus dinamika jelentkezik.)

20.2.1.3 Kölcsönhatás típusok, kölcsönhatási erők és stabilitás

A May-modell megállapításait vizsgáló munkák jelentős állomása Yodzis (1981) munkája, melyet valós táplálkozási hálózatok alapján végzett. Olyan közösségi mátrixot készített,

amely 40 valódi táplálkozási hálózat tulajdonságait használta fel. Kiindulásként valószínűtlennek tartotta, hogy a valós közösségek szomszédsági egyensúlyban legyenek. Figyelembe vette a fajok közötti és a **populáción belüli versenyt** és **interakciós erőt** is számolt. Azt kapta, hogy a stabilitás sokkal valószínűbb, amennyiben az interakciós erőket nem random, hanem a kölcsönhatásban lévő fajok sajátosságainak figyelembe vételével választja. Míg a populáción belüli verseny (denzitásfüggés) erősítette, a **fajok közötti verseny** gyengítette a stabilitást. Ez lényegében megerősítette May (1973a) eredményét, aki szintén a verseny stabilitás-csökkentő hatását tapasztalta, de ezt ugyanígy érvényesnek tartotta a **kölcsönösségre** is (20/6. ábra).

A **ragadozó–zsákmány** kölcsönhatási erő és a stabilitás kapcsolatát erősítette meg Navarrete és Berlow (2006) is. Az USA Washington államához közeli San Juan szigetek tengeri árapály zónában végezték kísérleteiket az ott domináns szesszilis kacslábú rákokkal (*Semibalanus cariosus*). Más kacslábú rák fajokkal együtt nagyjából homogén felületeket alakítanak ki a sziklákon. Random perturbációk, mint elsődleges ragadozójuk, a kürtcsigafajok (*Nucella* spp.) (16/17. kép), valamint a partra sodort hatalmas fatörzsek, jelentős



20/3. kép. Árapály zóna a San Juan szigeten (Washington állam, USA), ahol a vizsgálatokat végezték. (a) a kacslábú rákok által elfoglalt sziklák; (b) 50×50 cm-es kvadrát, amelyen a *Semibalanus cariosus* eloszlása látható; (c) a kvadrát egyetlen 10×10 cm-es eleme © doi: 10.1111/j.1461-0248.2006.00899.x

mértékű pusztítást és így nagyméretű csupasz sziklafelületeket hoznak létre, ahol az új nemzedékek letelepedése lehetséges. Ezek a közösségek azonban fokozottan perzisztensek és reziliensek, amelyet a léptékfüggő és nagyon változó erejű kölcsönhatások tartanak stabilis állapotban a környezeti sztochaszticitás ellenére. Ragadozók kizárásával megállapították a kölcsönhatási erőket és éveken át követték az új egyedek kolonizációját. A ragadozás általi kölcsönhatási erő fordítva viszonyult a fizikai zavarások méretéhez és az évek során a nagy kolonizációs hullámokhoz igazodott.



20/4. kép. *Semibalanus cariosus* (Balanidae) kacslábú rák © Kelly Fretwell

Intuitíve is evidens, de a modellek és tapasztalatok szintén megerősítik, hogy a **herbivor–növény** kapcsolat általában destabilizáló a teljes növényi biomassza mennyiségére nézve. Ennek ellenére a növekvő fajgazdagság mint biztosítási (pufferoló) hatás működik (a variancia csökkentése által) az időbeli stabilitás fenntartásában (lásd még a 20.TA4-et).

20.2.1.4 Realisztikus modellek

Valódi áttörésnek azonban McCann és mtsai (1998) modellje bizonyult, mely a fent említett nagyobb összefüggések beépítésével készült. Eredményével, mely a komplexitás és stabilitás **pozitív** kapcsolatát bizonyította, visszaállította Elton és MacArthur által képvisel „józan ész logikáját”, azaz azt a véleményét, hogy **a komplex ökológiai rendszerek is lehetnek stabilak**.

McCann (2000) szerint az áttörést, tehát a korábbi és jelenlegi felfogás összeegyeztetését, többek között, a stabilitási koncepciók eltérése akadályozta. A stabilitás alapvetően kétféle módon definiálható: az egyik az ún. **dinamikus** (vagy **egyensúlyi**) **stabilitás**, amely szerint egy rendszer lokális stabilitása adott határértékek között fennáll, ha a perturbációk ellenére ezek közé visszatér. A másik megközelítés szerint a stabilitás egy rendszer azon képességeit jelöli, amelyek **megakadályozzák a változást** (pl. a reziliencia és rezisztencia). Ez a felfogás főként empirikus vizsgálatokból származik, amelyekben a stabilitást a mért változók varianciájával fejezik ki. A reziliencia az előző állapotba való visszatérés gyorsaságát, a rezisztencia pedig a perturbációra mutatott változás mértékét fejezi ki. May és követői a dinamikus stabilitást fogadják el és ma is ez a leggyakrabban használt meghatározás, annak ellenére, hogy nincs megelőző (*a priori*) bizonyítéka. McCann a második egy általánosabb változatát használja, amely egyensúlyi és nem-egyensúlyi szempontot egyaránt tartalmaz, például egy populáció akkor válik stabilabbá, ha extrém alacsony, vagy extrém magas populációméretet elkerül és csökken a időbeli variabilitása.

Modelljük a következő szempontokat vette figyelembe:

- 1) A valós közösségekben előforduló *per capita* interakciós erő adatokat használtak;
- 2) Feltételezték, hogy a közösségek nem-egyensúlyi dinamikát mutatnak (7. fejezet), vagyis a közösségek nyitott rendszerek, egyensúlyi állapotokat nem érnek el, vagy csak megközelítenek, a komponens populációk dinamikája egymástól független és esetenként kaotikus, perturbációkra nem lineáris válaszokat mutatnak stb.;
- 3) A közösségek komplexitását a természetben található egyszerű mintázatok alapján szerkesztették;
- 4) Populációméret változóként a biomasszát használták;
- 5) A fogyasztási ráta a Holling II-típusú görbéje (16/2. ábra) szerint változott, vagyis nem lineáris jellegűnek tekintették a *per capita* fogyasztási rátákat;

Részletesebben kifejtve két feltételt: a 2)-es azt jelenti, hogy nem kerestek stabil egyensúlyi pontokat, hanem ún. **attraktorokat** léptettek be, amelyek adott populációméret esetén megakadályozták, hogy – az Allee-hatás (7.TA5) következtében – a populáció kihaljjon, ha túlságosan alacsony szintet érne el (pl. predáció következtében). Ekkor az attraktor az egyik lehetséges stabilis állapottól, ami a populáció megszűnése lenne, „eltereli” azt. Ez utóbbi szorosan összefügg a 3)-as feltételezéssel, ti. azzal, hogy a ragadozók, herbivorok nem tarthatnak fenn

magas intenzitású táplálkozást több zsákmányon egyidejűleg. Ez realisztikus és azt jelenti, hogy a fogyasztók nem törődnek a zsákmánnyal, ha annak abundanciája nagyon alacsony (foltos környezet, menedék), hanem zsákmányt váltanak, ha van erre lehetőség. Valószínű, hogy a dinamikát az allochton input is befolyásolja, ami pedig gyakori a közösségek működésében. Ennek alacsony szintje stabilizálja a táplálkozási hálózat dinamikáját, a magas pedig instabillá teszi (Huxel és McCann 1998). Így a többféle zsákmány fogyasztása megakadályozza egy adott zsákmányfaj kihalását.

A már említett központi megállapításon túl, mely szerint a komplexitás stabilizálja a rendszert és a természetes rendszereknek szükségük van a komplexitásra, fontos eredmény, hogy a **gyenge kölcsönhatások** kiemelkedő jelentőségűek. Mind a közösségi perzisztenciát, mind a stabilitást segítik. Hatásuk a fogyasztók és forrásaik közötti oszcillációk csillapítása. Az erős kölcsönhatások – ahogy azt a ragadozó–zsákmány rendszerben láttuk – instabilitást, vagy a kapcsolat megszűnését okozzák. A gyenge kölcsönhatás csökkenti azt a statisztikai esélyt, hogy a populációdensitás nullára csökkenjen, és a populáció kihaljjon, mindazonáltal eléggé variabilisak is, ami lehetővé teszi, hogy a közösségek eltérően és változatosan reagáljanak hatásokra. Az empirikusan nyert interakciós erők azt mutatják, hogy a természetben valóban sok gyenge és kevés erős kölcsönhatás működik és az előbbieket mintegy magukban foglalják az utóbbiakat. Emiatt a kaotikus dinamika megjelenése kevésbé valószínű. Lehetséges, hogy a természetes közösségek perzisztenciája mögött ilyen tényezőket kell keresnünk! De mi határozza meg a kölcsönhatási erő „erejét”? de Ruiter és mtsai (1995) szerint az ökológiai hálózatban áramló energia és a hálózat szerkezete az, ami stabilizálja a kölcsönhatások erejét és ezáltal a közösséget is. A kölcsönhatási erő egyfajta „mintázatot” képez, mely fontos a stabilitáshoz: ez az erős felülről-lefelé és alulról-fölfelé ható erők egyidejű érvényesülése, melyek csökkenthetik a táplálkozási hálózat destabilizáló szerkezeti elemeinek hatását.

A kapcsolatdenzitás azonban még egy táplálkozási hálózaton belül sem egyenletesen elosztott, vannak bonyolultabb és egyszerűbb útvonalak, melyek egyben az interakciós erők **aszimmetrikus** eloszlását okozzák (O’Gorman és mtsai 2010). A kevés erős kölcsönhatás a gyengékbe ágyazva negatív kovariációt képez, ami elnyomja a destabilizáló hatásokat. Mivel az ökológiai hálózatok a résztvevő fajok testméretei által strukturáltak, a trofikus kapcsolatok száma korrelál a testmérettel. A nagytestű állatok kapcsolatszámuk magas, azonban a hatásuk csekély, ami stabilitást kölcsönöz a hálózatnak. (O’Gormanék mezokozmosz vizsgálatában az interakciós erőt a közösség egységnyi tömegére gyakorolt hatással fejezték ki, amely ragadozó jelenlétében és anélkül mért zsákmánybiomassza mg-ban kifejezett értéke volt.)

Az eltérő utak egyben gyors és lassú energiaáramlást jelentenek (lásd még a 20.TA5-öt is). Az egyszerű (gyors) utak a hatékonyságot, a bonyolultak (lassúak) pedig a stabilitást eredményezik. A lassú energiaáramlás a gyenge, a gyors az erős kölcsönhatási erőknek felel meg. Példaként vegyük a trópusi tengeri algaerdőket. Ezek gazdag élővilággal rendelkeznek,

melyek diverzitása azonban az emberi tevékenység (pl. fokozott szerves anyag bejuttatás) miatt csökken. Eltűnik a csúcragadozó, a detritusz és a specialista fogyasztók abundanciája csökken. Ezek voltak a „lassú” útvonalak, melyek helyett hamarosan gyorsan szaporodó fitoplankton és egyszerű energia útvonalak kezdenek dominálni, a diverzitás lecsökken, de egyes fajok, például a tengerisün, abundanciája jelentősen emelkedik, a rendszerben a kaskádok gyakorisága megnövekedik. Míg a természetes táplálkozási hálózatokban mindkét útvonal jelen van, példánkban a perturbáció végeredménye csak a gyors hálózat. Ez ugyan hatékony lehet, de csökkent stabilitású (Rooney és McCann 2012).

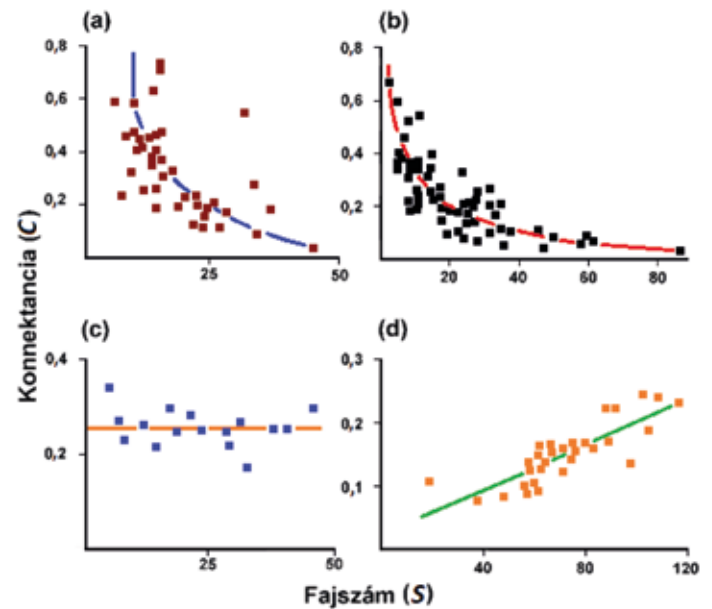
Ahogy a May-modell esetében, úgy McCann és mtsai modelljét követve is több további faktor figyelembe vételével újabb megállapítások születtek a stabilitásról. Ilyen faktorok az omnivoria, fajvesztések, táplálkozási hálózat szerkezeti sajátosságai (Borrvall és mtsai 2000), térbeli lépték (foltméret) megválasztása (Hastings 1988), az allometrikus viszonyok (Brose és mtsai 2006a) és a stabilitás összefüggése. A lépték és stabilitás összefüggésének további részleteit lásd a 20.TA6-ban.

20.2.2 Komplexitás és stabilitás valós rendszerekben

May modelljének publikálását követően több kísérletes vagy azokat elemző munka készült az eredmények ellenőrzése céljából. Amint azt kifejtettük, az egyenlőtlenségben szereplő kölcsönhatási erő, ismeretek hiánya következtében, állandó érték volt, amiből az következett, hogy csak a fajok számát és a konnektanciát kellett kísérletileg befolyásolni. Az SC szorzatnak azonban megközelítőleg konstansnak kellett maradnia, így ha a fajszámot növelték, a konnektanciát csökkenteni kellett.

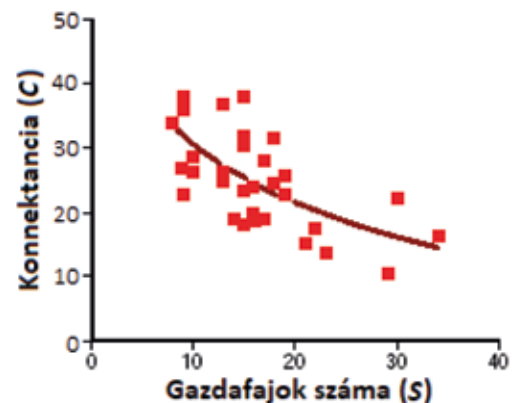
Az egyik első ilyen vizsgálat a Cohen (1978) által elkezdett, majd Briand-del együtt folytatott, táplálkozás hálózati adatbank felhasználásával történt (Briand 1983). Minden közösség esetében egyetlen konnektancia százalékot számoltak (ebben a ragadozó–zsákmány és interspecifikus verseny kapcsolatok voltak benne), majd a kapott értékeket a fajszám ellenében ábrázolták. A vizsgálathoz 40 hálózatot használtak fel, melyek szárazföldi, édesvízi és tengeri élőhelyekből származtak. A két komponens kapcsolata tipikusan hiperbolikus volt (20/9a. ábra), teljesítve az SC szorzat állandóságával kapcsolatos elvárásokat. Hasonló összefüggést kapott korábban már Rejmánék és Starý (1979) is egy levéltetű–parazitoid hálózat vizsgálatakor. A hiperbolikus összefüggés kialakulásának hátterére nézve több elmélet is van (Schmid-Araya és mtsai 2002b):

- nem lehetséges maximális kapcsolatszám nem ragadozó fajok (herbivor, detritivor) dominanciája esetén, melyek csak bazális fajokat fogyasztanak;
- S növekedésével a testméret is nő, ami csökkenti a konnektanciát;
- a térbeli heterogenitás csökkenti a konnektanciát;
- a gyakori perturbáció csökkenti a konnektanciát.



20/9. ábra. A fajszám (S) és konnektancia (C) közötti kapcsolattípusok. (a) 40 teresztrisz, édesvízi és tengeri hálózat adatai, a konnektancia csökken. (b) Rovarfajok által dominált 95 hálózat különféle élőhelyekről, a konnektancia csökken. (c) 12-32 fajt tartalmazó édesvízi hálózat szezonális felbontásából származó adatok, a konnektancia nem változik. (d) Mocsári és édesvízi táplálkozási hálózatok adatai Costa Rica-ból és Venezuelából, a konnektancia növekszik a fajszámmal [Begon és mtsai (2006) nyomán módosítva].

Briand munkájával azonos módon, ellenben jobb feloldási szintek mellett és nagyobb mintaszám alapján kapott regresszió szintén az S és C inverz viszonyát erősítette (20/9b. ábra), egy harmadik hasonló munka azonban S és C függetlenségét (20/9c. ábra), míg egy negyedik (20/9d. ábra) pozitív kapcsolatukat mutatta. Lehetséges, hogy a görbék közötti



20/10. ábra. Bolhafajok gazdaállatainak és konnektanciájuknak összefüggése. Az ábrán 33 régióból származó, kisméretű élő bolhafajok táplálkozási hálózatainak adatai láthatók. Feltételezhetjük, hogy a hiperbolikus lefutáshoz közel álló (log lineáris illesztésű) görbe csökkenését a fajok specializáltsága is befolyásolja. A konnektancia az ábrán százalékban értendő [Mouillot és mtsai (2008) nyomán módosítva].

különbségekben a hálózatokban résztvevő specialista és generalista fajok változó arányai is szerepet játszanak, melyek meghatározott, de egymástól jelentősen eltérő kapcsolatszámmal rendelkeznek. Például a 19.TA5-ben tárgyalt kismélysőkön élő bolhafajok konnektanciája a gazdafajok számának növekedésével csökkent, amit a specializáció is befolyásolhatott (20/10. ábra).

A komplexitás és stabilitás viszonyát kísérletesen vizsgáló megközelítések tehát ellentmondásosak. Perturbációk (tápanyag adása, szárazság stb.) kevésbé stabilis vagy jobban stabilis közösségeket mutatnak ki. Egyes esetekben a fajgazdagabb közösségek erőteljesebben válaszoltak „zavarásokra”, mint a fajszegények. A válasz azt is jelentette, hogy a fajgazdag közösség már nem tudott visszatérni eredeti állapotába. Azonban az ilyen jellegű tanulmányok száma alacsony, továbbá nincsenek egységes definíciók és mérési módok (Steiner és mtsai 2006). Bár a May-modell eredményeinek hatása jelenleg is nagy, a valós rendszerekben sokkal bonyolultabb folyamatokra kell számítani: például a diverzitás növekedés destabilizáló hatása ellen csökkent konnektancia, csökkent átlagos interakciós erő, intraspecifikus denzitásfüggés és donor kontrolláltság jelentkezik. Olyan közösségi vonások szelektálódhatnak, melyek növelik a rezilienciát, a diverzitástól függetlenül.

Megemlítjük azt az érdekes és nehéz kérdést (amit 20.2.1.2-ben már érintettünk), hogy a **szukcesszió** során folyamatos komplexitás növekedés van, ennek ellenére stabil rendszerek folytonos átmenetéről van szó és nem alternatív stabilis állapotok keletkeznek. Általában a stabilitás növekedését feltételezik a sukceszió előrehaladtával. Ezt McNaughton (1994) több kísérletben be is bizonyította, amikor műtrágyázási stressznek tett ki kevésbé fajgazdag (szukcesszióban korábbi állapotú) és fajgazdag (klimaxhoz közeli) vegetációt és azt tapasztalta, hogy az utóbbi egyáltalán nem válaszolt a perturbációra. Ebből azt a következtetést vonta le, hogy az energia áramlása az idősebb és fajgazdagabb közösségben stabilabb. Neutel és mtsai (2007) két hollandiai élőhelyen vizsgálták talajok eltérő komplexitású táplálkozási hálózatát és azt találták, hogy az omnivor hurkok kölcsönhatási ereje stabilizáló hatású volt. A sukceszió előrehaladásával a stabilitás és a huroksúlyok (19.TA8) viszonya alternáltan (és ellentétesen) változott: először a biomassa beépülése történt, ami instabilitáshoz vezetett, majd egy új csúcsragadozó belépésével a stabilitás növekedett és ezek a folyamatok ismétlődtek.

20.2.3 A stabilitást befolyásoló tényezők

A közösségek és egyben táplálkozási hálózatok stabilitását is számos tényező befolyásolja. A **kompartmentalizáció** biztonságosabb energia- és anyagellátást biztosíthat, mert az egyes kompartmentek produktivitása akár jelentősen is eltérhet, de az összekapcsolt hálózatok energiát és anyagot cserélhetnek. Az **allochton szubvenció** alacsonyabb foka szintén növeli a stabilitást. Különösen jelentős ez speciális élőhelyeken, mint például

barlangokban, forrásokban, kisebb szigeteken. A 19.TA1.1-ben már szóba került, hogy a **rövidebb láncok** hatékonyabb közvetítői az energiának, mint a hosszabbak. Az **omnivor** azért jelentős a stabilitás szempontjából, mert egyszerű hálózatokban eltávolítja a lokálisan kaotikus dinamikát, vagy segít elkerülni az Allee-hatást, például zsákmányváltás útján. Továbbá, előnyös a hálózati áramlás **megbízhatósága** tekintetében is (Jordán és mtsai 1999), amit a stabilitás egy „kvázi-komponensének” tekintenek (Naeem és Li 1997). Az újabb vizsgálatok az omnivoriát (19.2.2) gyakorinak találják a korábbi munkákkal szemben: 16 táplálkozási hálózat közül 10-ben >50%-ban fordult elő (Dunne és mtsai 2002b). Azonban az omnivor esetében is a kölcsönhatási erő nagysága lényeges, mert az erős omnivor destabilizáló. A stabilitás növekedik akkor is, ha a táplálkozási hálózat topológiájának megfelelő **testméretarányok** alakulnak ki, vagyis a ragadozók nagyobbak a zsákmányaiknál. Több vizsgálat bizonyítja azt is, hogy az **kölcsönhatási** (interakciós) **erők mintázata** befolyásolja a stabilitást, ugyanakkor a mintázatok képződésének mechanizmusa kevésbé ismert. Ebben az esetben az erős és gyenge kölcsönhatásokra, vagy a kölcsönhatási erőt helyettesítő tulajdonságokra, például biomassa vagy testtömeg, gondolhatunk. A kölcsönhatási erők pozitív és negatív visszacsatolási pályákat hoznak létre és a stabilitás ezek relatív erején keresztül valósul meg. Mivel a kölcsönhatási erő és a reziliencia a stabilitás két oldala, az előbbi variabilitása nem befolyásolja negatívan a stabilitást. May modelljének kiterjesztése speciális kölcsönhatásokra azt mutatja, hogy míg a **ragadozó–zsákmány** kapcsolat általában stabilizáló, a **kölcsönösségi** kapcsolat és az **interspecifikus verseny** destabilizáló hatású (Allesina és Tang 2012). Ez a robusztus szétválasztás azonban finomítható, ha különböző kapcsolattípusok egyidejűleg hatnak. Olyan adatok részletes értékelésével, amelyek növényfajok beporzóira (kölcsönösségi hatás) és herbivorjaira (parazita–gazda hatás) vonatkoztak, Sauve és mtsai (2016) azt feltételezték, hogy a közös beporzók mellett a herbivorok is közösek. Azok a növényfajok, amelyek nagyszámú pollinátort vonzottak, nagyszámú herbivorral is rendelkeztek. Az elképzelés nem igazolódott be: míg az előbbieket közösek voltak, a herbivorok nem. A növény által fenntartott rendszer (a kölcsönösségben és herbivoriában résztvevő fajokra nézve) azonban nem random szerveződött és ez jelentette a stabilitását: a növény egy sor pozitív és negatív, direkt és indirekt hatással kapcsolja össze a kölcsönösségi és herbivor alhálózatokat. Mindkét kapcsolattípus képviselőinek jelenléte nyilván összefüggésben van a növény kémiai profiljához fűződő viszonyukkal és az is feltételezhető, hogy a kölcsönhatási erők aszimmetrikus eloszlása (keves erős, sok gyenge) is fontos szerephez jut. A **lebontó szervezetek** közösségét stabilizálja, ha a detritusz fajgazdagabb közösségből származik (Keith és mtsai 2008).

Az élőhely **jellege** is szerepet játszik. A konnektancia általában alacsonyabb forrásaikban fluktuáló, erősen stresszelt, gyorsan változó és efemer élőhelyeken. Ilyen ökológiai környezetben kevesebb fajból álló, robusztus közösségeket várhatunk. Ugyanakkor ezek magas rezilienciát, alacsony

rezisztenciát mutathatnak és a perturbációra kevésbé érzékenyek, például gyomnövény társulások (ruderaliák). Ezzel szemben állandó, vagy ahhoz közeli ökológiai környezetben komplex, magas rezisztenciával rendelkező, de alacsony rezilienciájú közösségek létezhetnek, például trópusi esőerdők. Ez utóbbiak



20/5. kép. A Dél-Afrikában honos telespes verebek fészkei
© Sara Joachim

perturbációkra érzékenyek, és ha ilyen történik, nehezen, vagy egyáltalán nem képesek regenerálódni. A **térbeli heterogenitás** jelentősen növelheti állatpopulációk időbeli stabilitását. Például



20/6. kép. A telespes vereb (*Philetairus socius*, Ploceidae) a szövőmadár-félék családjához tartozik
© Charles J. Sharp

az élő- v. fészkelő helyként alkalmas foltok (fák) száma és a természetes tűzciklusok keletkezése és gyakorisága meghatározza a dél-afrikai félsivatagi helyeken kommunálisan költő telespes verebek (*Philetairus socius*) fészkelepedék időbeli stabilitását.

20.2.4 Stabilitás az ökológiai hálózatokban

A 19. fejezetben több összefüggésben és majdnem folyamatosan előtérben volt a táplálkozási hálózatok stabilitása és az azt befolyásoló tényezők. Ez érthető, mert a **hálózatok tulajdonságai** (kapcsolat szám, lánchossz, kölcsönhatási erő stb.) önmagukban is hatással vannak a stabilitásra, nem említve a hálózaton belüli funkciókat. Az egyik megközelítés tehát a hálózati tulajdonságok változtatása és a stabilitás kapcsolata.

A másik a **trofikus szintek** stabilitásvizsgálata. A legtöbb tanulmány (20.3) egyetlen trofikus szinten belül vizsgálja, hogy például egy növényi együttes produkcióját vagy stabilitását hogyan befolyásolja a fajgazdagság, és kevés olyan munka készült, amelyben a stabilitásvizsgálat több szintre is kiterjedt. Kétszintű táplálkozási hálózatokban, például a fitoplankton fajgazdagság hatására, növekedett a zooplankton produktivitása (Simões és mtsai 2013), de hasonló összefüggést mutat be a 20.TA1/3. ábra is, azt azonban nem tudjuk, hogy ezek az összefüggések a kapcsolatok stabilitását miként érintették.

Egy harmadik irányzat a **hálózati elemek** (bazális faj, herbivorok, ragadozók, omnivorok stb.) a hálózati stabilitásra kifejtett hatásának vizsgálata. Például a generalista ragadozók hatását tekintve az eddigi elméleti és experimentális vizsgálatok a befolyás hiánya és a teljes instabilitás között minden állapotot kimutattak. A specialista ragadozókkal szemben, a generalisták populációdinamikája nem kapcsolódik egyetlen zsákmányfajéhoz sem. Ez rövid idő- és kisméretű térléptéken egy zsákmány-faj kihalásához vezethet és a hálózat összeomlása

is előfordulhat, ha nincs alternatív zsákmány. A generalista ragadozók azonban éppen a zsákmányváltás következtében stabilizálhatják a rendszerüket, amelyben a táplálkozási stratégiákból (16. fejezet) ismert mechanizmusok, valamint a kölcsönhatási erők nagysága és eloszlása játszanak szerepet.

Az omnivorianak a táplálkozási hálózatok stabilitását befolyásoló hatásával foglalkoztunk a 19.TA5-ben és megállapítottuk, hogy egyes modellekben csökkentette a stabilitást. Ennek háttere az, hogy az omnivoria ritka eseménnyé változtatja azt, hogy valamennyi részvevő faj stabilis attraktor pontot érjen el. Egyensúlyi és nem-egyensúlyi dinamikát is figyelembe véve McCann és Hastings (1997) háromszintű (forrás–fogyasztó–csúcsragadozó) modellben vizsgálta a táplálkozási hálózat stabilitását omnivoria hatása alatt. Ezt úgy érték el, hogy mindhárom résztvevő populációnagyságának változását (melyet differenciálegyenletekkel írtak le) figyelembe vették úgy, hogy a csúcsragadozó a forrással és az első szintű fogyasztóval is táplálkozzon. Eredményként azt kapták, hogy az **omnivoria stabilizálja a háromszintű táplálkozási láncot**, mert az instabilis egyensúlyt lokálisan stabilitássá változtatta azzal, hogy a nem-egyensúlyi stabilitási attraktort eltávolította a nulla ponttól, amelyhez azután a populációk konvergálhattak. Lehetséges, hogy az omnivoria ökológiai hálózatokban és közösségekben hasonló módon, az attraktorok helyzetének módosításával hoz létre stabilitást.

Egy metaanalízis szerint (Jiang és Pu 2009), **multitrofikus rendszerekben**, a fajgazdagság stabilizálta a közösségi dinamikát. Fennáll ezért annak a lehetősége, hogy az alsóbb szintekről származó fajgazdagság növekedéséből eredő hatások felfelé kaszkádozzanak a táplálkozási hálózaton. Ezt vizsgálták kísérletes körülmények között Proulx és mtsai (2010) olyan kísérleti elrendezésben, ahol 1-60 növényfajt tartalmaztak a parcellák. A fajgazdagságtól függő biomassza-produkció függvényében mértek 12 nagyobb csoportot, amelyekben herbivor rovarok és azok parazitoidjai is jelen voltak. A parazitoidok jelenlétét egyértelműen meghatározta a gazdafajaik (rovarok) jelenléte és az utóbbiakat pedig a vegetáció szerkezete és a növényi funkcionális csoportok biomasszája. A kutatók megállapították, hogy a fajgazdagság és a stabilitás viszonya a táplálkozási hálózat szintjein keresztül halad, azaz az alsóbb és a felsőbb szintek időbeli stabilitása is elősegíti.

20.3 A FAJGAZDAGSÁG ÉS ÖKOLÓGIAI FUNKCIÓK KAPCSOLATA

A téma tárgyalásához előrebocsátjuk, hogy mind elméleti, mind pedig kísérleti szinten a problémakört növényi közösségekkel végzett munkák uralják. Sokáig csak kevés vizsgálat történt heterotrof szervezetekkel. Az aránytalanság oka az lehet, hogy a növényekkel relatíve könnyebben végezhető ilyen kísérletek, valamint az, hogy már a 1970-es években elkezdődtek az ilyen jellegű vizsgálatok. Talán szerepet játszott Darwin azon korai

megfigyelése is, mely szerint a nagyobb növényi diverzitást mutató parcellákon nagyobb a produktivitás is. Mindazonáltal a megállapítások mindkét élőlénycsoportra nagyjából érvényesek.

20.3.1 A fajgazdagság és ökológiai funkciók kapcsolatának elméleti háttere

A komplexitás–stabilitás témával szorosan összefügg, szinte azt mondhatnók, annak másfajta megfogalmazásai a „diverzitás–stabilitás”, vagy „diverzitás–produktivitás” [helyesen: **fajgazdagság–stabilitás (F→St)**, illetve **fajgazdagság–produktivitás (F→P)**] kérdéskörök. Annak ellenére, hogy az irodalom alternáltan használja a két fogalompárt aszerint, hogy melyik oldalát kívánja hangsúlyozni, a kétféle összefüggés nem tekinthető azonosnak. Ugyan mindkettő (a stabilitás és produktivitás) **ökoszisztéma funkciónak** tekinthető és a stabilitás egyik mérőszáma lehet a produktivitás (pl. a biomassa keletkezésének sebességével kifejezve), nyilvánvalóan nem azonosak, mert a stabilitás komplex fogalom, amely tartalmazza például a rezilienciát, rezisztenciát. A stabilitás komponenseire bontható és ezek a komponensek az irodalomban gyakran a stabilitás szinonimájaként használatosak. Ezzel szemben a produktivitás viszonylag egyszerű és sokak által elfogadott mérőszáma a biomassa termelődésének sebessége. A kettő ellentétesen változhat: a produktivitás növekedhet a fajgazdagsággal, a stabilitás pedig csökkenhet. A füvespusztákon végzett hosszú távú biodiverzitás kísérletek alapján a biomassa növekedését és variációjának csökkenését általában a fajgazdagságot stabilizáló tényezőként értelmezik. Ez nehezíti a produktivitás és stabilitás szétválasztását, mert a kettő nincs közvetlen viszonyban. Mindezek ellenére a közlemények gyakran szinonimaként használják a két fogalmat (pl. Johnson KH és mtsai 1996). A továbbiakban elsősorban az F→P viszonyt tárgyaljuk, azonban kiemeljük azokat az eseteket, amelyekben specifikusan az F→St összefüggést vizsgálják. Ebben a témakörben a komplexitást a **fajgazdagság** mértékével azonosítják és nem veszik figyelembe a konnektanciát. Ez nem változtatja meg a komplexitás fogalmát, csak egyik összetevőjének jelentőségét emeli ki. A stabilitáson a továbbiakban mindig **időbeli stabilitást** értünk.

A kérdéskörrel több okból is szükséges foglalkoznunk:

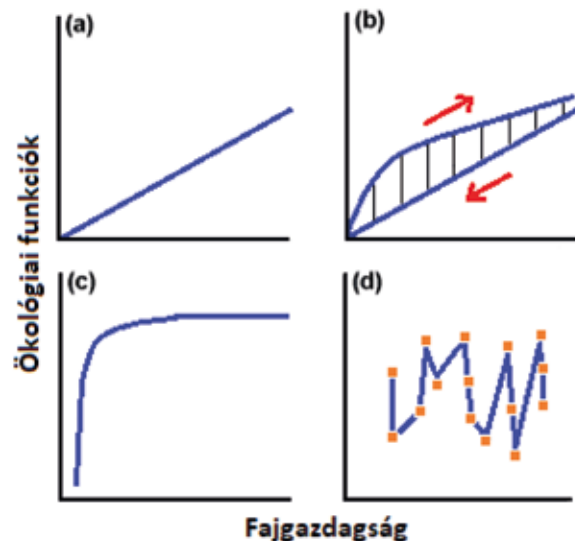
- (1) a megközelítés gyakran kísérleti munka vagy természeti megfigyelés útján történik, ami a modellekhez való viszony miatt fontos;
- (2) a stabilitás közvetlenül nem mérhető, ezért az alábbi ökológiai funkciókkal becsülik: produktivitás, stressz tolerancia (rezisztencia), reziliencia, kölcsönhatások;
- (3) a fajgazdagság és az ökológiai funkciók összefüggés kapcsolatának megismerése nagy jelentőségű a biológiai sokféleség és természetvédelmi biológia szempontjából.

A kérdéseink tehát a következők lehetnek: a fajgazdagság növelése vagy növekedése pozitív vagy negatív irányban

befolyásolja-e a stabilitást? A fajok kihalása okoz-e csökkenést a stabilitásban vagy egy tágabb megfogalmazásban az **ökoszisztéma szolgáltatásokban**, melybe főleg az emberi szükségletek kielégítésére vonatkozó rész szerepel? A populációk szerepe az ökoszisztéma szolgáltatásokban változó lehet. Amint azt alább kifejtjük, a fajok – annak ellenére, hogy – gyakran redundáns módon (a szükségeshez képest látszólag „feleslegben”) vannak jelen a közösségekben egy-egy funkció ellátásában, a valóságban többszörös funkciókban vesznek részt kisebb-nagyobb eltérésekkel vagy ráfordításokkal.

Eddig több, mint 50 modell írja le a fajgazdagság és az ökológiai funkciók közötti kapcsolatot (Walker 1992, Lawton 1994, Johnson KH és mtsai 1996, Peterson és mtsai 1998). Általában feltételezik, hogy a fajoknak ökológiai funkciójuk van és a fajok macarthuri forráshasznosítási görbéinek eredője hozza létre a közösségre jellemző ökológiai funkciót. Négy alapmodellről különböztetünk meg az F→St reláció vonatkozásában:

- **Lineáris modell.** MacArthur (1955) modellje a fajszám és stabilitás között lineáris kapcsolatot feltételezett, mely az energia áramlásán alapul (Johnson KH és mtsai 1996) A modell szerint a két változó között pozitív korreláció van. Minden faj egyenértékű, ezért az ökológiai funkciók a fajok hozzáadásával arányosan növekednek. Ez a legkevésbé reális modell, mert figyelmen kívül hagyja azt, hogy a fajok gyakorisága a közösségekben eltérő. Egyesek gyakoriak, a többség meglehetősen ritka, emiatt a funkciókhoz való hozzájárulásuk sem lehet azonos mértékű (20/11a. ábra).



20/11. ábra. Az ökológiai funkciók kapcsolata a fajgazdagsággal: négy alapvető modell. (a) A fajok számának növekedése során minden faj azonos mértékben járul hozzá a funkciókhoz, ezért az összefüggés lineáris. (b) Szegecs modell: a fajszám növekedése nem lineáris, a fajvesztés lineáris. (c) Redundancia modell: a funkciók relative alacsony fajgazdagság mellett maximumot érnek el, mert a legtöbb faj hasonló funkcióval rendelkezik. (d) Idioszinkrázia modell: a fajok egyedi módon járulnak hozzá a funkciókhoz, amikor jelen vannak. Lásd a részletesebb magyarázatot a szövegben [Johnson és mtsai (1996) nyomán módosítva].

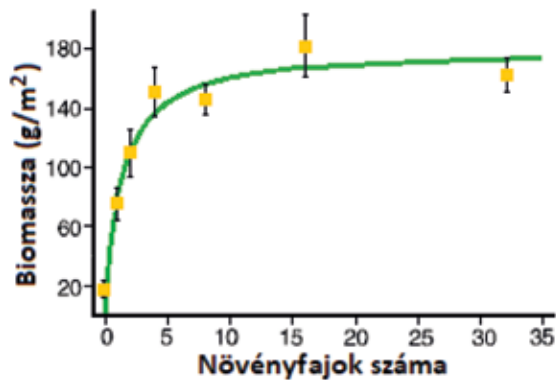
- **Szegecs modell.** Eredetileg Ehrlich és Ehrlich (1981) fajkihálásra kidolgozott modellje. A közösség nem lineárisan épül fel, azonban a fajok eliminálódása a közösségből már lineáris. A fajok funkcionális szerepe átfed és mindegyik csak csekély mértékben járul hozzá az ökoszisztéma működéséhez. Így egy redundáns rendszer épül fel, amelyben a funkciók (és a nichek) átfednek, ez azonban koránt sem olyan meredeken növekedik, mint a redundancia modellben (lásd alább). Ez teszi lehetővé, hogy a fajok eltávolításának mindaddig nincs hatása, amíg ugyanazt vagy hasonló funkciót egy másik faj is betöltheti. Emiatt egyenletes a funkciócsökkenés (lásd az egyenest az ábrán). A modell képszerű leírása egy szegeccsel erősített tartószervezet, amelyben az egyes szegecsek (fajok) eltávolításának hatása egy ideig alig vehető észre, majd amikor már sok hiányzik, a szerkezet másként kezd funkcionálni vagy hirtelen megszűnik működni (20/11b. ábra).
- **Redundancia modell.** A modell szerint sok faj olyan hasonló, hogy az ökoszisztéma funkciók egy fajgazdagsági érték felett függetlenné válnak a fajszámtól (Tilman és Downing 1994), azaz a fajgazdagság irreleváns az energia és a biomassa eloszlás nagy mintázatai szempontjából (Lawton és Brown 1994). Ha a modellt leíró ábrát (20/11c. ábra) megfigyeljük, látható, hogy csak minimális fajgazdagságra van szükség ahhoz, hogy az ökológiai funkciók elérjék a maximumot, ennek ellenére a fajgazdagság tovább növekedik. A telítési görbéből az következik, hogy sok faj hasonló funkcióval rendelkezik, vagyis a közösségek redundánssá válnak ebben a tekintetben. Walker (1992) szerint teljes komplementaritás akkor van, ha egy faj eltávolítására a többi denzitáskompensációval válaszol. Emiatt a fajok eltávolítása sokáig nem érezteti hatását a funkciókon, mert hasonló fajok, fajcsoportok helyettesítik a kiesőket. Vannak fajok, melyek együttesen hordozzák a funkciók túlnyomó részét, és vannak fajok, melyek jelentősége kisebb. Ez természetesen nem jelenti azt, hogy akár a kis jelentőségű, vagy a funkcionálisan hasonló fajok feleslegesek, inkább azt kell kielégítően megmagyarázni, hogy miért rendelkezik sok faj hasonló funkcióval. Peterson és mtsai (1998) szerint a rezilienciát a redundáns fajok biztosítják. A legtöbb kutató ezt az elméletet tartja realizistikusnak.
- **Idioszinkrázia modell.** A fajok egyedi hozzájárulást tesznek a közösség ökológiai funkcióihoz. Ezek jellege és mértéke attól függ, hogy mely fajok vannak jelen (Lawton 1994) (20/11d. ábra). A funkciókat, ahogy a fajok száma növekedik, nem lehet megjósolni, az egyik növeli a működési képességet, a másik csökkenti.

A redundancia hipotézissel összefüggésben kiemeljük, hogy az „ismétlődés” egyfelől az ökoszisztémák megbízható működésének garanciáját jelenti, például növeli a rezilienciát, másfelől azt a hibás elképzelést közvetíti, mely szerint „felesleges” fajok vannak jelen ökológiai közösségekben hasonló vagy azonos

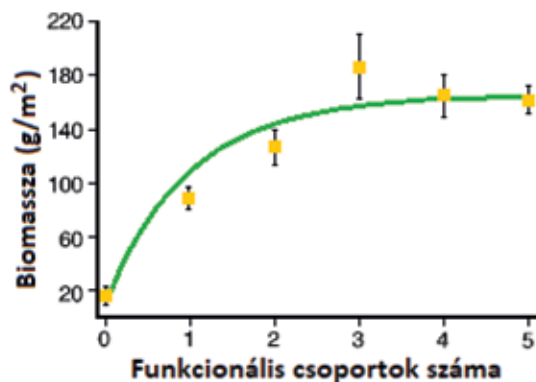
funkciókkal, tehát a fajvédelem csak korlátozott számú, eltérő funkciójú fajokra kell, hogy kiterjedjen. Fontos azonban, hogy valóságban nincs két teljes mértékben azonos szerepet betöltő faj ugyanazon az élőhelyen, mert ennek niche-átfedési akadályai lennének. Ez a veszély már csak azért sem fenyeget, mert a fajok (a csúcsragadozókat leszámítva) **funkcionális csoportokat** (21.4.1) képeznek, melyek szerepe kisebb-nagyobb mértékben eltér. A nettó energia mennyisége és áramlása egy ökológiai hálózatban mindaddig növekedik, amíg valamennyi funkcionális csoport ehhez hozzájárul, vagyis ekkor a redundancia, pontosabban a fajgazdagság, értelmét veszti (Lawton és Brown 1994). Másrészt, a mérnöki megbízhatósági koncepció alkalmazása az ökoszisztémákra, amely szerint a redundancia minden építmény, szerkezet stb. **funkcionális megbízhatóságát** növeli, azt mutatja, hogy a fajok számának növelése a funkcionális csoporton belül emeli az ökoszisztéma időbeli megbízhatóságát (Naem 1998).

Az az állítás, hogy az ökoszisztéma funkciók függetlenek a „diverzitástól” (Lawton és Brown 1994) meglepő, azonban két modell összehasonlításával kapott eredmények ezt bizonyítják (Tilman és Downing 1994). Az egyik a „diverzitás–stabilitás” elmélet, amely szerint a fajok lényegesen különböznek tulajdonságaikban, emiatt a fajgazdag ökoszisztémák – „zavarások” esetén – nagyobb valószínűséggel rendelkeznek olyan fajokkal, amelyek képesek kompenzálni a negatív hatásokat. A másik a redundancia hipotézis volt, amelyben funkcionális csoportok (C3 és C4 fajok) szerepeltek. A minnesotai (USA) préri vegetációban, 11 éven át folytatott LTER (**L**ong **T**erm **E**cological **R**esearch) kutatásban mutatták ki, hogy a fajgazdagabb parcellák sikeresebben vészelték át a száraz időszakokat, vagyis az egyes fajok hozzájárulása volt fontos. A szárazság-rezisztencia mérésére a közösségi biomassa változását használták (a szárazság előtti és közbeni biomassa aránya). Egyes parcellákon a fajgazdagságot növelték, másokon a funkcionális csoportok abundanciáját tartották fenn. A vizsgálati időszak alatt a kontroll parcellákon több, mint 35%-os fajvesztés mutatkozott. Ebben az esetben az egyedi fajok hozzájárulása volt fontos a stressztűrésben. Ugyancsak Tilmanék a fajgazdagság produkciót növelő hatásának hátterét vizsgálva (Tilman és mtsai 1997b), olyan helyzeteket modelleztek, amelyekben a fajok között verseny volt. Nyilvánvaló, hogy a fajok között jelentős variáció van a tulajdonságokait illetően. A nagyobb fajgazdagság nagyobb variációs spektrumot jelent. Azt találták, hogy a verseny ezeket a tulajdonságokat felerősíti, emiatt sokfajú növényi rendszerekben a forráshasználat is sokrétűbb, így a biomassa produkció is nagyobb lesz. A kompetitív közösségeket modellező kutatók (Ives és mtsai 1999, Loreau 2010) ezzel ellentétes eredményeket kaptak.

Másrészt a funkcionális csoportok sokféleségét mérő funkcionális diverzitás és a fajgazdagság hatásának megkülönböztetése is szükséges. Tilman és mtsai (1997a) végeztek erre kísérletet. A 289, egyenként 169 m²-es parcellába 0-32 préri honos növényfajt ültettek. Ezek 5 funkcionális csoportot képeztek (N-kötő, C3 és C4 fajok, illetve ezek bizonyos kombinációi). Mind a funkcionális diverzitás, mind a fajgazdagság szignifikánsan befolyásolta a



20/12. ábra. A növekvő fajgazdagság hatása a növényi biomasszára növényfajokból véletlenszerűen összeállított populációkban (átlagok és \pm SE) [Tilman és mtsai (1997a) nyomán módosítva].



20/13. ábra. Funkcionális csoportokba rendezett növényfajok hatása a növényi biomasszára (átlagok és \pm SE) [Tilman és mtsai (1997a) nyomán módosítva].

produktivitást (20/12. és 20/13. ábrák). A 20/13. ábrán a biomassza szinte teljes egészében a C4 és N-kötő növényeknek köszönhető. Ha az összefüggésekben nem is volt lényeges különbség, további paraméterekben annál nagyobb. Ezek a produktivitáson kívül a növényi N-tartalom (%), a teljes N-tartalom, a talaj NH_4^+ , a talaj NO_3^- és a fény lehatolás mértéke voltak, melyek valamennyien szignifikánsan nagyobbak bizonyultak a funkcionális csoportok alapján képzett parcellákon. Természetesen a fajgazdagság és a funkcionális diverzitás egymással korrelál. De további vizsgálódási lehetőséget kínált az is, hogy a funkcionális csoporton belüli fajgazdagság hatását ugyanezen csoportok fajösszetételének hatásától elkülönítsék. A talajfelszín alatti biomassza mérésével Wardle és mtsai (2000) kimutatták, hogy a funkcionális csoportok fajszerkezetének egyről négyre növelése hatással volt a növényi produkcióra, azonban a fajösszetétel lényegesen fontosabbnak bizonyult.

A fajgazdagság és funkcionális csoportok biomasszáját és/vagy más tulajdonságokat magyarázó jelentősége mellett egy fontos szempont, hogy vajon az ezekben résztvevő fajok filogenetikai rokonsági foka befolyásolja-e a produkciót? Összesen 177 növényfaj rokonsági viszonyait tárták fel, melyek 29 F \rightarrow P

kísérletben szerepeltek magukban vagy funkcionális csoportokban, majd ezt a biomassza adatokkal korreláltatták és azt a meglepő eredményt kapták, hogy **a filogenetikai rokonság némileg nagyobb százalékban magyarázta a biomassza variációt**, mint a fajgazdagság vagy a funkcionális csoport (Cadotte és mtsai 2008). Ugyanakkor Venail és mtsai (2015), a fentiekkel ellentétben, a fajgazdagság meghatározó szerepét mutatták ki 16 F \rightarrow P kísérlet vizsgálatával.

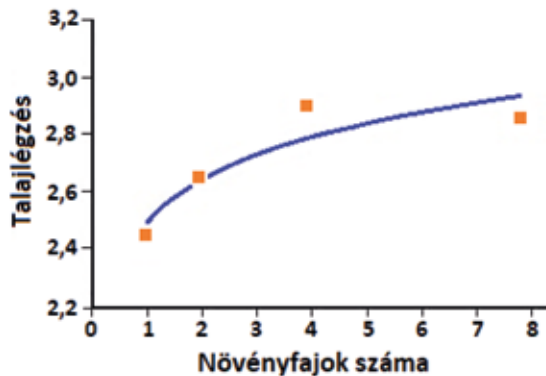
20.3.2 A fajgazdagság kapcsolata a produktivitással és a stabilitással

A kiindulási hipotézis ebben az esetben az, hogy a fajgazdagság növelheti az ökoszisztéma produktivitását vagy stabilitását. Ezt valóban több esetben sikerült bizonyítani, azonban kérdéses, hogy a hajtóerő valóban a fajgazdagság-e. Lehetséges, hogy a fajgazdagság nem a legfontosabb háttér tényező. Mindössze feltételezhetjük a fejezet első részében már megismert modellek alapján, hogy az interakciós erők vannak az összefüggés hátterében és ezek között is a gyenge kölcsönhatások fontosak. Ezek ui. elnyomják az erőseket, melyek destabilizáló hatásúak. Fordítva is igaz a megállapítás: a csökkenő fajgazdagság erős interakciókat eredményez.

A témának óriási irodalma van, nem kis részben a korai kísérletes munkák ellentmondásos eredményei miatt, melynek oka legtöbbször az alacsony ismétlésszám és a nem megfelelő kontrollok használata voltak.

20.3.2.1 Fajgazdagság és produktivitás növényeknél

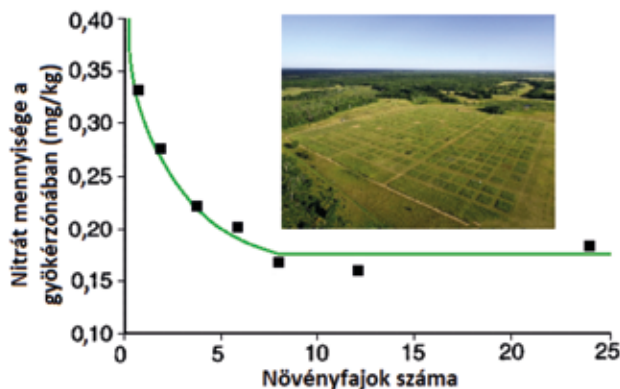
McNaughton (1977) az afrikai Maasai Mara természetvédelmi terület füves szavannáin a kafferbivaly (*Syncerus caffer*) legelésén keresztül vizsgálta hosszú időn át a problémakört, nem sokkal May modelljének megjelenése után és azt mutatta ki, hogy a fajgazdagság és a stabilitás között pozitív összefüggés van. Az 1980-as évektől azonban kétféle kísérleti megközelítés alakult ki. Az egyikben nagyméretű parcellákon, sok növényfajjal ún. **stressz-kísérleteket** végeztek. Ennek az irányzatnak a legfontosabb képviselője David Tilman, aki hosszú időtartamú trágyázási kísérletekkel bizonyította, hogy a nagyobb fajgazdagság nagyobb stabilitáshoz is vezet, amit egy két évig tartó erős szárazsági stressz hatására bekövetkező biomassza változás formájában mért. A nagyobb fajgazdagságú parcellák produktivitása gyorsabban visszatért az eredeti szintre a szárazságot követően. Vagyis itt a stabilitás egyik komponenséről, a **rezilienciáról** volt szó. Fontos következtetés a kísérletből, hogy a fajgazdagság és a stabilitás közvetlen kapcsolatban lehet. A másik vizsgálati módszerben Angliában, John Lawton kezdeményezésére pontosan kontrollált laboratóriumi vagy üvegházi **mikro- és mezokozmosz** kísérleteket hajtottak végre. Az alapelv általában az volt, hogy a parcellákon vagy a kísérleti fülkékben (Ecotron, III/11. kép) fokozatosan növelték egy közösség fajszerkezetét és kapcsolat számát, majd mérték a közösség általi forrásfelhasználást és produkciót,



20/14. ábra. A talajlégzés intenzitása ($\mu\text{mol CO}_2/\text{m}^2/\text{sec}$ egységekben mérve) növekszik a növényi fajgazdagság növekedésével. A kísérletet Hollandiában végezték 102 db 1 m^2 -es parcellát használva, amelyen mono- és 2-8 fajú kevert kultúrákban, 4 fűfaj és 4 egyéb lágyszárú növényfajt neveltek. A talajlégzéshez a CO_2 mintákat a talajfelszínen gyűjtötték tartályokba és foto-akusztikus eljárással határozták meg. A pontok a hasonló parcellákon mért adatok átlagai [Dias és mtsai (2010) nyomán módosítva].

rendszerint biomassa vagy más mutató formájában. Ilyen általános összefüggést demonstrál a 20/14. ábra, amely a talajlégzés fajgazdagságtól való függését illusztrálja.

A legnagyobb léptékű és leghosszabb ideig tartó vizsgálatokat Tilman és munkatársai végezték (Kinzig és mtsai 2002). Egy kísérletben arra vártak választ, hogy a produktivitás növekedése valóban a magasabb fajgazdagsággal függ-e össze. Ehhez 147 nagyméretű parcellán 24, a préirin honos növényfajt vetettek el random kombinációban és 1, 2, 4, 6, 8, 12 és 24 fajszámmal. A biodiverzitás gradiens mentén mérték a teljes növényi borítást, a produktivitást és a talaj nitrátfelhasználás mértékét. Mind a produkció, mind pedig a forráshasználat mértéke szignifikánsan nagyobb volt a magasabb diverzitású parcellákon (20/15. ábra), ami az ábrán a nitrátszökkenés formájában jelenik meg. A forráshasználat mértéke kb. 10 faj felett függetlenné vált

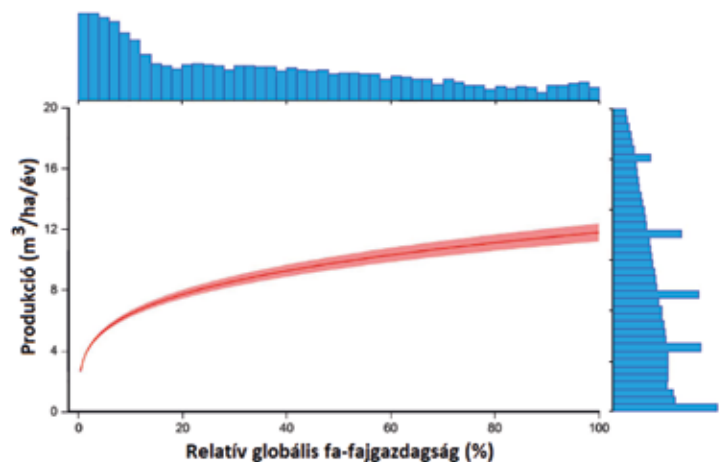


20/15. ábra. A növényi fajgazdagság növekedésének hatása a gyökérszónában található nitrát ionok (NO_3^-) mennyiségére (mg N/kg száraz talaj 0-20 cm mélységben, ahol a gyökerek 80%-a fordul elő). A pontok átlagokat jelölnek. A színes fotón a minnesotai kísérleti terület madártávlati képe látható [Tilman és mtsai (1996) nyomán módosítva].

a fajgazdagságtól. Több hasonló kísérletet végeztek más kutató csoportok is, más földrészekben és körülmények között, és az eredmények megerősítették az előbbieket.

Egyes vizsgálatok az $F \rightarrow St$ kapcsolat **kontextusfüggő** jellegét hangsúlyozzák. Bezemer és van Putten (2007) kísérleti parcellákba 15, 4 vagy 0 számú növényfaj magját vetették, vagyis az utolsó esetben természetes úton szerveződő növényközösség alakult ki. A különbség más kísérletekhez képest azonban az volt, hogy a parcellákból 9 éven át nem távolították el az azokban megjelenő idegen fajokat, ezért a betelepülés és kihalás természetes folyamattá vált. Az eredmények azt mutatták, hogy **a fajgazdagság és az időbeli stabilitás** (amit a 9 év alatti átlagos biomassa és szórásának hányadosával mértek, lásd részletesebben a 20.TA4-et) **nem függött össze**. A fajgazdagság, a faj-egyed diverzitás és a fajkihalás szignifikánsan nagyobb volt a nem vetett parcellákon. A biomassa és az időbeli stabilitás viszont szignifikánsan a legkisebb volt ugyanezeneken. A relatív kolonizáció (új fajok belépése) pedig azonos volt az eredetileg 4 növényfajjal bevetett parcellával. Vagyis hosszú távú pozitív $F \rightarrow St$ viszony magas fajgazdagság mellett természetes közösségekben is létezik, de ezekben legkisebb az időbeli stabilitás és legnagyobb a fajkihalás.

Az $F \rightarrow St$ viszony vizsgálatát túlnyomó részt lágyszárúakon végezték, azonban fászfajokra, regionális és globális méretű



20/16. ábra. Az erdei fafajok relatív fajgazdagsága és a produktivitás globális összefüggése. A piros vonalat körülvéve sáv 95%-os konfidencia intervallumot jelez, a tengelyekkel párhuzamosan elrendezett kék hisztogramok pedig az adatok gyakorisági eloszlását mutatják logaritmikus beosztásban. A görbe elkészítéséhez 13 ökológiai régió 44 országában található 777 ezer erdei parcellán mért adatokat használták [Liang és mtsai (2016) nyomán módosítva].

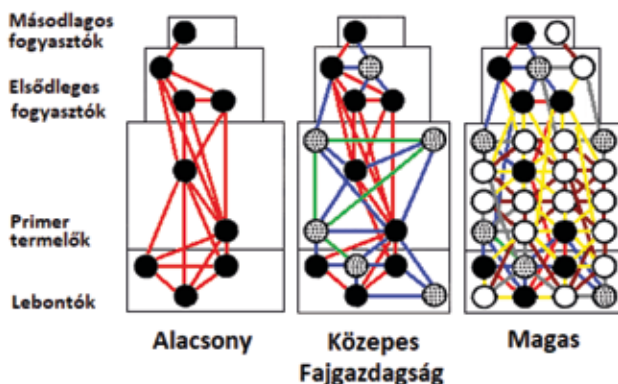
erdőségekre is érvényes lehet az összefüggés (20/16. ábra), amelyben a fajgazdagság emelkedésére a produktívum telítődési görbe szerint változik (Liang és mtsai 2016). A **mikorrhiza gombafajok** számának növelésével a növényi produkció is hasonló görbe szerint emelkedett.

A **növényevő rovarok** jelentős mértékben képesek befolyásolni a növényi fajgazdagság és produktivitás viszonyát. A Tilman-féle parcellás kísérletekhez hasonló kivitelezésben és a

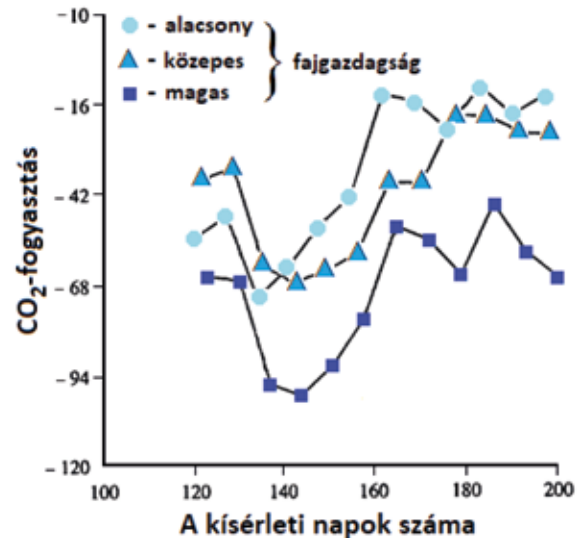
növényi fajgazdagság változtatásával Mulder és mtsai (1999) kaszálóréteken mérték a fajgazdagságra, a biomasszára és az ökológiai funkciókra gyakorolt hatást, miközben fokozatosan csökkentették a parcellákon jelen lévő herbivor rovarok abundanciáját. A növényi fajgazdagság emelésével növekedett a biomassza és a herbivor rovarok általi fogyasztás is. A herbivor rovar abundancia csökkentésére jelentős mértékű növényi egyenletesség növekedés és erős kapcsolat jelentkezett a növényi fajgazdagság és földfeletti biomassza mennyisége között. Az egyenletesség növekedése arra utal, hogy nagyrészt generalista rovarfajok maradhattak meg a parcellákon, mert ezek rendelkeznek a sokrétű lebontó feladatot ellátó hatékony oxidáz rendszerrel (MFO, mixed function oxidase, 10.5.2.1). A herbivor rovarokkal szemben, a **nagytestű emlős növényevők**, például szarvasmarhák mérsékelt mértékű **legeltetése stabilizáló hatású a fajgazdagságra és produktivitásra** nézve (21. fejezet).

20.3.2.2 Fajgazdagság és produktivitás heterotrof szervezeteknél

Az utóbbi évtizedekben a heterotrof, vagy csak állati produktiót mérő, illetve több szintet is figyelembe vevő munkák száma növekedett. Fontos eredményekkel járt Naeem és mtsai (1994) 2×2×2 méteres laboratóriumi mezokozmoszban végzett kísérletsorozata is, melyben egyre növekvő fajgazdagság mellett a komplexitás is növekedett. A kísérleti elrendezés a szegecs-hipotézisnek megfelelő volt. A közösségek 9, 15 és 31 fajból álltak és 4-4 szintet alkottak a táplálkozási hálózatokban (20/17. ábra). A primer producensek önbeporzó lágyszárúak, az első szintű fogyasztók herbivor csigák és rovarok, a második szintűek parazitoidok voltak. A dekomponáló szintet ugróvilások és földigiliszták alkották. A fajszámmal együtt növekedett az architektúrális komplexitás is. A következő folyamatokat mérték: közösséglegzés, dekomponálás, tápanyag és víz-visszatartás és növényi produktivitas. Az eredmények – többek között – azt mutatták, hogy a nagyobb diverzitású közösségek több CO₂-ot fogyasztottak



20/17. ábra. Ecotronban végzett mezokozmosz kísérletek elvi elrendezése. A táplálkozási hálózatok fajgazdagsága balról jobbra növekedik, mert minden hálózati szinthez újabb résztvevőket adtak hozzá [Naeem és mtsai (1994) nyomán módosítva].



20/18. ábra. Szén-dioxid-fogyasztás (ppm/48h) az Ecotron mezokozmosz kísérletek különböző fajgazdagságú kezeléseiben. A legnagyobb fogyasztást a legmagasabb fajgazdagság mellett mérték. Ez azt jelenti, hogy a fajgazdagabb együttes nagyobb mértékben csökkentette a szén-dioxidot a kamrában [Naeem és mtsai (1994) nyomán módosítva].

(20/18. ábra). Úgy látszik tehát, hogy a fajgazdagabb rendszerek produktívabbak. Hasonló eredményeket kapott szabadföldi vízi mezokozmosz kísérletekben Downing és Leibold (2002). Kitént az is, hogy a **fajgazdagság fontosabbnak bizonyult a fajösszetétel szemben a produktivitás növelésében.**

Jelentős megállapításokat tettek **mikrokozmosz** kísérletekben is (Fukami és Morin 2003). Az összesen 18 egysejtű, mikroalga és baktérium fajból, valamint fogyasztóikból különböző kombinációkban összeállított és kb. 30 generáción át fenntartott kultúrákban vizsgálták az F→P összefüggést. Különböző válaszokat kaptak, melyek jellege az együttesek szerveződési szekvenciájától, azaz a **fajoknak a kultúrákba bekerülésének sorrendjétől függött (21.TA8.3)**. Az előbbi (Ecotron) és a mezo- vagy mikrokozmosz kísérleteket több bírálat is érte korlátjaik következtében: a leglényegesebb kritika az, hogy a természetes rendszerek messze bonyolultabbak, ezért a következtetések levonásával óvatosan kell bánni.

A teresztris és akvatikus rendszerekben 95, csak állatfajokkal végzett F→P kísérlet azt mutatta, hogy valamennyi életforma, az összes geográfiai hely, valamint a környezeti heterogenitás különböző szintjei mellett pozitív, azaz **monoton emelkedő összefüggés jelenik meg az F→P viszonyban** (Cusens és mtsai 2012). Az eredmények az általánosnak tartott unimodális összefüggésnek és a léptékfüggőségnek is ellentmondtak (20.3.4).

20.3.2.3 Fajgazdagság és produktivitás akvatikus rendszerekben

A fajgazdagság–ökoszisztéma funkciók pozitív összefüggését nemcsak szárazföldi növények, hanem tengeri fitoplankton vizsgálatokban is bizonyították. Ez azért érdemel említést,

mert a tengeri fitoplankton adja a globális primer produkció kb. 50%-át. Ptasnik és mtsai (2008) kimutatták, hogy a genuszintű diverzitás összefüggött a nagyobb forráshasználati hatékonysággal. Bár ez mintavételeken és megfigyelésen alapuló munka volt, jó összhangban van a mikrobákkal végzett mikrokozmosz kísérletek eredményeivel. Édesvízeket illetően Mykra és mtsai (2011) gerinctelen szervezetekkel végeztek F→St vizsgálatot patakokban. A patakok mérete, a produkció és az áramlási sajátosságok csak másodlagos jelentőségűek voltak a stabilitás befolyásolásában. A stabilitás kritériuma az évek közötti közösségösszetétel hasonlósága volt. Itt az élőhely komplexitása bizonyult a közösségi stabilitás kulcsfaktorának.

A „diverzitás, stabilitás, produktivitás” kérdéskörben mutatkozó problémákkal és magyarázatokkal a 20.TA4 foglalja közli részletesebben.

20.3.2.4 Szárazföldi és vízi rendszerek összehasonlítása

Tanulságos a fajgazdagság időbeli stabilitással való kapcsolatának összehasonlítása a primer producensek (lágyszárú növények és algák) szintjén. Gross és mtsai (2014) 27 kísérletes vizsgálat eredményeit elemezte. **Szárazföldi rendszerekben** végzett kísérletek eredményei túlnyomó többségükben megerősítették, hogy **a növekvő fajgazdagság stabilizálja a közösség biomasszáját. Élesen eltér az algákkal folytatott kísérletek konklúziója:** a mikrokozmosz kísérletekben, ahogy a fajgazdagság növekedik, hasonló módon egyre nagyobb lesz a közösségi biomassa átlaga és varianciája, ami csak minimális mértékben stabilizálja a közösséget.

Három jelentős különbség emelhető ki: (a) szemben az algákkal végzett kísérletekkel, a biomassa átlaga gyorsabban és nagyobbra nő a szárazföldi növényeknél, mint a variancia, ami a stabilitást növeli; (b) a populációsintű stabilitás csökken a teresztris rendszerekben, ellenben az akvatikusokban ez nem egyértelmű (lásd ezt a kérdést részletesen a 20.TA3-ban); és (c) a teresztris rendszerben a fajok közötti verseny kompenzatórikus dinamikát generál, ami stabilizáló hatású; ilyen az akvatikus kísérletekben nem volt. Ezek háttérben három hatás állhat: (i) a fajgazdagság stabilizálja a biomasszát, (ii) sok faj jelenlétében az egyes biomasszák csak kevésbé korrelálnak és (iii) a fajok hasonló válasza a környezeti hatásokra. Az algás vizsgálatokban gyakran alacsony stabilitású fajok dominálnak, ez hasonlít az egyfajú (mono-) kultúrában mért biomassza-stabilitásra. A különbségek kialakulásához a környezet heterogenitása is hozzájárul, ami csökkent mértékű az akvatikus rendszerekben.

20.3.3 A funkcionális diverzitás stabilizáló szerepe

Egy fontos továbbfejlesztése az F→P kapcsolatának a **funkcionális diverzitás (18.TA1)** figyelembe vétele. A funkcionális diverzitás azt jelenti, hogy a fajok nem egyenértékűek a közösség

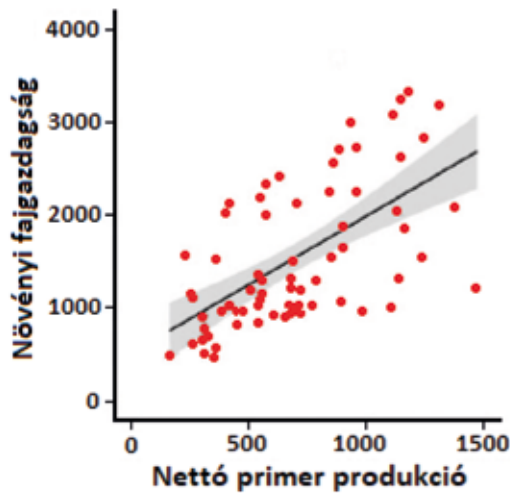
működtetése, az ökoszisztéma funkciók szempontjából. Egyesek hozzájárulása nagyobb, másoké kisebb. A kisebb-nagyobb mértékben eltérő tulajdonságok alapján funkcionális csoportok különíthetők el az élőhelyeken, amelyeken belül – ha jelentős a fajszám – hasonló funkciók következtében fajredundancia keletkezik (Walker 1992). Például nitrogénszegény közösségekben az N-kötő pillangósvirágú fajok jelenléte nagy jelentőségű a növényi közösség fejlődése számára. Az N-kötő fajok vagy részeik pusztulása és lebomlása után az elérhető nitrogén mennyisége megnövekedik, ami fajgazdagabb közösséget tarthat fenn. Amennyiben egy közösségben sokféle, különböző ökológiai funkciót [N-kötés, strukturális komplexitás, talajkötés, árnyékolás (nursing funkció), facilitáció stb.] ellátó fajok vannak jelen, nagyobb stabilitást (produktivitást) várhatunk. Érdemes azt is kiemelni, hogy az ökoszisztéma funkciók összefüggése a funkcionális diverzitással szorosabb és jelentősebb, mint a faj–egyed diverzitással. Például egy magas faj–egyed diverzitást mutató közösség nem biztos, hogy az ökoszisztéma funkciók szempontjából kiemelkedően fontos, komplementer szerepeket betöltő fajokat is tartalmaz, szemben a funkcionális csoportokkal.

A funkcionális csoportok jelentősége fokozódik, ha az ezeket képező fajok száma növekedik a csoporton belül. Ez természetesen érinti a redundancia jelenségét, azonban mindaddig egyenértékűen fontos fajokról van szó, ameddig hatásukra a közösségi produkció vagy stabilitás növekedik. Ezt a problémát célozták meg Naem és Li (1997) mikrokozmosz kísérletei, amelyekben egysejtűek fogyasztóként, az algák biomassa előállítóként és baktériumok dekomponálóként szerepeltek. Ezeknél a funkcionális csoportoknál a fajok számát egy és három között véletlenszerűen változtatták. Azt az eredményt kapták, hogy **a biomassa mennyisége és a lebontás intenzitása növekedett, ahogy emelték a funkcionális csoportokon belül a fajszámot.**

Fontos annak a problémának a tisztázása, hogy a közösség stabilitását vajon a faj–egyed diverzitás vagy a funkcionális diverzitás határozza-e meg? A kérdés eldöntésére a belső-mongóliai sztyeppén Kang és mtsai (2015) végeztek vizsgálatot. Hét sávtranszekten 112 kvadráttal mérték fel a vegetáció összetételét. Öt funkcionális csoportot állapítottak meg életforma alapján: cserje–félcserje, csomókban növekedő évelő fűfajok, évelő rizomás fűfajok, évelő lágyszárú fajok, és egyéves és kétéves fajok. A faj–egyed diverzitást a Shannon-féle képlettel, a funkcionális diverzitást Rao koefficiensével (18.3.1.6) mérték. Eredményül azt kapták, hogy a stabilitást – melyet a biomassa produkcióval mérték – a funkcionális redundancia határozta meg, melynek háttérben a funkcionális diverzitás áll, és az utóbbi növekedésével a stabilitás is emelkedett.

20.3.4 A kapcsolat iránya felcserélhető?

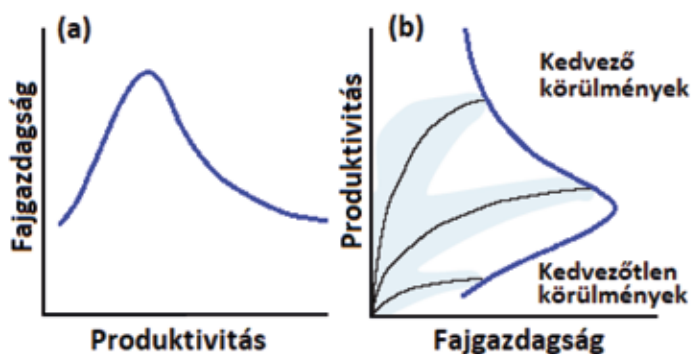
Az F→P témakörhöz két fontos kiegészítést kell tennünk: (1) **legalább négyféle függvénytípust találunk** az összefüggés vizsgálata során (20.TA4), és (2) a szakcikkek kétféle



20/19. ábra. A globális léptéken mért produkció és fajgazdagság ($P \rightarrow F$) pozitív monoton összefüggést mutat. Az ábra edényes növényfajok nettó primer produktíváját ($\text{gC/m}^2/\text{év}$) és a fajgazdagság közötti lineáris regressziót mutatja 71 db 7800 km^2 méretű kvadrát adatai alapján. A pontok átlagok, a regresszió szignifikáns, a szürke sáv a 95%-os konfidencia határ [Gillman és mtsai (2015) nyomán módosítva].

megközelítésben tárgyalják az összefüggést: **vagy a fajgazdagság, vagy a produktivitás a független változó.** Ebben a fejezetben elsősorban az első perspektívából (azaz a **fajgazdagság hogyan befolyásolja a produktivitást**) tárgyaltuk a problémát. Van-e különbség a tengelyek felcserélése következtében az eredményekben, egyáltalán felcserélhető-e a változók? Ökológiai szempontból feltéve a kérdést: a produktivitás határozza-e meg a diverzitást, vagy fordítva?

Az eredeti (tudománytörténeti) összefüggés a $P \rightarrow F$ irányú volt, vagyis **produktivitás volt a független változó**

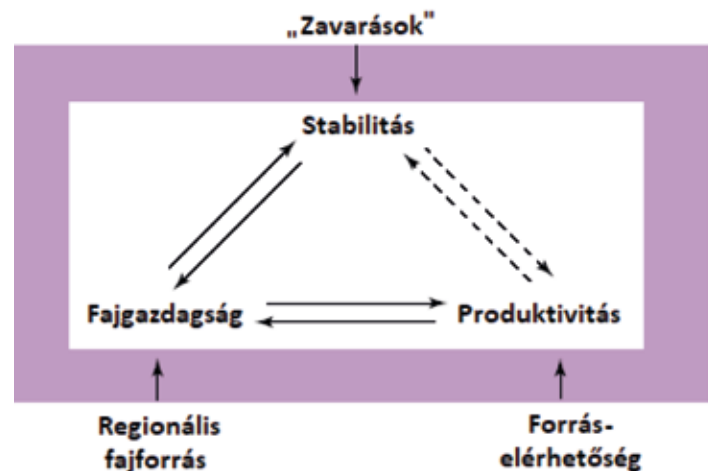


20/20. ábra. A produktivitás és fajgazdagság közötti kapcsolat függőségi viszonyainak vizsgálata. (a) A fajgazdagság függése a produktivitástól (klasszikus összefüggésnek is nevezik). Kisléptékű kísérletekben, ahol a források elérhetőségét változtatják a függvény grafikonja maximum (unimodális) jellegűt mutat. (b) A produktivitás függése a fajgazdagságtól. A burkoló (maximum) görbéhez vezető vonalak különböző körülmények (pl. talajfertilitás) mellett tapasztalható produktivitásváltozást mutatják. A legmeredekebb görbe például jól láthatóan emlékeztet a 20/11c. ábrára, ahol az ökológiai funkciókat létrehozó fajgazdagság gyorsan redundánssá válik. (A varianciát a szürkés-kékes színezett részek mutatják.) [Loreau és mtsai (2001) nyomán módosítva].

és a fajgazdagság a függő változó. Ezt vizsgálva Grime (1973) unimodális görbét kapott, amelyen az alacsony produktívitású és stresszt okozó élőhelytől a produktívabb felé haladva növekedik a fajgazdagság, majd ismét csökken kompetitív viszonyok következtében. Jelenleg a természetes ökoszisztémákban, megfelelő léptéken végzett vizsgálatok a monoton emelkedő $P \rightarrow F$ összefüggést tartják általánosnak (20/19. ábra).

A tengelyek felcserélésevel kapott eltérő eredmények hátterét Loreau és mtsai (2001) és Schmid (2002) kísérelték meg értelmezni. E szerint a klasszikus maximum görbe, melyet a $P \rightarrow F$ összefüggés alapján kapunk, élőhelyek összehasonlításának és kisebb térléptékű kísérletek eredménye (a 20/19. ábra ennek ellentmond), ahol az előbbiekben a produktivitást a talaj és klimatikus faktorok befolyásolják, a kísérletekben pedig a forráselérhetőséget mesterségesen változtatják a kutatók (20/20a. ábra). Ez a kétféle módszer már önmagában is számtalan vitát generált (lásd a 20.TA4-et). Egy matematikai modell (Gross és Cardinale 2007) azt mutatja, hogy egy $P \rightarrow F$ görbét nem lehet mechanikusan úgy magyarázni, hogy a produktivitás szabályozza a fajgazdagságot.

A későbbi kísérletes vizsgálatok során azonban egy, a korábbival ellentétes megközelítés vált uralkodóvá: hogyan befolyásolja a fajgazdagság a produktivitást ($F \rightarrow P$)? Ekkor az előbbi környezeti vagy kezelési változókat konstans értéken tartják, hogy a fajgazdagság hatása tisztán érvényesüljön. A kérdésfeltevésből azonban – amint arra többen is rámutatnak – nem következik automatikusan a tengelyek felcserélhetősége, mert az eredmény is más lesz. **Az eltérő koordináta rendszerekben keletkező görbék jelentése is más: a $P \rightarrow F$ összefüggés esetében a kérdés az, hogy milyen (történeti, diszperziós, evolúciós stb.) erők befolyásolták az élőhelyek produktívását, aminek következtében a tapasztalt fajdiverzitás**



20/21. ábra. A lokális fajgazdagság–produktivitás–stabilitás (fehér mező) kapcsolata, valamint a rendszert befolyásoló regionális hatások (lila mező és nyilak). A szaggatott nyilak feltételezett kapcsolatot jelentenek [Worm és Duffy (2003) nyomán módosítva].

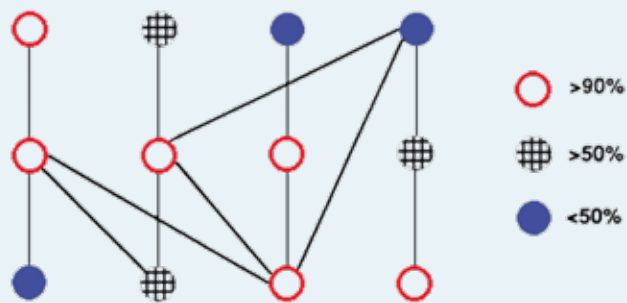
jelent meg. Az ellenkező esetben ($F \rightarrow P$) pedig arra keresünk választ, hogy a fajgazdagság azonos módon járul-e hozzá a produktivitáshoz?

Jelentős a törekvés arra, hogy a kétféle megközelítést közös magyarázó elv alatt egyesítsék. Ez úgy érhető el, ha elfogadjuk, hogy az élőhelyek közötti mintázatok korrelációkat jelentenek a fajgazdagság és produktivitás között, melyeket a környezeti faktorok (pl. a talaj fertilitása) befolyásolnak; a kísérletekben pedig a lokális populációs tulajdonságok hatásai jelennek meg (20/20b. ábra). Ez a görbe az előző átfordítása, azonban talán nem véletlen, hogy az alatta megjelenő egyedi függvények a környezeti minőséget is tükrözik. Kedvező körülmények között a 20/11c. ábrán látható redundancia modell jelenik meg, amely szerint magas produkció alacsony fajszám mellett keletkezik, mert a magas tápanyag tartalmat (pl. trágyázás) csak kevés faj tolerálja. A matematikai modellek (Gross és Cardinale 2007) és kísérletek (Cardinale és mtsai 2009) azt mutatják, hogy azok a mechanizmusok, melyeken keresztül a források befolyásolják

a fajgazdagságot, elválaszthatatlanul kapcsolódnak azokhoz, melyek által a fajgazdagság szabályozza a források felhasználását és a produktíót. Más szavakkal, **a források befolyásolják a fajgazdagságot és a fajgazdagság egyidejűleg hatással van a produktóra ugyanazon a térbeli léptéken.** Worm és Duffy (2003) kiegészítette azzal, hogy ez a reciprok kapcsolat az időbeli stabilitást is befolyásolhatja valamilyen módon (20/21. ábra), valamint összefüggésben áll a regionális szintű eseményekkel. Cardinale és mtsai (2009) édesvízi algákkal végzett kísérletekben azt az eredményt kapták, hogy a produktivitás unimodális összefüggésben volt a fajgazdagsággal, míg az utóbbi pozitív lineáris összefüggést mutatott a produktivitással. **Mindkét hatás tehát egyidejűleg zajlik.** Ez azt jelenti, hogy attól függően, milyen paraméter szerepel független, illetve függő változóként, más-más választ kapunk, ezért **a tengelyek nem felcserélhetők.** Mindezek ellenére egyes munkákban, például Chase (2010), a produkció primer szerepét hangsúlyozzák a diverzitás hajtóerejeként (lásd még 26. fejezet).

20.TA1 ELLENÁLLÓ KÉPESSÉG (REZISZTENCIA) ÉS FAJDELECIÓK

A stabilitásvizsgálatok nem csak az abundancia változásokra terjednek ki. A May-modell esetében már megvizsgáltuk, hogy a csúcsragadozónak, vagy a bazális fajok **törlésének** (fajdeléció) milyen hatásai vannak a stabilitásra, illetve a konnektanciára. Az **ellenálló képesség** mértéke lehet például a fajkicserélődés (turn-over) gyakorisága és nagyságrendje. A táplálkozási hálózatban több szinten is találhatunk kiemelkedően fontos fajokat (kulcsfajok), melyek kiesése jelentős további változásokat okozhat fajösszetételben, abundanciában. Pimm (1991) tíz, egyenként 12 fajból álló háromszintű táplálkozási hálózatot vizsgált, amelyekhez véletlenszerűen további öt ragadozó-zsákmány interakciót is hozzárendelt. Fajtörléseket végzett



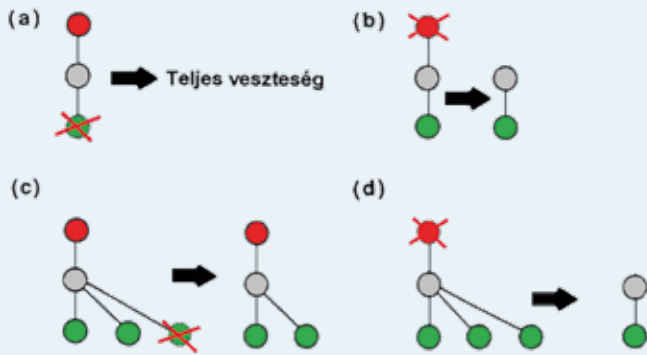
20.TA1/1. ábra. Különböző táplálkozási szinteken történő fajvesztések következményei. A piros körök olyan fajok, amelyek eltávolítása a modellek több, mint 90%-ában okoz további fajvesztést, a rácsos mintájú fajok eltávolítása több, mint 50%-ában, míg a kék telt körökkel jelölt fajok eltávolítása a modelleknek kevesebb, mint 50%-ában eredményezett további fajvesztéseket. A piros körökkel jelöltek tekinthetők kulcsfajoknak [Pimm (1991) nyomán módosítva].

különböző szintekről és megfigyelte a következő összefüggéseket (20.TA1/1. ábra):

- a növényfajok törlése akkor okozta a legkisebb mértékű további fajvesztést, ha a herbivorok polifágok voltak, tehát ekkor a rezisztencia magas volt,
- minél erősebben polifág a ragadozó, annál kisebb további hatást eredményez a herbivor törlése,
- ha a herbivorok polifágok, akkor a ragadozó kiiktatása után a további fajvesztések gyakoribbak lesznek verseny következtében.

A harmadik eset ellentétes az első kettővel, azaz a növény- és herbivor fajok törlésének hatása más, mint a ragadozóé. Minél több fajt tartalmaz a táplálkozási hálózat, annál ellenállóbb (rezisztensebb) a további fajvesztésekkel szemben (első két eset). (Ez a robusztusságnál tárgyalt fajvesztések hatásával nincs ellentmondásban, mert a hálózati komplexitás több és sokféleképpen kapcsolt populációk együttesét jelenti, a magas kapcsolatszám pedig egy egyszerű táplálkozási hálózat egyetlen populációját is jellemezheti.) A ragadozó törlése azonban erős hatás, ekkor a rezisztencia csökken a táplálkozási hálózat komplexitásának növekedésével. Ha a ragadozó mono- vagy teljesen polifág, akkor az eltávolítása nem csökkenti a rezisztenciát.

A hatások tehát a táplálkozási hálózat komplexitásával függnek össze. Azok a növényfajok, vagy azok a herbivor fajok, amelyek specifikus herbivort vagy ragadozót tartanak el, kulcsfajokká válnak és ez utóbbiak eltávolítása már drasztikus hatásokkal járhat (20.TA1/2. ábra). A trofikus hálózatok esetében a kulcsfaj eltávolítási vizsgálatoknál informatívabb az ún. **megbízhatósági analízis**, amely az illető faj szerepét vizsgálja abban, hogy a hálózatban áramló energia milyen valószínűséggel jut el a nyelőfaj(ok)hoz. Jordán és mtsai (1999)



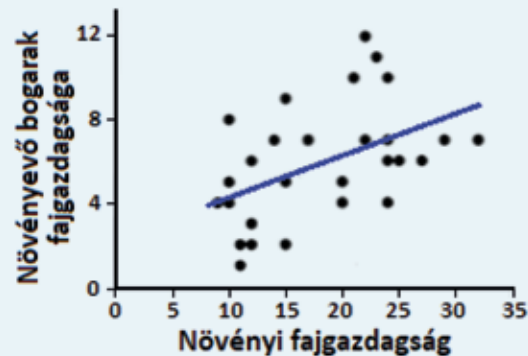
20.TA1/2. ábra. A fajok elvesztésének (a piros vonalakkal áthúzott pontok) hatása függ a táplálkozási hálózat komplexitásától és a fajvesztés helyétől, azaz, hogy melyik táplálkozási szintről történik. (a) A bazális faj (növény, zöld pont) elvesztése egy egyszerű táplálkozási lánc esetében a teljes összeomlást jelenti, míg (b) a ragadozó (piros pont) esetleg semmi hatással nincs. (c) Több primer producens közül egy növényfaj eltűnése egy komplex táplálkozási hálózatból (c) szintén hatás nélkül járhat. (d) Az ugyanolyan szerkezetű táplálkozási hálózatból a ragadozó kiesése viszont a herbivorok (szürke pontok) nyomás alól való felszabadulását eredményezi, amely viszont jelentős bazális fajvesztéshez vezethet a túllegelés vagy a növények között a forrásokért zajló verseny következtében [Pimm (1991) nyomán módosítva].

vizsgálata azt mutatta, hogy a kulcsfajok a hálózati áramlást kevésbé megbízhatóvá teszik.

Symstad és Tilman (2001) és Symstad és mtsai (1998, 2000) természetes közösségekben végeztek növényfajok, illetve teljes növényi funkcionális csoportok eltávolítását. Vizsgálták ezek hatását az ökoszisztéma funkciókra, valamint a herbivor rovarok fajgazdagságára. Jogos feltételezés volt, hogy bazális fajok eltávolítása nemcsak a szomszédos fogyasztói szintet (herbivorok), hanem esetleg továbbiakat is érintenek. A vizsgálatokat David Tilman LTER kísérleti területén (Cedar Creek, Minnesota) végezték:

1. Random válogatással eltérő fajszámú növényi együtteseket hoztak létre 16 növényfajból azzal a céllal, hogy a fajgazdagság hatását a produkcióra és az N-felhasználásra lemérhessék.
2. Funkcionálisan, fajgazdagságban és összetételben eltérő növényi együtteseket hoztak létre, majd eltávolítottak egyetlen fajt mindegyikből és mérték ennek hatását.
3. Funkcionális csoportokat hoztak létre lágyszárú, C3 és C4 fűfajokból, melyekben a funkcionális csoport fajgazdagsága és összetétele változott, majd eltávolítottak egy vagy két csoportot (természetesen a kontroll érintetlen maradt). Felmérték a teljes ízeltlábú faj- és egyedszámot és külön értékelték a herbivor rovarok csoportját.
4. A 3-as pontban leírtakkal azonos növényi funkcionális csoportokat hoztak létre, majd egyet vagy kettőt eltávolítottak 5 éven keresztül. Figyelték a megmaradt funkcionális csoportok propagulumainak helyfoglalását és a produkciót. Az eltávolításokkal itt is változtatták a fajgazdagságot és az összetételt.

Az első kísérletben az ökoszisztéma funkció a fajösszetételtől függött, azonban az N-visszatartást (felhasználást) jelentősen nem befolyásolta. A pillangóvirágú fajok funkcionális csoportja volt az egyetlen elem, mely növelte a biomasszát, ha jelen voltak a random összeállított együttesekben. A második kísérletben nem volt lényeges hatása egyetlen faj eltávolításának egy funkcionális csoportból. A redundancia hatását nem tudták kimutatni a magasabb fajgazdagságú funkcionális csoportokban. A harmadik kísérletben a növényi funkcionális gazdagság és összetétel nem függött össze a teljes ízeltlábú fajgazdagsággal, viszont a herbivor rovarcsoportok közül a bogarak fajgazdagságát csökkentette a növényi fajgazdagság csökkenése (20. TA1/3. ábra) és az összetétel változása. A negyedik kísérletben egyes funkcionális csoportok eltávolítása jelentős változásokat hozott. A földfeletti és alatti biomassza, nitrogén veszteség és mineralizáció jelentősen változott a megmaradó funkcionális



20.TA1/3. ábra. A növényi fajgazdagság pozitívan korrelál a fitófág rovarok fajgazdagságával a táplálékspecializációs kényszerek következtében. Emiatt, ha egy növényi együttesből fajokat távolítunk el, a herbivorok fajgazdagsága is csökken [Symstad és mtsai (2000) nyomán módosítva].

csoportok függvényében. A C4-es fűfajok helyfoglalása megállt és csupasz felületek keletkeztek, talajelmosódást okozva. A C3-as növények ezzel ellentétben gyors helyfoglalást és a források hatékony használatát mutatták.

A fajeltávolítások következményei nyilvánvalóan összefüggenek egy adott faj által képviselt **kölcsönhatási erővel** (a főszövegben tárgyalt robusztusság közvetve szintén ezt írja le). Az erős kölcsönhatásokkal rendelkező fajok nagyobb változásokat (kaszádót, fontos ökológiai folyamatok sebességének csökkenését, időbeli stabilitáscsökkenést stb.) okoznak. Erős kölcsönhatással kulcsfajok, de például monofág herbivorok is rendelkeznek. Az erős hatások azonban a gyenge kölcsönhatásokat okozók, például polifág herbivorok, tengerében jelennek meg. A gyenge kölcsönhatások elengedhetetlenül szükségesek a stabilitás fenntartásához.

A közösségi sajátosságok változásának egy másik oldala, ha nem fajvesztéssel, hanem fajok belépésével vizsgálják a stabilitást. May modellje szerint a fajszám növekedése a stabilitás csökkenésével jár. A természetes rendszerekben azonban nem ezt tapasztaljuk, mert ezek nem random szerveződésűek, hanem a kolonizáció és extinkció egyensúlyi folyamatában keletkeznek

és külső hatások alatt változnak. Fajok hozzáadása és a stabilitás megtartása csak úgy lehetséges, ha a **belépő fajok csak gyenge kölcsönhatásokat alakítanak ki** a közösség fajjaival. Ezt például McCann és mtsai (1998) modellje, több további sajátossága mellett, jól bizonyítja.

20.TA2 A PERZISZTENCIÁRÓL RÉSZLETESEBBEN

A **perzisztencia** fogalma, amely **arra a tendenciára utal, hogy a rendszer ugyanabban az állapotban marad külső erők hiányában**, egy kissé paradox és redundáns a stabilitás témakörében. Ha a modellek által kimutatott „a komplexitás növekedésével csökken a stabilitás” összefüggés ellenére egy természetes rendszer mégis hosszú ideig fennáll, akkor az nyilván egyéb, a stabilitással közvetlenebb összefüggésben lévő tulajdonságai (reziliencia, rezisztencia, kölcsönhatási erő) eredményeként lehetséges. A fogalom előnye az evolúciós időben mérhető tartósság leírásában van. Ellenben a 20.TA2/1. ábra alapján is látható, hogy ilyen rendszer csak elvileg létezhet, mert egy közösséget az oda érkező és onnan kihalt fajok dinamikája határozza meg (ilyen lehet pl. egy sziget közössége). Ekkor az egyik vagy másik hatás túlsúlya lehet a döntő. Ha valamelyik jelentős mértékű, akkor megkülönböztethetünk invázióval (kolonizációval) és kihalással (extinkcióval) szabályozott közösségeket (Pimm 1991). Ha a változás mértéke alacsony, akkor relatíve állandó összetételű, perzisztens közösségről beszélhetünk.

A közösségek perzisztenciáját természetes folyamatok során és mesterséges helyzetekben vizsgálhatjuk. Az előbbi mindig is része volt a közösségek fejlődésének, a második az emberi populáció növekedése következtében gyorsult fel. Jelentős tapasztalat



20.TA2/1. ábra. A közösség perzisztenciáját az inváziós és kihalási folyamatok sebessége határozza meg. Ha a kihalási ráta nagy az inváziós sebességhez képest, akkor a közösség fokozatosan veszíti a fajokat és fordítva. Azok a közösségek perzisztensek, melyekben a kihalási és inváziós sebesség hasonló (vagyis vagy alacsony vagy magas fajkicserélődéssel jellemezhetők, de az érkező és kihalt fajok aránya ugyanaz marad) [Pimm (1991) nyomán módosítva].

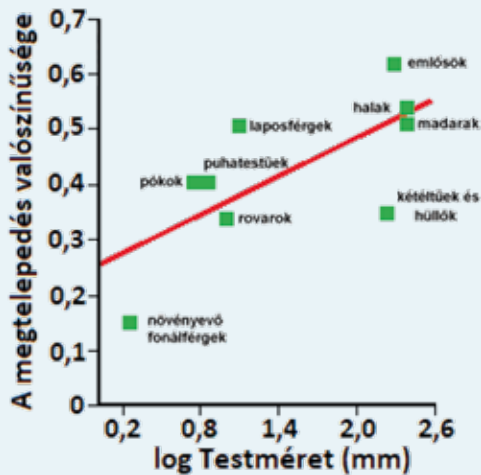
és nagy adatsorok állnak rendelkezésre az utóbbi esetében is. A Hawaii-ra települő fehér ember sok idegenhonos madárfajt vitt a szigetekre. Ezek a próbálkozások az 1800-as évek közepe óta folytak és a Hui Manu Society nevű szervezet kizárólag ezzel az aktivitással foglalkozik (Pimm 1991). A feltételezés az volt, hogy a legnagyobb eséllyel a hasonló, trópusi helyekről származó fajok telepíthetők meg. Az eredmények ennek az ellenkezőjét mutatták: az euriók fajok nagyobb sikerrel maradtak meg.

DeAngelis és mtsai (1989) a perzisztenciát olyan állapotnak értelmezik, melyben egy rendszer komponensei adott határértékek között maradnak, azonban sohasem érnek el konstans értékeket. Perzisztenciát, azaz különböző igényű populációk koezisztenciáját, a források időbeli változása is fenntarthatja. Carpenter és mtsai (2001) szerint a perzisztencia és rezisztencia komplementer viszonyban vannak, mert azt a külső hatásértéket mérik, ami ahhoz szükséges, hogy bizonyos fokú változás keletkezzen egy közösségben. Ha ennek mértéke nem éri el a változási küszöböt, akkor a rendszer rezisztensnek mondható, egyben perzisztens is.

Hosszú ideje uralkodó felfogás szerint a magas fajgazdagságú közösségek jelentős ellenálló képességet mutatnak idegen fajok inváziójával szemben. Ez a felfogás elsősorban Elton (1958) és MacArthur (1955) munkáinak köszönhető. Az utóbbi niche-elméleti érvei szerint a fajgazdagabb közösségek hatékonyabban használják a forrásokat, a „fajcsomagolás” szoros, ezért nincs lehetőség új fajok belépésére. De a matematikai modellek is a fentieket jósolták. A fajgazdagabb közösségek ezen kívül rendszerint tartalmazznak olyan fajokat, amelyek különösen hatékonyak az invázió gátlásában. Levine és D’Antonio (1999) egy sor modell és kísérlet értékelése alapján arra a következtetésre jutott, hogy az invázió akadályozásában nem a fajgazdagság közvetlen hatása nyilvánul meg, hanem a környezet azon tulajdonságai, amelyek korrelálnak a fajgazdagsággal. Azon kísérletek is, amelyeket a matematikai modellek alapján állítottak be mesterségesen összeállított közösségekkel, csak részben támogatták a fajgazdagabb közösségek invázió-ellenállását. Az is kitűnt, hogy a fajszegény természetes közösségek jobban ellenállnak a fajinvázióknak, mint a fajgazdagabbak. Vagyis az eredmények ellentmondásosak, az összefüggés sokkal bonyolultabb, és további kutatások szükségesek.

Ami a funkcionális csoportok invázióval szembeni rezisztenciáját illeti, Symstad (2000) szignifikáns negatív korrelációt talált funkcionális csoportok növekvő fajgazdagsága és az oda belépő invazív fajok egyedeinek száma között (lásd a kísérletek általános leírását a 20.TA1 pontban). A funkcionális csoportok invázióval szembeni rezisztenciája összefüggésben volt az előbbieket fajösszetételével is, azonban csak gyenge kapcsolat mutatkozott a forráselérhetőséggel mint háttérfaktorral.

A perzisztenciával kifejezett stabilitás nem különbözteti meg azt, hogy a fajinvázióval szembeni rezisztencia a már jelenlévő **fajsám vagy fajösszetétel eredménye-e**. Ebből a szempontból érdekes Shurin és mtsai (2007) vizsgálata, amely 36, főként észak-amerikai tó zooplankton fajakkumulációs görbéit vizsgálta és megállapította, hogy a fajgazdagság és



20.TA2/2. ábra. A taxonok egy jelentős részénél a sikeres megtelepedések aránya emelkedik a testméret növekedésével [Pimm (1991) nyomán módosítva].

az időbeli stabilitás pozitívan korrelált abban az értelemben, hogy az új fajok belépése egyre kisebb mértékű volt, amint a fajgazdagság növekedett, vagyis a rezisztencia a fajszám következménye.

Egy faj megtelepedésének sikerében szerepet játszhat több populációs paraméter is. A **populáció mérete** kezdetben igen alacsony lehet, ezért nagy a kihalás veszélye. Minél nagyobb a populációméret variabilitása, annál több egyed szükséges a sikeres megtelepedéshez. Madarak vadászati célú betelepítések, hét faj esetében, 424 kibocsátásból 360 sikertelen volt (85%), és amelyek sikeresek voltak, ott minimálisan 75 egyedre volt szükség (Crawley 1987a). Hasonló a helyzet a növényfajokkal is. A **testméret** és a sikeres megtelepedések valószínűsége is összefügg (20.TA2/2. ábra). A kis testméretű fajok ugyanakkor magasabb szaporodási rátával (nagyobb reziliencia) rendelkeznek. Azonban ugyanez okozza a nagyobb fluktuációkat is, ezzel magában hordva a sikertelenség lehetőségét.

Krebs (1985) szerint a **perzisztencia és az instabilitás nem mond ellent egymásnak**. Például a kanadai hiúz-hócipős nyúl, vagy ugyanott a kártevő bagolylepke (Noctuidae) fajok és fenyők kapcsolata nagymértékben instabil, mégis perzisztens rendszerek hosszú idő óta. A **perzisztencia függ a közösség szerkezetétől**. Minél több faj van egy közösségben, annál nagyobb a valószínűsége, hogy egy inváziós faj magához hasonlóval találkozik belépéskor, ami meg is akadályozhatja a bejutást. A konnektancia mértékének növekedése – modellek tanúsága szerint – szintén megnehezíti az inváziót. Ez utóbbi magyarázatát a fajok közötti nagyobb átfedés és verseny lehetőségében kell keresni. A fajkompozíciós mintázatok lehetnek olyanok (sok predátor, kompetitor van jelen), hogy a biológiai interakciók megakadályozzák az inváziót. Például egy már jelenlévő predátor megakadályozhatja, de egyben facilitálhatja is a megtelepedést, például egy újabb herbivor bejutását. A második eset világosan utal a predátor által fenntartott együttélésre.

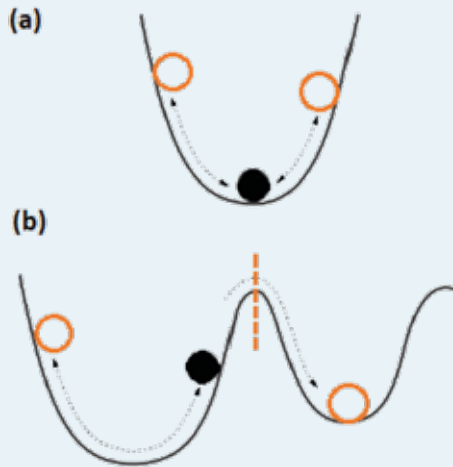
20.TA3 STABILITÁSI FOGALMAK AZ ÖKOLÓGIÁBAN

Említettük a 20. fejezet elején, hogy a stabilitás fogalma körül bábéli zűrzavar uralkodik. Neumann János egyszer azt mondta a stabilitásról, hogy „... senki sem tudja, hogy a valóságban mit jelent, ezért mindig előnyben van az ...” [aki beszél róla]. A stabilitás vizsgálatának leggyakoribb változata a fajgazdagsággal való összefüggés, és ezen belül például törekvés tapasztalható a kapcsolat termodinamikai alapokon való magyarázatára is (Li és Charnov 2001, Michaelian 2005).

20.TA3.1 Stabilitás, reziliencia, rezisztencia

Az ökológiai stabilitás fogalmát a legkülönbözőbb szempontok alapján adják meg szerzők. Általában mindenki tudomásul veszi a May által használt szomszédsági egyensúlyt, ellenben érvényességét korlátozottan tartják, mert egyetlen egyensúlyi állapotot tételez fel és az ellenálló képességet és a visszatérési időt (rezilienciát) tekinti fontos kritériumoknak. Ebben az esetben, de más stabilitás fogalmak esetén is felmerülnek a „mihez képest?“, „mi az eredeti állapot?“ kérdések. Az egyensúlyi–nem-egyensúlyi populációk és folyamatok alaposabb vizsgálata más megközelítéseket is felszínre hozott. Egy populáció vagy közösség mutathat **időbeli stabilitást**, azonban amint azt a korábbi fejezetekben láthattuk, a közösségek, táplálkozási hálózatok térbeli kiterjedéssel rendelkeznek, ezért a **térbeli stabilitás** feltételezése is jogos. Többek között azért, mert a definiálásához rendelt fogalmak, mint például a „perzisztencia“ és „zavarás“ sem teljesen egzaktak ebben a formában, lévén mindkettő tér–idő léptékben érvényes. Amennyiben nagyobb közösségek stabilitásáról van szó, akkor a nem-egyensúlyi környezetet és az abban lehetséges **többszörös stabilitási állapotokat** is figyelembe kell venni, mert **fázisváltások** fordulhatnak elő (21.5). Ez az **ökoszisztéma reziliencia** fogalomnak felel meg, amely a „zavarás“ azon nagyságrendjét jelenti, amelyet még abszorbeálni lehet anélkül, hogy a rendszer átesne egy stabilis állapotból (vagy tartományból) egy másikba. Úgy látszik tehát, hogy a stabilitás kérdésköre és az **alternatív stabilis állapotok** (20.TA3.5) szorosan összefüggenek, mert sokan ezeket a hatás alatt álló közösség „megállási helyeiként” fogják fel egy környezeti gradiens vagy más hatás mentén. Továbbá, több alternatív stabilis állapotot is feltételeznek egy rendszer esetében. Megkülönböztetünk ökológiai és **mérnöki rezilienciát**; a közöttük lévő különbséget a 20.TA3/1. ábrán mutatjuk be.

Általában a stabilitás két fő komponensének a **rezilienciát** és **rezisztenciát** tartják (pl. Lepš és mtsai 1982), azonban több szerző harmadikként a **perzisztenciát** is beemeli (20.TA2). Emiatt a stabilitást gyakran komponensein keresztül értelmezik vagy határozzák meg, sőt azonosítják. Már volt arról szó, hogy a reziliencia és rezisztencia kvantifikálása nem könnyű. Shade és mtsai (2012) mutatnak be egy módszert erre mikrobiális mikrokozmoszban végzett



20.TA3/1. ábra. (a) A mérnöki és (b) az ökológiai reziliencia. A fekete golyó (a) esetében egy mérnökök által létrehozott objektumot (épület, gép stb.) képvisel, (b)-ben egy dinamikus rendszert (táplálkozási hálózat, közösség stb.). A mérnöki reziliencia abszolút feltétele, hogy a golyó ne mozduljon ki a helyzetéből, mert csak egyetlen stabil állapotot tételez fel. Ezzel szemben az ökológiai rendszer folytonos mozgásban van (dinamikus egyensúly) és a feltételeinek megfelelő attraktor medencét foglalja el. Amennyiben olyan méretű perturbáció éri, amely a küszöbön (narancssárga szaggatott vonal) átlendíti, akkor egy alternatív stabilis állapotba, egy másik attraktor medencébe kerül és ott folytatja mozgását. Mindez természetesen a valós helyzet nagyfokú leegyszerűsítése [Liao (2012) nyomán módosítva].

kísérletekkel. Ún. „pulse” és „press” kísérleteket végeztek, amelyek a behatás időtartamára vonatkoznak. Az első, „ütésnek” nevezhetnénk, rövid tartamú, a második, „stressz” vagy „nyomás”, hosszabb ideig hat (20.TA3/2a, b. ábrák). A rezisztencia (RS) a változás nagyságrendjét fejezi ki:

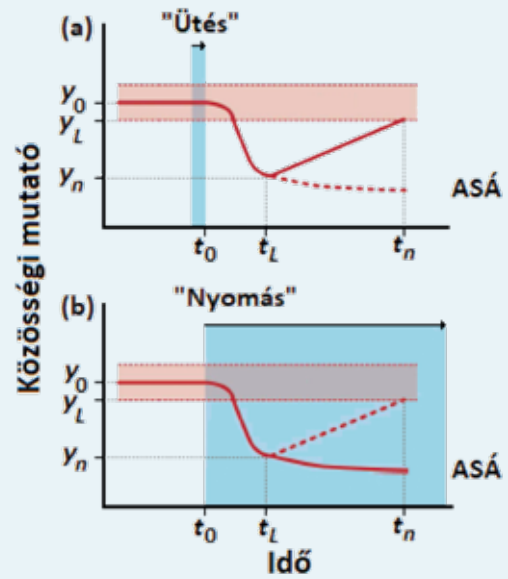
$$RS = 1 - \frac{2|y_0 - y_L|}{y_0 + |y_0 - y_L|}$$

ahol y_0, y_L a figyelembe vett közösségi paraméter változása a kezdeti és későbbi állapotban. Lehetséges mérőszámai az y_0, y_L különbség és a $t_n - t_L$ visszatérési idő függvényei. A reziliencia (RL) az alábbi képlettel becsülhető:

$$RL = \left[\frac{2|y_0 - y_L|}{|y_0 - y_L| + |y_0 - y_n|} - 1 \right] / (t_n - t_L)$$

ahol y_n a megváltozott közösségi paraméter értéke t_n időpontban. (További értelmezés a 20.TA3/2a. ábrán.) A rendszer akkor tér vissza az eredeti állapotba, amikor a megváltozott paraméter újra azonos lesz a kiindulási értékkel. Az ábra alapján egy „ütés-jellegű” perturbációból esetleg könnyebb az eredeti állapotba jutni, mint hosszabb behatást követően.

Hodgson és mtsai (2015) az eredetileg Holling (1973) által leírt rezilienciát másként értelmezik. Egy perturbált rendszer kétféle válaszát különböztetik meg: a rezisztencia a perturbáció azonnali hatását írja le, míg a reziliencia azt a belső folyamatot

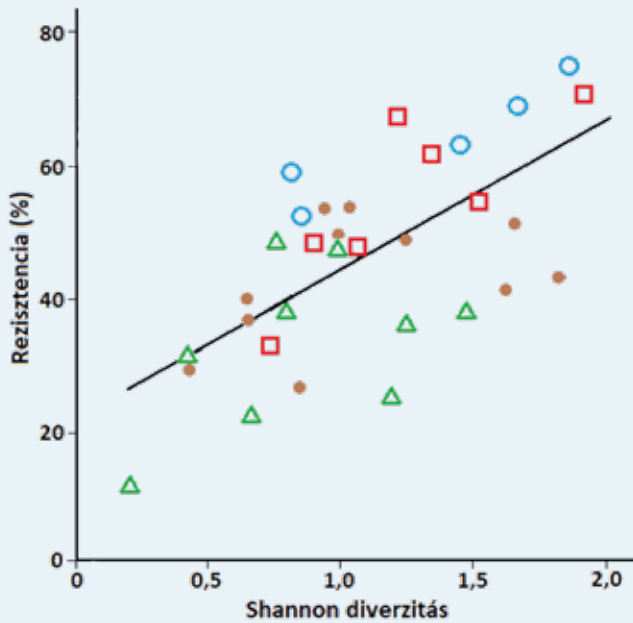


20.TA3/2a. ábra. A rezisztencia és reziliencia kvantifikálásának értelmezése egy mikrobiális közösség esetében. Mindkét ábrán a vörös folytonos vonal y_0 -nál egy közösségi mutató (pl. faj-egyed diverzitás) átlaga. Az ezt határoló piros sáv az átlag érvényességi határait jelöli (95%-os konfidencia intervallum). Az „ütés-jellegű” perturbáció t_0 időpontban befejeződik, a „nyomás” ekkor kezdődik. A közösségi paraméter a perturbáció hatására y_L -ről y_n -re változik, azonban csak egy $t_0 - t_L$ késleltetést követően. Az ábrákon a rendszerek $t_L - t_n$ időtartamot töltnek alternatív stabilis állapotban (ASÁ), illetve, ha képesek erre, visszatérhetnek (a) a folytonos, (b) a szaggatott vonal mentén a korábbi állapotukba (reziliencia). A további magyarázatot lásd a szövegben [Shade és mtsai (2012) nyomán módosítva].

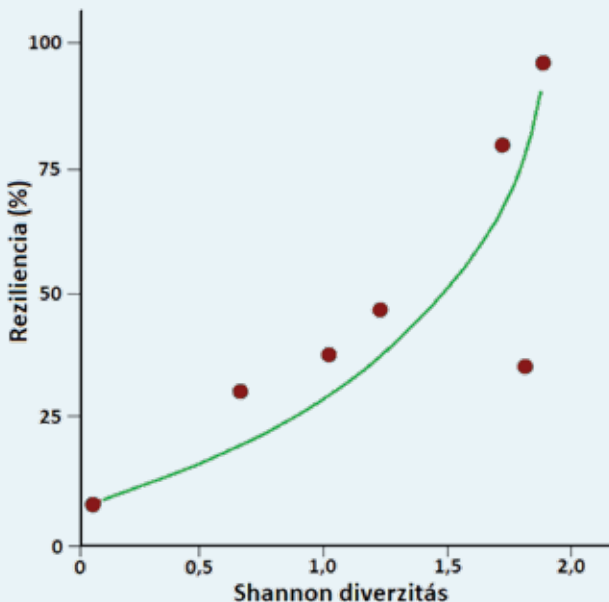
jelöli, amellyel a „zavart” rendszer visszatér az eredeti állapotába. Az a sebesség, amellyel ezt megteszi, az **elaszticitás**, az időtartam pedig, ami ehhez szükséges, a **visszatérési idő**. A modellekben a bizonytalanságot az a távolság méri, amely egy



20.TA3/2b. ábra. Alternatív állapotok és reziliencia egy elméleti rendszerben. A, B és C lokálisan stabil rendszerek, egyszersmind egymás alternatív állapotai, melyek t_0, t_1, t_2, \dots időpontokban állnak fenn (zöld nyilak). Az időről-időre jelentkező impulzuszerű perturbációk (piros nyilak) $A_1, A_2, B_1, B_2, C_1, C_2$ stb. alternatív állapotokba kényszerítik a rendszereket (kék nyilak). Amennyiben a perturbáció mérete nem kelt tartós alternatív állapotokat, a rendszerek rezilienciájuk folytán visszajuthatnak az eredeti állapotukba (fekete szaggatott nyilak).



20.TA3/3. ábra. A faj–egyed diverzitással növekedik a vegetáció ellenállása (rezisztenciája) perturbációkkal szemben. A Serengeti Nemzeti Park nagytestű emlős herbivorjainak (csikos gnú = barna pontok, kafferbivaly = piros négyzetek, alföldi zebra = kék körök és Thomson-gazella = zöld háromszögek) legelésével szemben mért rezisztencia eltérő faj–egyed diverzitású vegetációs lokalitásokban az esős évszakban. A rezisztenciát a vegetáció 12 napos biomassa produkciójával mérték [McNaughton (1994) nyomán módosítva].



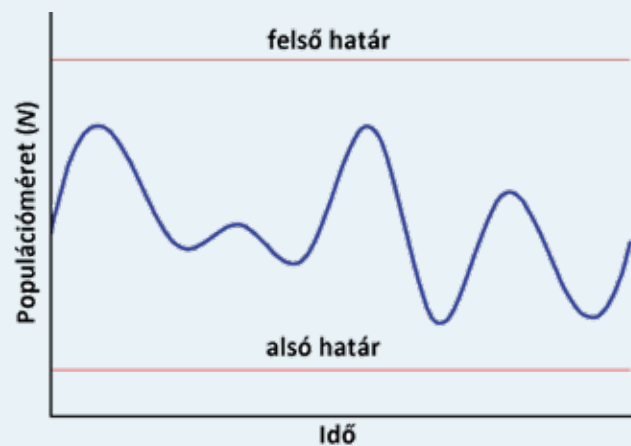
20.TA3/4. ábra. A vegetáció növekedése eltérő faj–egyed diverzitású helyeken az esős évszak első hónapja alatt a nagytestű emlős herbivor fajok legelése után a Serengeti Nemzeti Parkban. A biomasszákat a kontrollhoz viszonyított mennyiség százalékában, mint rezilienciát fejezték ki [McNaughton (1994) nyomán módosítva].

stabilis ponttól az alternatív stabilis állapot átészési pontjáig tart. Például az afrikai elefántok abundanciája és reprodukciós rátája alacsony. Általában rezisztensek a perturbációkra, ellenben, ha egy ilyen hatás mégis bekövetkezik, akkor a visszatérés az eredeti populációnagysághoz igen lassú. A felvetés intenzív vitát indukált. Fontos a „zavarás” jellege és mértéke és van egy küszöb, melyet át kell lépnie, hogy alternatív stabilis állapot következzen be [korall padok kifehéredése (7/3. ábra és 7.3.1) sekély tavak turbulens és tiszta állapota stb.]. A **küszöb távolsága** (a „veszélyeztetettség”) az átészési ponttól az, ami lényeges, és egyben a rezisztencia legfontosabb eleme.

A legelés elleni rezisztenciát (stabilitást) és a fajgazdagság összefüggését McNaughton (1994) a Serengeti Nemzeti Park szavannáinak a nagytestű herbivorok tevékenységének hatására bekövetkező változásait vizsgálta éveken keresztül az esős és száraz időszakokban. Többek között azt tapasztalta, hogy az esős évszakban a növényi faj–egyed diverzitással növekedett a legelés elleni rezisztencia (20.TA3/3. ábra) és a reziliencia (20.TA3/4. ábra). A rezilienciát az esős évszak első hónapjában mért biomassa növekedéssel mérte és a nem legeltetett kontroll biomassa százalékában fejezte ki. A nagyobb rezisztencia háttérben a legeléső fajok fokozottabb válogatása, a fajkészlet nagyobb részének elkerülése volt a fajgazdagabb területeken. Ez lehetővé tette a nem legeltetett fajok mentességét a versenytől és nagyobb biomassa produkciójukat.

20.TA3.2 Ökológiai stabilitás

A fajszámnak állandónak kell maradnia egy olyan közösségben, melyet Ljapunov-stabilis jellemez (20.TA3.4). Ez egyszerűen az ökológiai stabilitás jelentése is. Az összes populációméretnek pozitívnak kell lennie egyensúlyi állapotban. Ugyanakkor a fajok száma állandó maradhat úgy is, ha a Ljapunov-egyensúly nem stabilis, de a trajektóriumok nem mennek a végtelenbe és 0 értéket sem vesznek fel. Ha ez mégis megtörténik, akkor az ún. Lagrange-stabilitás alakul ki, amely közelebb áll az ökológiai stabilitáshoz (20.TA3/5. ábra).



20.TA3/5. ábra. Példa az ökológiailag stabilis trajektóriumra. A populációméret egy alsó és felső határ között mozog az időben, azonban ezeket nem lépi át a perturbáció ellenére sem [Svirezhev (2000) nyomán módosítva].

20.TA3.3 Strukturális stabilitás

Egy rendszer strukturálisan stabilis, ha kisebb zavarások ellenére is megtartja „működési jellegét”. Például, ha a determinisztikus Lotka–Volterra ragadozó–zsákmány egyenleteket parametrizáljuk, azaz a numerikus és funkcionális válaszok értékeit változtatjuk úgy, hogy közben a populációméreték stabilis határciklust mutatnak, a magatartási válaszok pedig a Holling bármelyik válaszgörbéjével (16.3) leírhatók, ekkor a rendszer strukturálisan stabil marad. DeAngelis és mtsai (1989) szerint egy rendszer akkor válik strukturálisan instabillá, ha kisméretű fokozatos változások egy fontos paraméterben vagy változóban megszakadást okoznak. Matematikailag ennek a bifurkáció, a valóságban pedig egy ökológiai rendszer két állapota közötti mozgás (hiszterézis) felel meg.

20.TA3.4 A Ljapunov-stabilitás

A \Rightarrow Ljapunov-stabilitás természetes és lényegi része minden dinamikus rendszernek. Az utóbbi a következő differenciál egyenlettel írjuk le (Svirezhev 2000):

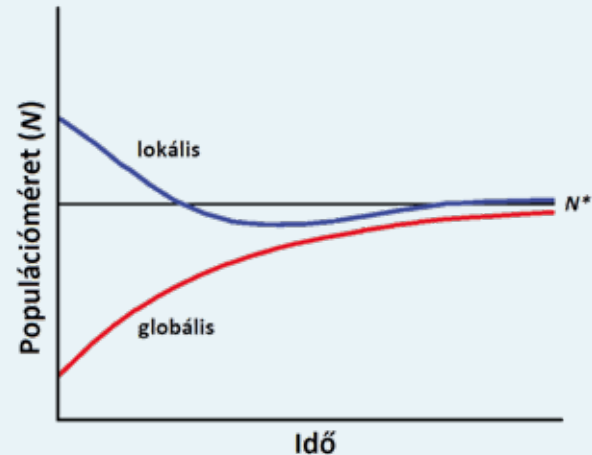
$$\frac{dN_i}{dt} = F_i(N_1, \dots, N_n), i = 1, \dots, n$$

ahol valamennyi N_i nem negatív, emiatt ezek a változók mint populációméreték, vagy mint fajok biomasszája egy közösségben, értelmezhetők. Létezhetnek vektor formában is, ekkor:

$$\frac{dN}{dt} = f(N),$$

azzal a kezdeti feltétellel, hogy $N(t_0) = N_0$. A változók megfelelő megválasztása a problémát az egyensúlyi populációméretre (N^*) redukálja. N^* -ot akkor mondjuk **lokálisan** Ljapunov-stabilisnak, ha bármely kis $\varepsilon > 0$ értékre van olyan $\delta > 0$, hogy az egyenlőtlenség $\|N_0 - N^*\| < \delta$ ezt eredményezi: $\|N(t, N_0) - N^*\| < \varepsilon$ bármely $t \geq t_0$ -ra, ahol $N(t, N_0)$ a kezdeti állapotot, N_0 -t jelzi. Ha továbbá $N(t) \rightarrow N^*$, akkor ez aszimptotikusan Ljapunov-stabil (steady-state equilibrium). Amennyiben ez igaz egy adott Ω felületre az állapottérben, akkor a rendszer **globálisan** aszimptotikusan stabilis. Ez azt jelenti, hogy N minden értékére visszatér N^* -ra. Lineáris rendszerekben a lokális stabilitás egyben globális, nemlineáris rendszerekre ez nem áll, nagyobb perturbálás után nem ugyanarra az egyensúlyi pontra térnek vissza.

A lokális Ljapunov-stabilitást az elméleti mechanikában úgy értelmezik, mint olyan állapottartományt, melyet a trajektóriumok stabilis rendszer esetében nem hagynak el. Bármely megzavart trajektórium a tartományon belül marad, hacsak a zavarás nem volt olyan erősségű, hogy abból kivesse. Aszimptotikus Ljapunov-stabilitás esetében a tartomány átmérője nulla felé közeledik időben. A globális stabilitás esetében a tartomány átmérője egyre nagyobb lesz (20.TA3/6. ábra). Ha a Ljapunov-exponens értéke negatív, akkor a trajektóriumok konvergálnak, ami stabil egyensúlyt és periódusokat jelent. Fordítva, pozitív értéknél a trajektóriumok széttartanak



20.TA3/6. ábra. Ljapunov-stabilis trajektóriumok. A fekete vonal és N^* az egyensúlyi populációméretet jelölik. (További magyarázat a 20.TA3.4 pontban) [Svirezhev (2000) nyomán módosítva].

és kaotikus mozgás kezdődik (Benincá és mtsai 2008). Ökológiai szempontból a Ljapunov-stabilitás az egyensúlyi állapotba való visszatérésre utal. Azt a speciális képességet jelenti, hogy egy rendszer elegendően hosszú ideig képes létezni a perturbációk ellenére.

20.TA3.5 Alternatív stabilis állapotok

Shade és mtsai (2012) 247 irodalmi adat alapján ellenőrizték a mikrobiális közösségek stabilitását talaj, tengeri, édesvízi és a humán bél mikrobiomokban. Általában két csoport mutatkozott: azok, amelyek már kisméretű és azok, amelyek csak nagy perturbációkra érzékenyek. A mikrobiális szervezetek genetikai sajátosságai rendkívül változatos fenotípusokat tesznek lehetővé, melyek a „biztosítási hipotézis” (20.TA4.1) értelmében nyernek jelentőséget. A megváltozott stabilis állapotok az emberi bélmikrobiom esetében különösen fontosak, mert ezek magyarázatul szolgálnak arra a hatalmas variabilitásra, ami megfigyelhető az egyedi bél mikrobiális közösségek összetételében. De ugyanúgy vannak bizonyítékok a humán hüvely mikrobiális közösségeinek alternatív állapotaira is. A vizsgálatok szerint sok talaj mikrobiom nem stabilis (nem rezisztens perturbációkra) és nem képes eredeti állapotába visszatérni. Allison (2004) vizsgálatai is a reziliencia és a „biztosítási hipotézis” kapcsolatát erősítik meg. Allison 15 hónapon keresztül egy tengerparti árapály makroalga közösség hőstresszre adott válaszát vizsgálta a fajgazdagságot változtatva és megállapította, hogy a közösség rezilienciája attól függött, hogy milyen faj volt először jelen a területen és milyen fokozatú perturbációban volt része a közösségnek. (Emlékeztetőül jegyezzük meg, hogy az alternatív közösségek összetételét meghatározzák az először megtelepedő faj sajátosságai.)

Az alternatív stabilis állapotok közötti mozgás (hiszterézis) természetes példája a karib-tengeri korallpadok állapotának változása a hurrikánok és a part menti mangrove állományok

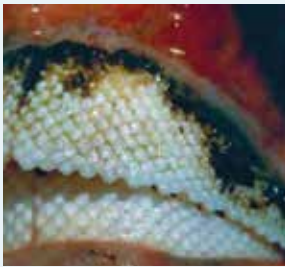


20/7. kép. *Scarus guacamaia* (Scaridae) papagájhal
© Paul Asman és Jill Lenoble

Scarus guacamaia és a kisebb *S. iserti* közreműködésével valósul meg. Az első faj esetében a mangrove nélkülözhetetlen élőhely a fiatal halak fejlődéséhez. A kisebb faj abundanciája pedig jelentősen növekedik, ha a korallpad közelében mangrove állomány található. A mangrove tehát „nevelőthont” és menedéket szolgáltat ezeknek a halaknak, jelentősen növelve denzitásukat. Amint az ismeretes, a papagájhalak a korall felületéről a folytonosan növekedő algaborítást fogyasztják el (jelentős mennyiségű vázanyaggal együtt). Az előbbieket túlnyomóan fenntartó tevékenységével szemben a púpos papagájhal (*Bolbometopon muricatum*) rombolja a korallpadokat, mert az algákon kívül az élő korallpolipokkal is táplálkozik és kb. 5 tonna/egyed szerkezeti (mész) vázat pusztít el évente. (Ez később az ürülékükből a partra sodorva a karibi szigetek vakítóan fehér tengerpartjaiként jelenik meg.) A korallpadok versenyeznek a fényért a mikro- és makroalgákkal, ezért a papagájhalak egyedszáma korrelációban van az egészséges korallpadok stabilis állapotaival. Amint a mangrove állományok (hurrikán vagy más hatások következtében) csökkennek, a papagájhal-populációk is csökkennek és a korallpadok a másik alternatív (az algával benőtt, lényegében elpusztult) állapotba kerülnek. A mangrove így a perturbációkat követően a halabundancia befolyásolásával, a reziliencia esélyét biztosítja.



20/8. kép. *Scarus iserti* (Scaridae) papagájhal
© Fernando Herranz Martin



20/9. kép. A *Bolbometopon muricatum* (Scaridae) papagájhal állkapcsa
© Bellwood és mtsai (2004), doi: 10.1038/nature02691

20.TA3.6 A fajgazdagság és reziliencia viszonya

Steiner és mtsai (2006) a rezilienciát a közösségi biomasszában keresztül mérték vízi mezokozmosz kísérletben, ahol baktériumok, heterotrof protozoák és kerekesszékűek alkották a közösséget. A kísérletekben kétféle rendszert használtak: alacsony és magas produktivitásút. A logaritmizált biomassza adatok változásának meredeksége adta meg a reziliencia értékét. A közösségszintű reziliencia növekedett a fajgazdagsággal az

alacsony produktivitású rendszerben, de ez nem volt erős összefüggés. Sokkal fontosabb faktor volt az, hogy a **reziliencia az egyenletesség csökkenésével is növekedett**, ami néhány gyors növekedéssel válaszoló faj domináns szerepét emelte ki. Ilyen fajokon keresztül kapcsolódik össze a populáció- és közösségszintű reziliencia.

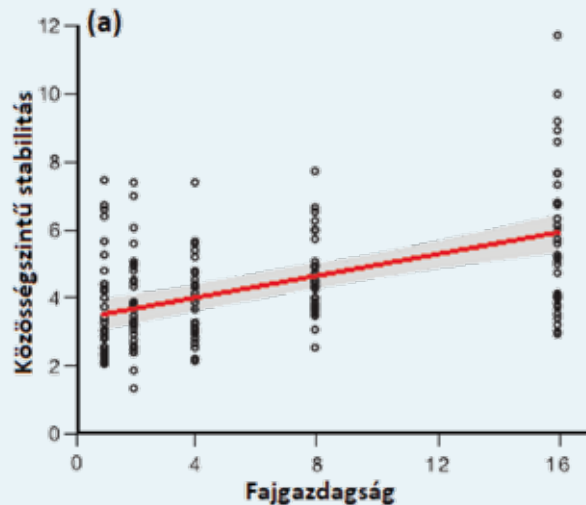
A belső-mongóliai sztyeppén egy nagyszabású, 24 éve folyamatosan végzett kísérletben szintén azt bizonyították, hogy a **fajgazdagság pozitívan befolyásolja a közösségi rezilienciát** (Wu és mtsai 2015).

20.TA3.7 Populációs és közösségi stabilitás

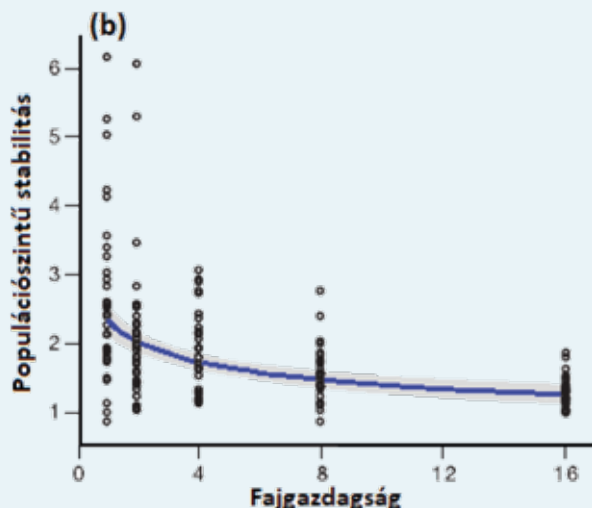
Az előbbieket alapján tehát megkülönböztethetünk populációs és közösségszintű rezilienciát. (A rezilienciát most a stabilitás szinonimájaként használjuk.) Bizonytalan, hogy a kettő korrelációs viszonyban lehet-e. Steiner és mtsai (2006) szerint a populációs rezilienciának nem a fajgazdagsággal, hanem a fajösszetétellel van kapcsolata. Ezért egy-egy jelentősebb funkciójú populáció határozhatja meg (amelyek gyors biomassza növekedést mutatnak a perturbációkat követően stb.). Ez intuitíve is igaznak látszik a funkcionális szerepek lényeges különbségei miatt. Párhuzamot vonva a közösségszintű stabilitással, ebben az esetben sem egyértelmű, hogy a fajgazdagság növekedés milyen mechanizmuson keresztül befolyásolja a közösségszintű stabilitást úgy, hogy közben a populációs szintűre nem hat (20.TA4).

Egy másik fontos aspektusa a populációs *versus* közösségi stabilitás témának az, hogy a **fajgazdagság növekedése általában a közösségi stabilitás emelkedését és a populációs szintű stabilitás csökkenését okozza**. A populáció- és közösségszintű stabilitás megkülönböztetése azért fontos, mert a fajgazdagság növekedése az előbbi esetében a May-modell, az utóbbi pedig Elton felfogását tükrözi. A problémát Tilman (1996) részletesen vizsgálta a minnesotai kísérleti telepen 13 éven keresztül, 207 préri fűfajokkal és lágyszárúakkal beültetett, valamint fajgazdagságukban változtatott 168 parcellán. Regisztrálta a biomasszát és annak évről-évre jelentkező variációját súlyos természetes „zavarások” (száraz évek) során és anélkül. A közösségszintű időbeli stabilitást a parcellánkénti összes növényfaj talajszint feletti biomasszájának összege, a populációs szintű időbeli stabilitást pedig az egyedi fajok biomasszája jelentette. Megállapította, hogy a növekvő fajgazdagság nagyobb stabilitáshoz vezetett a közösség szintjén, ellenben csökkentette azt a populációs szinten. A fajgazdagság emelkedésével a biomassza is növekedik (nem lineáris módon). Ezzel párhuzamosan viszont a populációs szintű biomassza egyre variábilisabbá válik az átlaghoz képest (20.TA3/7. ábra). Tilmanék a populációs stabilitást az időintervallumra vonatkozó teljes biomassza parcellánkénti átlagának (μ) és szórásának (σ) hányadosával, vagyis a variációs koefficiens reciprokával fejezték ki (μ/σ , 20.TA4). Több hasonló vizsgálat hasonló összefüggést erősített meg: Tilman (1999a), Tilman és mtsai (2006) és mások.

Tilman a jelenséget a fajok közötti verseny hatásával magyarázta, amely különféleképp érinti a populációkat. Egyesek



20.TA3/7a. ábra. A fajgazdagság növekedésével emelkedik a **közösségszintű** időbeli stabilitás. A 10 éves kísérlet alatt a parcellánkénti átlagos biomassa növekedett. A pontok az egyes fajkombinációkhoz tartozó parcellákat jelölik. A folytonos vonal a pontokhoz illesztett regressziós egyenes, a szürke sáv a 95%-os konfidencia intervallum [Tilman és mtsai (2006) nyomán módosítva].



20.TA3/7b. ábra. A fajgazdagság növekedésével csökken a **populációsintű** időbeli stabilitás. A 6 éves kísérlet alatt a parcellánkénti egy populációra vonatkozó átlagos biomassa csökkent. A jelölések mint a 20.TA3/7a. ábrán [Tilman és mtsai (2006) nyomán módosítva].

esetében a perturbáció hatását felerősíti és ez más populációk abundanciájára gyakorol hatást. Másfelől, a verseny a közösségi biomasszára is hatással van és azok a populációk, amelyek a perturbációra rezisztensek, stabilizálják a fajgazdag közösséget. A populációs stabilitás akkor mutat pozitív kapcsolatot a fajgazdagság növekedésével, ha egy közösségben nem a fajok közötti verseny, hanem a facilitáció működik. Tilman (1999a) elméleti megállapításai azonban nem zárják ki, hogy mind a populációs, mind pedig a közösségi stabilitás növekedjen a fajgazdagabb közösségekben, mint ahogy azt Downing és mtsai (2014) tapasztalták zooplanktonnal végzett mezokozmosz kísérletekben.

Roscher és mtsai (2011) a populációk stabilitásának kapcsolatát a fajgazdagsággal hosszú időtartamú, 1-60 növényfajt tartalmazó parcellás kísérletben vizsgálták. Azt találták, hogy a kapcsolatot az egyedi fajok biomassa fluktuációja szabályozza, ami kevéssé szinkronizált a fajgazdagabb és jobban a fajszegény együttesekben. Ez az aszinkronia azonban kompenzálja a fent leírtakkal egyező módon csökkenő populációs stabilitást, ami így magasabb közösségszintű időbeli stabilitást okoz.

A közösségszintű hatását elsősorban a trofikus szintek (pl. herbivor rovarok) vizsgálatával ellenőrizhetjük. Ugyanazokon a parcellákon, melyeken Tilman végezte a növényi fajgazdagság–produktivitás vizsgálatait, 10 éven át követték a herbivor rovarok abundanciájának változásait. A növényi diverzitás azzal növelte a közösségi stabilitást, hogy csökkentette a herbivor rovarok abundanciáját (több növényfajon több specialista volt jelen kisebb egyszámban) és csökkentette a teljes herbivor abundancia és fajdiverzitás variabilitását. Ezek kisebb időbeli variabilitást, azaz nagyobb stabilitást eredményeztek (Haddad és mtsai 2011).

20.TA3.8 A faj–egyed diverzitás, mint a stabilitás mérőszáma

Itt lényegében MacArthur (1955) gondolata jelenik meg, aki a nagyobb faj–egyed diverzitású rendszert stabilabbnak tartotta és ezt ténylegesen a Shannon indexszel fejezte ki, vagyis a rendszer akkor stabilis, ha H' maximális, ami maximális egyenletességnél áll fenn. Ritkán használatos.

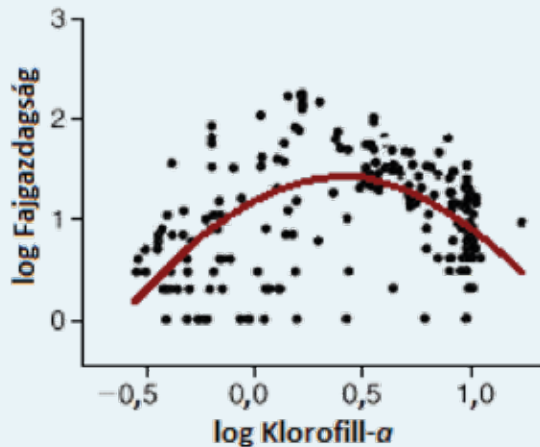
20.TA4 PROBLÉMÁK, MECHANIZMUSOK ÉS MAGYARÁZATOK A PRODUKTIVITÁS ÉS FAJGAZDAGSÁG ÖSSZEFÜGGÉS MEGKÖZELÍTÉSEIBEN

A 20.3.4 pontban tárgyaltuk azt a kérdést, hogy a produktivitás és fajgazdagság vizsgálati iránya felcserélhető-e és megállapítottuk, hogy az összefüggés jelentése módosul, ezért nem felcserélhetőek. Emiatt alább a kétféle viszonyt külön tárgyaljuk.

A tapasztalatok szerint a leggyakoribb összefüggéstípusok: **monoton pozitív** vagy **negatív**, vagy **maximumot**, illetve **minimumot** mutató és természetesen azon típus, amikor nincs összefüggés.

20.TA4.1 A produktivitás és fajgazdagság (P→F) összefüggés típusai

A **legáltalánosabb és legrégebbi az unimodális (maximum) görbe** (pl. 20.TA4/1. ábra), melynek típusát Grime (1973) írta le növényi közösségek vizsgálata alapján. J. Oksanen (1996) azonban kimutatta, hogy ilyen görbe létrehozható Grime vizsgálataiban szereplő biológiai vagy stresszhatás nélkül is, pusztán a tömegesség alapján. Ha parcellákban **egyetlen növényfaj** egyedéinek számát emeljük, akkor alacsony biomassa



20.TA4/1. ábra. A kanadai arktikus zónában mért bentikus makrogerinctelen fajgazdagság és a produktivitás összefüggése. A produktivitásnak itt a klorofill-*a* átlagos mennyisége (mg/m^3) felel meg, amelyet a SeaWiFS műhold naponta mért 1998-2004 között, lokális (20 km-nél kisebb) térbeli léptéken [Witman és mtsai (2008) nyomán módosítva].

értékeknél először lineárisan emelkedik a növényegyedek száma, majd maximumot ér el, és az ennél nagyobb biomassza értékek csökkentik az egyedek számát, a már ismert öngyérítési hatások következtében. Ugyanezt az analízist elvégezte publikált adatokkal is, melyek a fajszám függését vizsgálták a biomassza változásával és ugyanilyen összefüggést kapott. Mindebből arra következtetett, hogy az összefüggés nem tükröz biológiai hátteret, hanem műtermék (artefaktum). Oksanen túlságosan leegyszerűsített összegzése nem tűnik helytállóknak, mert számos más vizsgálatban azt látjuk, hogy a produktivitás és fajgazdagság kapcsolatának variabilitása léptéktől, élőlénycsoporttól, a közösség fejlődésének történeti hátterétől és az adatnyerés módszerétől (kísérleti vagy korrelatív) függhet, melyet az alábbi példák alátámasztanak.

Fukami és Morin (2003) mikrokozmosz vizsgálataiban valamennyi nyilvántartott összefüggés típusát tapasztalta és azt a következtetést vonta le, hogy az egyes függvénytípusok létrejöttében a mikrobiális közösségek szerveződési (azaz történeti) szekvenciája volt döntő. Más szavakkal, számít, hogy milyen sorrendbe jutottak be az egyes fajok a közösségbe.

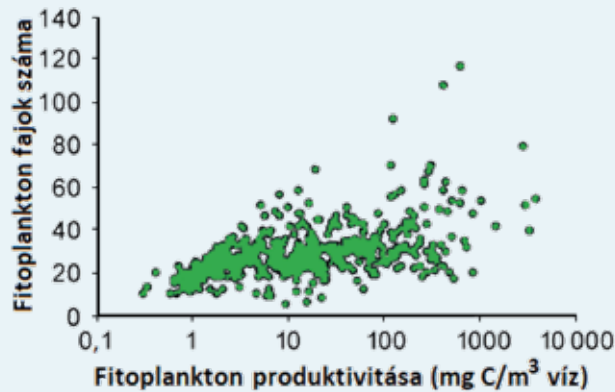
Zobel és Pärtel (2008) szerint globális léptéken különbözhetnek az összefüggések: az unimodális görbe a mérsékelt égövre, a monoton emelkedő a trópusi területekre jellemző. A különbség feltehetően a szembetűnően más evolúciós történetnek tulajdonítható, mert a mérsékelt égövön kevesebb faj található a produktív élőhelyeken, mint a trópusokon, ahol a produktív élőhelyek nagyon fajgazdagok. Itt inkább a verseny és a facilitáció alakítja az összefüggést. Természetes produktionsgradiensek mentén minden görbetípus előfordul növényársulásokban (Rajaniemi 2003), de még közösségek között is variabilis a kép. Az összefüggések kezdeti (növekedési) szakaszát evolúciós folyamatok határozzák meg, melyek a közepes (intermedier) produktió mellett eredményeznek nagyobb fajgazdagságot. Mittelbach és mtsai 2001 irodalmi áttekintése

azt mutatta, hogy a $P \rightarrow F$ összefüggés esetén növényi és állati közösségekben az unimodális görbe a leggyakoribb típus. Mindkét élőlény csoportban jelentős léptékfüggés is kimutatható volt. A kapcsolat alakjának alakulásában a szokásos magyarázat szerint a fajok közötti verseny játszik szerepet, emiatt a függvény alakja a nagyobb produktivitásnál lefelé hajlik.

Rosenzweig és Abramsky (1993) kilenc különböző hipotézist gyűjtött össze az unimodális összefüggés magyarázatára, például környezeti heterogenitás, a dinamikus stabilitás csökkenése, ragadozó–zsákmány arány változása, „zavarás” és mások. Itt is megjelenik a forrásokért folyó verseny, amely alacsony és magas produktivitásnál egyaránt intenzív lehet, egy másik a magas produktivitás által kiváltott, a limitáló faktorok számának emelkedése miatti fajszám csökkenés. A középső szakaszon viszont egyetlen tápanyag sem limitál, ami nagyobb fajgazdagságot enged meg. Hasonló magyarázatot kínál Fraser és mtsai (2015) is: alacsony produktivitásnál kevés növényfaj tolerálja a környezeti stresszorokat, magas produktivitásnál pedig kevés versenyképes faj dominál. A publikációban résztvevő 62 szerző a maximum görbét tartotta érvényesnek. A kutatásokat 19 országban, 30 helyen végezték természetes és mesterséges kaszáló réteken. A növényi produktió $2\text{--}5711 \text{ g}/\text{m}^2$ között változott, mely tartalmazta az avar mennyiségét is (ennek kihagyása nem változtatott a görbe alakján). Tilman és Pacala (1993) 8 biomból (mediterrán kaszáló, észak-amerikai préri, angliai lágyszárúak, dél-afrikai fynbos vegetáció, ausztráliai vegetáció, kaliforniai sivatag-erdő, malajziai esőerdő és Costa Rica-i száraz lombhullató erdő) származó adatok alapján a növényi produktivitás (biomassza, foszfortartalom stb. alapján becsülve) és a növényi fajgazdagság kapcsolata valamennyi biombban unimodális volt. Két biombban, a malajziai esőerdőben és a Costa Rica-i száraz lombhullató erdőben annak ellenére, hogy a talajok forrásokban szegények és a fajgazdagság rendkívül nagy, a kapcsolatot szintén unimodális görbe írja le.

A 20.TA4/1. ábrán látható unimodális összefüggést az arktikus Kanada tengereiben bentikusan élő makrogerinctelen fajgazdagság és a tengeri produktivitás (klorofill-*a* átlagos mennyisége) között mérték (Witman és mtsai 2008). A fajgazdagság közepes produktió mellett volt a legnagyobb és a legmagasabb produktivitás mellett nullához közelített (ami értelmetlennek tűnhet). Felvetődik a kérdés, hogy miért csökken ennyire a diverzitás magas produktió esetén? A rendkívül lecsökkent fajgazdagság azzal függhet össze, hogy a „túlságosan fertilis” környezetet csak kevés faj tolerálja (ez a tapasztalat legelőkön végzett trágyázási kísérletek alapján is), a fajok többsége kipusztul, vagy az élőhely egyszerűen alkalmatlanná válik a fajok számára (pl. egy eutrofizált tó toxikus cianobaktériumokkal csak nagyon kevés faj számára nyújt ideális élőhelyet).

A produktivitás és fajgazdagság összefüggések típusát erősen befolyásolja a mintavételi egységek mérete és a nem adekvát statisztikai analízis (Adler és mtsai 2011, Cusens és mtsai 2012, Gillman és mtsai 2015 és mások). Például az óceáni fitoplankton (20.TA4/2. ábra), vagy a nagyléptékű nettó primer $P \rightarrow F$ viszony (20/19. ábra) nem támogatják az unimodális görbét. A nagyobb



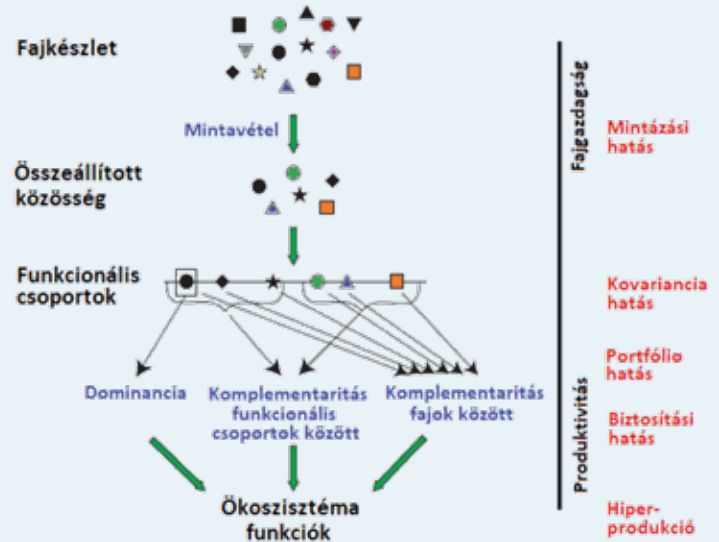
20.TA4/2. ábra. Az óceánokban a fitoplankton produktivitásának növekedésével arányosan nő a fitoplankton fajgazdagság egy ideig. A nagy biomassza értékek mellett már nincs további fajszámnövekedés. A vízszintes tengely logaritmikus beosztású [Cermeño és mtsai (2013) nyomán módosítva].

produktivitásoknál megnő a fajgazdagságban mutatkozó variancia („szétnyílik” a görbe), ennek ellenére statisztikailag szignifikáns a kapcsolat.

20.TA4.2 A fajgazdagság és produktivás (F→P) kapcsolatának kísérletes vizsgálata

A produktivás fajgazdagságra gyakorolt hatása kapcsán felmerült, hogy fordított hatás esetén mekkora fajgazdagság növekedés szükséges a nagyobb produktivás eléréséhez? A redundancia elmélet (20/11c. ábra) értelmében kevesebb, mint amennyi faj jelen van, de vajon igaz-e ez? Mindenfajta környezetben, minden léptéken és bármilyen primer producens összetételben hasonló eredményeket kapunk-e? Miként mutatkozik meg az összefüggés sokfajú rendszerekben? A közösségben található fajok együttes hatása vagy egyedi fajok additív hatása lehet befolyásoló tényező? A fajgazdagság meghatározta produktivás esetében azonban nem minden vizsgálatban jelentkezett pozitív viszony a diverzitás és a produktivás, vagy stabilitás (általában ökoszisztéma funkciók) között.

Az F→P kísérletek általános logikáját és menetét a 20.TA4/3. ábra mutatja. A mikro- és mezokozmosz kísérleteket elsősorban méretük és izoláltságuk miatt kritizálták, vagyis nem bizonyos, hogy hasonló eredmények születtek volna, ha a természetben végzik ezeket, de kifogásolták a növények eltérő méretét és a táplálkozási hálózatok egyszerűségét is. Mások, főként Tilman, szabadföldi munkáival kapcsolatban pedig azért merültek fel kétségek, mert (1) nem alkalmaztak megfelelő kontrollokat, (2) a fajgazdagság hatása önmagában nem különíthető el attól, hogy néhány (kevés) faj kiemelkedő hozzájárulást tesz a produktivás emelkedéséhez, és (3) a fajszám emelkedésével az átlagos produktivás azért is emelkedhet, mert statisztikailag várhatóan lesz a fajok között olyan, amely nagyobb produktivású, ezért emeli az átlagot. Ismét mások több vizsgálattal szemben azt a kritikát fogalmazták meg, hogy az unimodális jelleg megállapításánál túlságosan megengedő szempontokat alkalmaztak.



20.TA4/3. ábra. A fajgazdagság és a produktivás kapcsolatát tesztelő kísérletek során létrehozott mesterséges közösségekben előforduló kölcsönhatások és jelenségek, melyek az ökoszisztéma funkciókhoz vezetnek. A piros színű feliratok a kísérletek befolyásoló megállapításokat jelentik. Részletek a 20.TA4-ben [Loreau és mtsai (2001) nyomán módosítva].

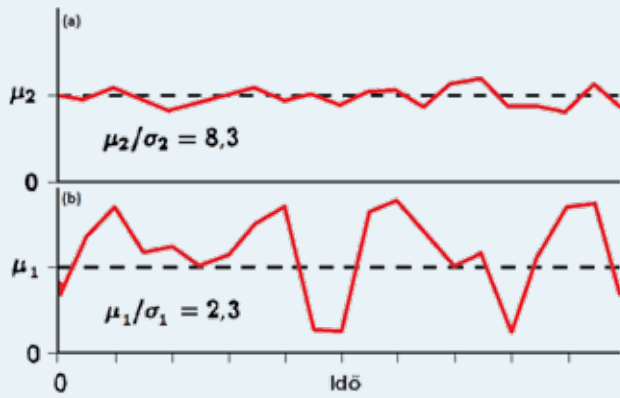
Vitákra adott alkalmat a léptékfüggőség, valamint a stabilitás mérésére alkalmas statisztikai eljárás is.

A bírálatok egy része igaznak bizonyult és további kísérletek során több fontos részlet sikerült tisztázni. Az egyik az volt, hogy a természetes körülmények között végzett kísérletek erősen eltérnek stabilitás értelmezésükben a modellek esetében megfogalmazottaktól. Míg a modellek (pl. May modellje) determinisztikusak, addig a szabadföldi kísérletek sztochasztikusak, ezért a stabilitás a sztochasztikus populációméretnek vagy biomasszájának az átlagos populációmérethez vagy biomasszához való viszonyához kötődik.

A stabilitás mérésére általában a **variációs koefficiens reciprokát** (átlag/szórás) használják, mert ez **léptékfüggetlen** dimenzió nélküli mennyiség (Tilman és Lehman 2002). Nagy előnye a May-féle modellel szemben, ahol sajátértékekre volt szükség a stabilitás megállapításához, hogy ez könnyen számítható a természetben megfigyelt populációméretekből. A stabilitás (St) statisztikai komponensei a populációméretnek varianciái, amelyek a szórásból származnak. A teljes közösségi biomassza (vagy abundancia) szórása variancia és kovariancia komponenseket egyaránt tartalmaz. Ez azt jelenti, hogy az egész közösség stabilitása sokkal komplexebb, mint az egyedi populációké. Az időbeli stabilitás St_T képlete:

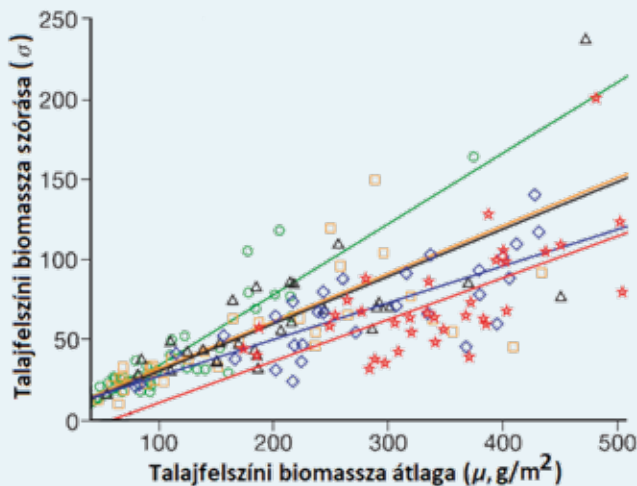
$$St_T = \frac{\mu_T}{\sigma_T} = \frac{\sum \text{biomassza}}{\sqrt{\sum \text{variancia} + \sum \text{kovariancia}}},$$

ahol μ_T (mű) az átlagos közösségi biomassza (vagy abundancia) és σ_T (szigma) a közösségi biomassza (vagy abundancia) szórása a mért T időtartam alatt. Az összegzett variancia az összes



20.TA4/4. ábra. A biomassza időbeli variabilitásának kapcsolata a stabilitással. A szaggatott vonalak a hosszútávú átlagot, a folytonos vonalak a biomassza időbeli fluktuációját mutatják. Az (a) alábrán kis fluktuációk láthatók, ezért az időbeli stabilitás nagy ($St = 8,3$). A (b) esetben fordított a helyzet ($St = 2,3$). A μ_1 és μ_2 az átlagos biomasszát jelöli, σ_1 és σ_2 pedig a szórását [Lehman (2001) nyomán módosítva].

faj időbeli variációjára, a szummált kovariancia az összes fajpár biomasszájának (vagy abundanciájának) időbeli kovarianciájára. Más szavakkal, a nevezőben szummált $N \times N$ dimenziós kovariancia mátrix négyzetgyöke van, ahol N a fajszám. A mátrix átlója a fajabundanciák variációját, az átlón kívüli elemek pedig valamennyi lehetséges rendezett fajpár kovarianciáját adják meg. A képlet alapján a stabilitás növekedni fog, ha a teljes közösségi biomassza növekedik, vagy a szummált variancia csökken, vagy a szummált kovariancia csökken,



20.TA4/5. ábra. A biomassza időbeli stabilitása egy minnesotai (USA) prérin végzett hosszú távú kísérlet öt éves mintázási periódusában. A kísérlet során egy (zöld jel és vonal), kettő (okkersárga jel és vonal), négy (fekete jel és vonal), nyolc (kék jel és vonal) és 16 (piros jel és vonal) fajszámú parcellák földfelszíni biomasszájának időbeli átlagát (μ) és szórását (σ) mérték. Azt találták, hogy minél több faj volt jelen, annál alacsonyabb szórások jelentek meg, vagyis az időbeli stabilitás növekedett. Az egyes mérési értékekhez lineáris regresszióval egyeneseket illesztettek [Tilman és mtsai (2006) nyomán módosítva].

illetve a fentiek valamilyen kombinációja fordul elő. Az időbeli variáció ($St_T = \mu/\sigma$) nem-egyensúlyi, dimenzió nélküli és léptéktől független mérőszám. Az **időbeli variabilitás** elvét illusztrálja a 20.TA4/4. ábra. Növekvő fajszámú parcellákkal végzett kísérletben az **időbeli stabilitás** emelkedett (20.TA4/5. ábra).

Az $F \rightarrow P$ szerinti, tehát a növényi fajgazdagság emelkedése eredményeként kapott nagyobb produktivitás többféle hatásból származhat (Tilman 1999a,b és mások):

- A fajgazdagság növekedésének a következménye lehet
 - a **hiperprodukciónak** (overyielding). Ekkor bizonyos **fajkombinációk** hatékonyabban használják a forrásokat és nagyobb produktív eredményeznek, mint bármelyik faj monokultúrában.
 - Az előbbivel ellentétes eredményt ad az ún. **mintázó (válogató) hatás**. Ez azt jelenti, hogy a fajgazdagsággal növekedik annak valószínűsége, hogy véletlenszerűen olyan fajok lesznek jelen egy fajgazdag közösségben, amelyek monokultúrában produktívabbak és jobb a versenyképességük, amiktől a parcella átlagos produktivitása nagyobb lesz. Emiatt egy nagyobb diverzitású parcella produktívabb lesz, mint a legproduktívabb faj monokultúrában.
- Több szerző (pl. Yachi és Loreau 1999, McCann 2000, Díaz és Cabido 2001 és mások) az ún. **biztosítási (insurance) hatást** tartja a legfontosabbnak, mely szerint, amint emelkedik a fajok száma egy közösségben, egyre nő annak valószínűsége, hogy a környezeti hatásokra sokféle módon válaszoló közösség keletkezik, egyben kevésbé érzékennyé válik a közösség az egyedi populációk fluktuációira. Ebben az esetben a niche komplementaritás, azaz a „kiegészítő szerepek” jutnak érvényre, például két igényeiben egymáshoz közel álló faj ugyanazt a forrást hatékonyabban használja együtt, vagy egyes fajok kiesése ellenére mások képesek biztosítani az ökoszisztéma funkciókat, tehát redundanciát jelent. Minél közelebb van két faj a komplementaritásban, annál nagyobb a redundancia. Viszont, ha egy közösségben növekedik a variancia a fajok válaszában, kisebb fajgazdagság szükséges a rendszer puffertolására és kisebb a redundancia (Wu és mtsai 2015). A komplementaritásra jó példák a növényi közösségekben jelenlévő pillangós- virágú fajok, amelyek nitrogént kötnek meg, tehát nem versenyeznek másokkal ezért a fontos forrásért, ugyanakkor minden fajuk kis eltérésekkel ezt a komplementer funkciót tölti be. Egyidejűleg növelik a produktivitást és a komplementaritást. A komplementaritást (amely nem különíthető el a facilitációtól) viszont el kellene választani a mintázó hatástól, ami nehéz.

A jelenség háttere a **kovariancia hatás**, mely Tilman és mások szerint a populációk eltérő dinamikája között keletkezik időben (aszinkronia), például a fajok közötti versengés következtében, és negatív értékűnek kell lennie, hogy biztosítsa az abundanciák stabilizálódását. Ha a és b faj között negatív kovariancia áll fenn

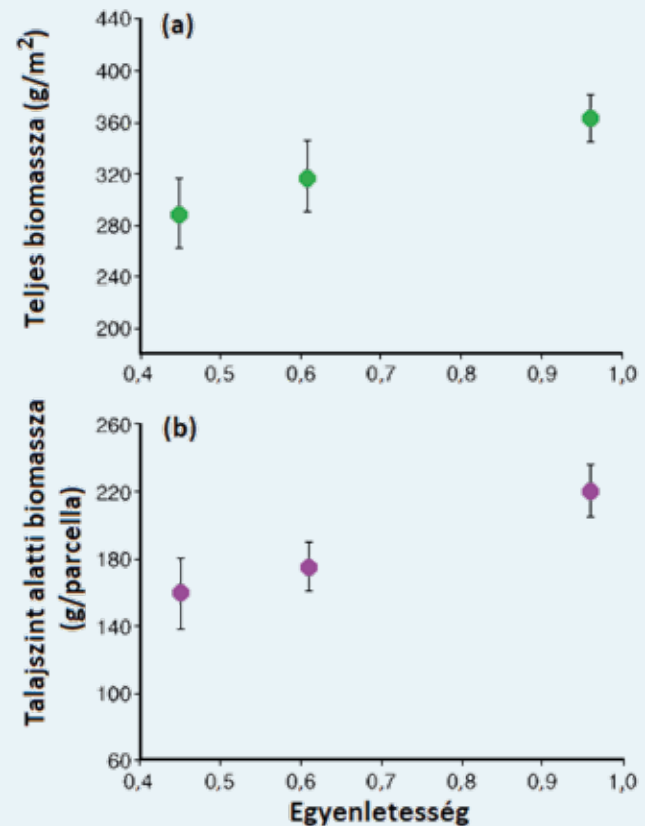
[$\text{cov}(a,b) < 0$], akkor a két faj együttes abundanciájának a varianciája (a szórás négyzete, s^2) kisebb lesz, mint az egyedi abundanciák összege, vagyis $s_a^2 + s_b^2$, és így csökken a teljes (közösségi) biomassa varianciája:

$$s_{(a+b)}^2 \leq s_a^2 + s_b^2 + 2 \text{cov}(a, b).$$

Leginkább a reziliencia van összhangban az elmélettel.

- (c) Statisztikai és ökológiai folyamatok egyaránt hatással vannak a nevező összegzett variációjára. Ez a fajgazdagság növekedése eredményeként csökken, amit **portfólió hatásnak** nevezünk, és ami a **statisztikai átlagolás** (Doak és mtsai 1998) egy formája. Azaz a stabilitás mindig növekedik a fajgazdagsággal az abundanciában megjelenő random fluktuációk statisztikai átlagoló hatása miatt, mert a véletlenszerűen változó hatások átlaga vagy összege kevésbé variál a közösségben, mint egyetlen populáció esetében (20. TA4/5. ábra). A gazdaságból vett magyarázattal: ha valaki a pénzét több vállalkozásba fekteti, ezek változásainak varianciája (és így a kockázat) kisebb lesz, mintha az egész összeget egyetlen vállalkozásba fektetné. Ez utóbbi időbeli varianciája nagyobb lesz. Itt bizonyos kockázat szétosztó stratégiáról van szó. Tilman és mtsai (1998) szerint azonban a természetes rendszerek nem sztochasztikusak, ezért a statisztikai hatás ökológiai eredetű. Thibaut és Connolly (2013) vizsgálatai alapján a portfólió hatás fontos meghatározói a populációs dinamika aszinkronitása, az abundancia egyenletessége és a fajgazdagság hatása az egész közösség populációinak abundanciájára. Logikus, hogy az aszinkronia a populációs fluktuációkat csökkenti, mert ezek eltérő időpontokban következnek be (nem adódnak össze) és az is, hogy a portfólió hatás erősödik, ha az **egyenletesség** növekedik a közösségben.

Az (a) és (c) hatások egyaránt nagyobb forrásfelhasználást, vagy forrás visszatartást eredményeznek (csökkenő kimosódás, szorosabb N-ciklus stb.), emelve a produktívot, és bár elég sok vizsgálat bizonyítja realitását, a pontos háttérmechanizmus ma sem ismert. A nagyobb fajgazdagság miatt alacsonyabb forráselérhetőség áll elő, ami a közösség invázióval szembeni ellenállását is fokozza, mert a térkihasználás is hatékonyabb. Ezt a gondolatot Stachowicz és mtsai (1999) kísérletileg is alátámasztották az alapzathoz tapadt (szesszilis) tengeri gerinctelenekkel végzett kísérletekben (lásd ezt részletesebben a 22.7.2-ben és a 22/26. ábrát). Vegyük észre a kapcsolatot a közösségszerveződés kérdésével és azon belül is a biológiai kölcsönhatásokra koncentráló felfogással! Thibaut és mtsai (2012) kimutatták, hogy a korall ökoszisztémákban, ahol az algamentes „korall állapotot” a herbivoria biztosítja, például az ausztráliai Nagykorallzóna területén, a herbivor halfajok abundanciájának csökkent fluktuációjában és az időbeli stabilitásban a portfólió-hatás működik, amit a fajgazdagság tart fenn.



20.TA4/6. ábra. Az egyenletesség növeli a produktívot. (a) A teljes biomassa (földfelszíni + gyökér növényi anyag, funkcionális csoportokra átlagolva) és (b) külön a gyökérzet biomasszája is növekszik az egyenletesség hatására. A pontok átlagok, a függőleges vonalak \pm SE értékek. Ebben a vizsgálatban a faji hovatartozásnak nem volt szerepe a biomassa alakításában [Wilsey és Potvin (2000) nyomán módosítva].

Ha a „diverzitás–stabilitás” vizsgálatban nem egyszerűen a fajgazdagságot tekintjük, hanem ténylegesen **faj–egyed diverzitást** veszünk figyelembe, akkor az a lehetőség is fennáll, hogy az **egyenletesség** hatását külön is vizsgálhatjuk. Egy kísérletben Wilsey és Potvin (2000) a produktivitás változását az egyenletesség növelése mellett vizsgálták. Egy kaszálórétben, ahol a leggyakoribb fajok a réti perje (*Poa pratensis*), gyermekláncfű (*Taraxacum officinale*) és a virginiai szeder (*Fragaria virginiana*) voltak, azonos fajszám mellett három egyenletesség-szintet (1,5:1:1, 5:1:1 és 12:1:1) használtak úgy, hogy közben a parcellákban az előbbi fajok dominanciáját random változtatták. Az utóbbi azt a célt szolgálta, hogy megállapíthassák, vajon faji sajátosságok is beleszólnak-e az eredményekbe. Az előbbi egyenletességi beállítások a reciprok Simpson diverzitási index szerint 0,96, 0,61 és 0,45 egyenletességi értékeknek feleltek meg, miközben a domináns (leggyakoribb) faj dominancia százaléka a parcellán belül 43, 71 és 86% volt. A teljes és a földalatti biomassa lineáris összefüggésben volt az egyenletesség növekedésével (20.TA4/6. ábra). Ezek a tulajdonságok tehát nem függtek a faji jellegzetességektől. Vagyis az egyedek fajok közötti megoszlásának önmagában is van hatása. Viszont

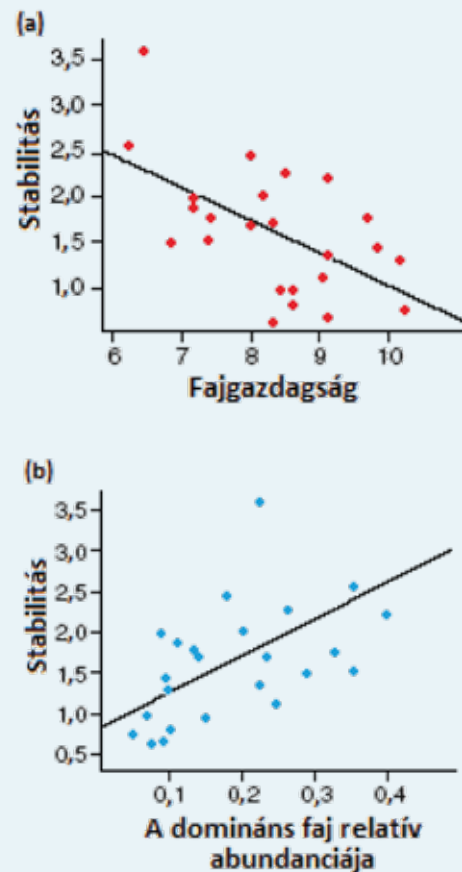
a föld feletti biomassa és az egyenletesség közötti kapcsolat (ez nincs ábrázolva) változott és függött a parcellákon jelenlévő domináns növényfajtól, ekkor a faji jelleg is fontos volt.

Az egyenletesség és a rezisztencia összefügg: az alacsonyabb egyenletesség (azaz néhány faj dominanciája) érzékenyebb teszi a közösséget a perturbációkra.

Az általános kép szerint a fajgazdagság növeli a produktiót (stabilitást). Azonban az ún. **tömegarány hipotézis** (Grime 1998) alapján a domináns faj is képes ilyet biztosítani. Grime háromféle fajt különböztet meg egy közösségben. Ezek eltérően járulnak hozzá a stabilitáshoz: a **dominánsak** rövid távon, a **szubdominánsak** és **ritka** fajok pedig hosszú távon befolyásolják azzal, hogy hatással vannak a domináns faj nettó egyedszám növekedésére. Az azonnali, rövid távú hatás a primer produktcióba irányuló input mértékét jelenti, aminek nagy része éppen a domináns fajoktól származik. Mint alternatív hipotézis, felvetődik tehát, hogy a domináns faj hozzájárul-e a stabilitáshoz? Egy ún. kizárásos kísérletben Sasaki és Lauenroth (2011) ezt a kérdést vizsgálta egy rövidfüves prérin Colorado-ban. A domináns C4-fűfajt, a moszkítófüvet (*Bouteloua gracilis*) (21/29. kép), eltávolították parcellákról azzal a feltételezéssel, hogy kizárása fajgazdagság-emelkedést okoz (a dominancia megszűnése következtében), ami megnövekedett időbeli stabilitáshoz kell, vezessen. Eredményként azt kapták, hogy a fajgazdagság és a produktió között negatív, a produktió és a domináns faj abundanciája között viszont pozitív korreláció jelentkezett (20.TA4/7. ábra), vagyis a „stabilitást” az utóbbi szabályozta. **Lehetséges, hogy a „diverzitás–stabilitás” összefüggés mögött valójában a domináns faj dinamikájának kiemelkedő szerepe húzódik meg.** A közvetlenebb okok, ahogy Huston (1997) nevezi: ún. „rejtett kezelések”, például a limitált források (P, N, víz) elérhetősége, vagy egyes kísérletekben alkalmazott N-trágyázás és mások lehetnek és ezek feltárása jóval nehezebb.

A legtöbb közösség messze több növényfajt tartalmaz, mint amennyi a maximális produktóhoz szükséges (Baskin 1994). Ugyanez a szerző Tilmant idézi, aki az $F \rightarrow St$ kísérletekkel összefüggésben megjegyezte, hogy a legnagyobb növekedés a stabilitásban az első 10 faj jelenlétével keletkezett és a továbbiak hozzáadása nem sokat növelt rajta. Ez a redundancia hipotézist erősíti, és emiatt azt gondolhatjuk, hogy a diverzitás mégsem annyira fontos és a fajvesztés nem szükségszerűen jár együtt a produktivitás csökkenésével. Ez feltehetően csak látszat, mert például az ember által okozott fajextinkciók nem random jellegűek, és valószínű, hogy a közösségi működést jelentősen befolyásoló fajokat érintik.

Az eddigi vizsgálatok, melyek a fajgazdagság hatását kísérelték meg kimutatni egy adott ökoszisztéma funkcióra (pl. produktivitásra), a valóságban egyszerre több tulajdonságot érinthettek. Ha az érintett ökoszisztéma funkciók egymással negatív kapcsolatban vannak, akkor a fajgazdagság hatása lehet pozitív, negatív és indifferens is az adott ökoszisztéma funkció tekintetében (Zavaleta és mtsai 2010). Például ilyen keletkezhet a produktivitás és a stressz tolerálása között, mert lehetetlen

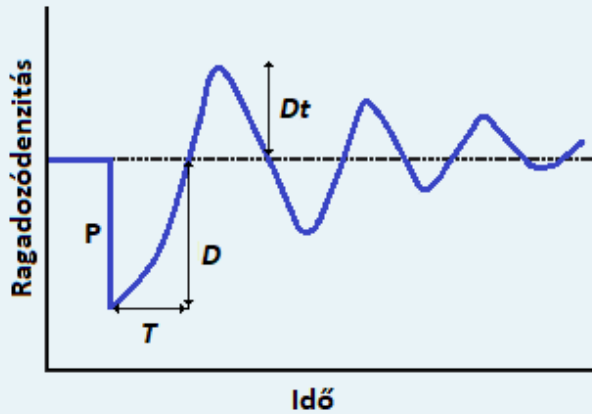


20.TA4/7. ábra. A fajgazdagság negatívan (a), a domináns faj egyedszáma pedig pozitívan (b) befolyásolja az időbeli stabilitást. A példa alapján általánosítva azt mondhatjuk, hogy a domináns fajok befolyásolják lényegesen a stabilitást. Az időbeli stabilitást az $St = \mu/\sigma$ (átlag/szórás) aránnyal mérték [Sasaki és Lauenroth (2011) nyomán módosítva].

mindkettőt egyszerre maximalizálni. Csak „kompromisszumos megoldások” lehetségesek. Ebből az is következhet, hogy egy „minimális fajgazdagságra” szükség van bizonyos funkciók betöltéséhez.

20.TA5 ALTERNATÍV STABILITÁS–KOMPLEXITÁS MODELLEK

A modellezési aktivitást a May-modell paradoxon jellegű következtetése motiválta, mely szerint a komplexitás növekedése instabilitáshoz vezet. A természetes rendszerek nem ezt mutatják, ezért érthető módon sokan a modellt általában és a részleteit specifikusan bírálták és arra törekedtek, hogy a természetes rendszerekkel összhangban álló modelleket készítsenek. Például az egyik (Dodds és Henebry 1996) a May által alkalmazott hurokanalízist kifogásolta, ami nem teszi lehetővé versenyhelyzetű, vagy kölcsönösségi viszonyban lévő populációk figyelembe vételét. Ezt küszöböli ki az, ha **denzitásfüggést** is beveszik a modellbe és ennek eredményeként a stabilitás növekedik a fajszámmal.



20.TA5/2. ábra. Egy ragadozópopuláció visszatérése az egyensúlyi állapothoz. A „zavarást” (perturbáció, P) követően a *denzitás* (D) csökken és T idő alatt jut vissza egy egyensúlyi denzitáshoz, sőt túl is kompenzálhat (Dt). A visszajutás sebessége (D/T) és a túlszaladás hányadosa (Dt per egyensúlyi állapot) jellemzi a nem-egyensúlyi rendszert, amelyben az egész McCann-féle modell érvényesül. A helyreállításban a lassú energia útvonalak segítenek, míg a gyorsak a kezdeti visszatéréshez szükségesek [Rooney és mtsai (2006) nyomán módosítva].

20.TA6 LÉPTÉK ÉS STABILITÁS

A stabilitás fizikai mérettől és az élőhely heterogenitásától való függését jól mutatta Huffaker (1958) kísérlete (20.2.1.2 és 9.TA7). Egyetlen narancson kialakuló ragadozó–zsákmány kölcsönhatás csak nagyon rövid ideig állt fenn, ezzel szemben egy olyan heterogén környezet, amely a több tápnövényen (narancson) kívül bűvőhelyeket és diszperziót elősegítő tárgyakat tartalmazott, jelentősen megnövelte a kölcsönhatás időtartamát. Azaz a térbeli komplexitás megnövelte a rendszer perzisztenciáját. Hasonló eredményt érte el Utida (1957) is, amennyiben az adzuki bab (*Phaseolus angularis*) magjában élő kínai sziszikfaj (*Callosobruchus chinensis*) számára rendszeresen újabb tápanyag adagot biztosított, amelyben a fejlődő lárvákat csak késleltetett módon volt képes szabályozni a parazitoid. A keletkezett populációs ciklusok a May-modell szerinti Ljapunov-féle lokális stabilitás határain belül mozogtak. Mindezekből Hastings (1988) azt a következtetést vonta le, hogy folt lépték mellett nincs, nagyobb térbeli lépték esetében azonban van stabilitás. Kareiva (1986) kísérletesen bizonyította ezt. A kanadai aranyvessző (*Solidago canadensis*) állományában 1 m²-es foltokat és 20 m²-es sávokat alakított ki egymás mellett, amelyekben a ragadozó hétpettyes katicabogár (*Coccinella septempunctata*) és zsákmánya, az *Uroleucon nigrotuberculatus* levéltetű állományai voltak találhatóak. A foltokon rendszeres levéltetű túlszaporodás, majd összeomlás, a növényesávokban pedig stabilis ragadozó–zsákmány populációdinamika zajlott. A magyarázat abban áll, hogy a foltokon gyorsabb a levéltetű (22/17. kép) felszaporodása, mint a katicabogár aggregációs válasza. Ugyanez a sávokban kellően szinkronizálva van. Mindezek ellenére nagyon nehéz megállapítani, hogy mekkora legyen egy folt mérete, amikor már stabilissá válik rajta egy

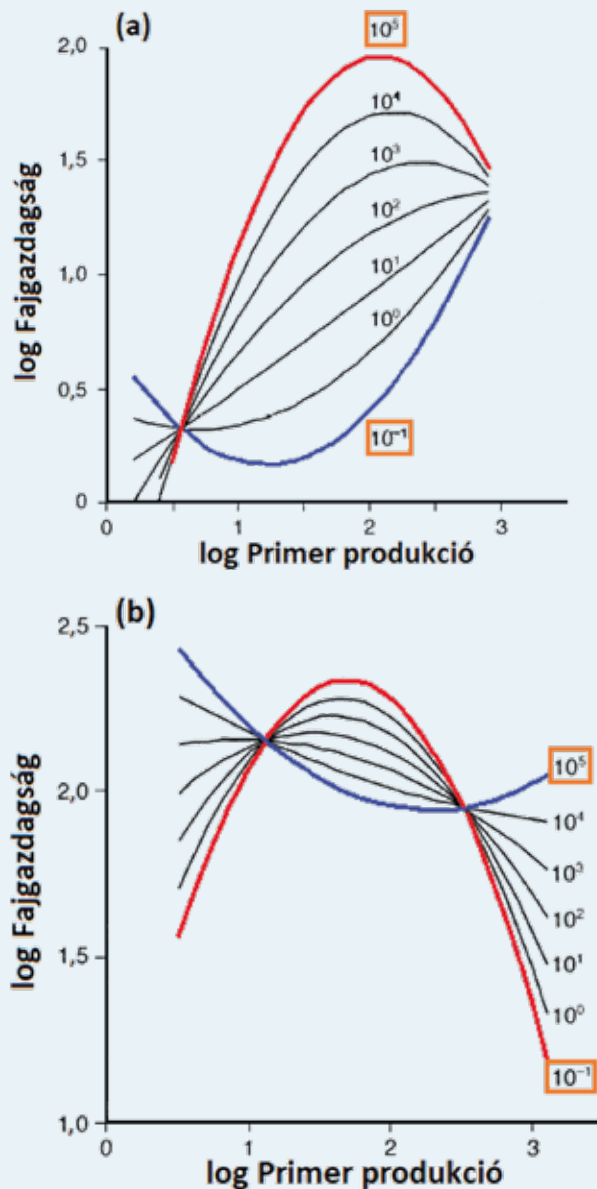
kapcsolatrendszer. Viszont figyelembe kell vennünk azt, hogy ezekben a példákban egyszerű, két faj közötti, Lotka–Volterra (LV) egyenletekkel leírható folyamatokról van szó. Az is fontos, hogy az egyszerű LV-modell rendszerekben nem keletkezik **stabil határciklus** (szemben May általános modelljével). A táplálkozási lánc modellek LV dinamika alapján globális stabilitást mutatnak, azonban ha nem lineáris feltételeket vezetnek be (mint ahogy azt a McCann-féle modell is teszi), ezek már 3-tagú lánc esetén is hajlamosak lesznek a kaotikus dinamikára.

A „folt-probléma” és Kareiva kísérlete arra hívja fel a figyelmet, hogy az események és a stabilitás nem független a léptéktől. Ezt a gondolatmenetet viszik tovább Peterson és mtsai (1998), amikor kifejtették, hogy egész ökoszisztémák nem lépték-invariánsok abban a tekintetben, hogy a mintázatok, a résztvevő fajok és a tőlük független események (tűzciklusok, sok forrás megújulása stb.) teljesen eltérő idő- és térléptékeken keletkeznek és működnek. Azok a fajok, amelyek ugyanazon lépték mellett kerülnek kapcsolatba, szorosabb kölcsönhatást mutatnak, mint amelyek eltérő léptékeken. Emiatt érdemes megkülönböztetni a **léptékeken átnyúló** (cross scale) **szerveződést, amely kis és nagy léptékeken egyaránt érvényesül** (pl. egy rovargradáció vagy tűzesemény). Egy nyilvánvaló megjelenése a léptékeken átnyúló hatásoknak a testméret. A nagy testtömegű fajok általi hatások végig haladnak a kis testtömegűekig (pl. elefántok hatása a vegetációra a szukcesszió gátlásával). Ez a rezilienciát is érinthet azáltal, hogy egy gyorsabb populációméret változást mutató faj **kompenzatórikus** hatással lehet más fajok abundanciáját csökkentő zavarásra. Egy ilyen léptékeken átnyúló reziliencia modellt mutatnak be Wardwell és mtsai (2008).

20.TA6.1 A fajgazdagságtól (F) függő produktivitás (P) mintázata különböző léptékeken

Külön kérdésként merül fel és sok publikáció foglalkozik az $F \rightarrow P$ kapcsolat léptékekkel összefüggő stabilitásával és azzal, hogy mennyiben befolyásolja ez az közösség stabilitását? Itt is jelentkezik a **kompenzatórikus hatás, amit mind növényi, mind pedig állati közösségekben tapasztalnak**; az egyik populáció méretének csökkenésére a másik abundancia növekedéssel válaszol, mert a magas fajgazdagság csökkenti a variabilitást az ökoszisztéma léptékű biomasszában.

Worm és Duffy (2003) szerint az **időbeli stabilitást** befolyásolja a produktivitás és fajgazdagság viszonya és viszont, valamint a regionális léptékről kapott hatások. Szerintük, a kísérleti és tapasztalati eredmények alapján, a lokális fajgazdagság gyakran unimodális módon kapcsolódik a produktivitáshoz, míg a regionális lineáris összefüggés formájában. A fajgazdagság és stabilitás kapcsolata léptékfüggő: fajgazdagabb közösségek stabilabbak közösségszinten, de gyakran fluktuálnak populációszinten. Ennek hátterében a fajok egymás iránti facilitációs vagy gátló hatása, egyedi denzitásfüggő vonások stb. állnak, melyek ellentétes hatásai kiegyenlítik



20.TA6/1. ábra. (a) A halak és (b) fitoplankton fajgazdagságának változása a primer produkció függvényében. A görbéknel látható számok a tavak méretét jelentik hektárban. A legkisebb méretű tó fajgazdagsága U-alakú, a legnagyobbé viszont maximumot mutat a halfajok, és éppen fordított mintázatot a fitoplankton + makrogerinctelen fajok esetében A P→F felfogás értelmében az vízszintes tengelyen a produkciót (g C/m²/év), a függőleges tengelyen a fajgazdagságot ábrázolták [Dodson és mtsai (2000) nyomán módosítva].

egymást és nem jelentkezik a közösség szintjén (Martorell és Freckleton 2014). A produktivitás és stabilitás kapcsolata sem egyértelmű: produktívabb, egyben rendszerint fajgazdagabb közösségek csökkent rezilienciát és rezisztenciát mutathatnak.

A 20.3.4-ban tárgyalt ellentmondás megoldása az F→P közötti visszacsatolás, azaz a kölcsönös egymás befolyásolása. Ez úgy jelenik meg, hogy a két összetevő **eltérő térbeli lépték** mellett „működik”: a források elérhetősége a fajgazdagságot élőhelyek között, a fajgazdagság pedig a produktivitást élőhelyeken belül határozza meg (Loreau és mtsai 2001, Gross és Cardinale 2007). Az F és P kapcsolata nem okozati jellegű.

20.TA6.2 A produktivitástól (P) függő fajgazdagság (F) mintázata különböző léptéken

A fajgazdagságot mint függő változót vizsgálva egyesek mind **lokális, mind regionális léptéken (10⁶ km²) unimodális összefüggést** kaptak. Ugyanakkor **globális léptéken pozitív monoton összefüggés** mutatkozott.

Dodson és mtsai (2000) 33 tóban mérték halak fajgazdagságát a produkció (g C/m²/év) függvényében. A különböző méretű tavakban más volt a görbék alakja: a legkisebb tó (0,1 ha) minimumgörbét, a legnagyobb tó (100 000 ha) maximumgörbét mutatott (20.TA6/1a. ábra). A vizsgálatok felhívták a figyelmet a taxonfüggésre is. Az ugyanott mért fitoplankton (és makrogerinctelen) fajgazdagság éppen ellentétes mintázatot mutatott, mint a halak alapján kapott: a legkisebb tóban maximum, a legnagyobb tóban minimum-alapú fajgazdagság eloszlást mértek (20.TA6/1b. ábra). A halfaj gazdagság a 10 ha-os, a fitoplankton fajgazdagság pedig a 10 ezer ha-os tó méreténél váltott át a másik görbetípusba. A két csoport fajgazdagsági mintázata azért különbözik lényegesen, mert más-más produkciós szintnél éri el a maximális fajgazdagságot. A fitoplankton nagyon alacsony szinten (1g C/m²/év), a halfaj gazdagság viszont csak magasabb, 100-300 gC/m²/év mennyiségnél. A maximum görbe egyben valószínűsíti a fajok közötti versenyt magasabb produkciós szinteknél.

Egy tengeri vizsgálat (Witman és mtsai 2008), amelyet bentikus makrogerinctelenekkel végeztek Kanada arktikus területein, kisebb, mint 20 km, kb. 200 km és nagyobb, mint 1000 km térbeli léptékeken, azt mutatta, hogy a léptékfüggőség megszűnik a legnagyobb térbeli léptéken. Az összefüggés kb. 200 km léptéken válik lineárisrá.

A fenti és további eredményekből az látható, hogy a lépték-kapcsolat igen változatos képet mutat.

Ökológiai közösségek szerveződése

21.1 Bevezetés	561
21.1.1 Definíciók	562
21.1.2 Proximális faktorok a közösségszerveződésben	563
21.2 Tapasztalati tények a közösségek szerveződése kapcsán	564
21.3 Szerveződési elméletek	566
21.3.1 Niche-differenciálódási elmélet	567
21.3.1.1 Az interspecifikus verseny a viták keresztútjében	567
21.3.1.2 A testméret és testtömeg szerepe a szerveződésben („hutchinsoni arányok”)	567
21.3.1.3 Példák a verseny szerepére a közösségek szerveződésében	568
21.3.1.4 Nem versenyalapú kölcsönhatások szerepe a szerveződésben	570
21.3.2 Neutrális elmélet	570
21.4 A szerveződés elemei	572
21.4.1 Guildek és funkcionális csoportok	573
21.4.1.1 A guildek tulajdonságai	574
21.4.1.2 A guildek kimutatása	574
21.4.1.3 A guildek szerveződése	574
21.5 Alternatív közösségi állapotok	577
Támogató anyagok	
21.TA1 Szerveződési szabályok, tér-idő léptékek és szerveződési szintek	580
21.TA1.1 A sakktabla eloszlás „utólete”	580
21.TA1.2 Filogenetikai közösségszerveződés	581
21.TA1.3 Tulajdonságalapú közösségszerveződés	582
21.TA1.4 A szerveződési szabályok függése a térléptéktől	582
21.TA1.5 Azonos szerveződési szabályok működnek-e az egyes szerveződési szinteken?	583
21.TA2 A null-modell analízis	583
21.TA3 A niche-alapú és neutrális modellek egyesítésére irányuló törekvések	585
21.TA4 Herbivor közösségek szerveződése	586
21.TA5 Guildek: értelmezési problémák és kimutatási eljárások	587
21.TA5.1 Értelmezési problémák	587
21.TA5.2 Guildekben résztvevő fajok számának állandósága	588
21.TA5.3 Guildek meghatározására szolgáló módszerek	588
21.TA6 Szerveződés és guildek növényi közösségekben	589
21.TA6.1 A másodlagos szukcesszióhoz hasonló állapotot megelőző folyamatok	589
21.TA6.2 Növényi guildek	590
21.TA7 A neutrális elmélet speciális vonásai	591
21.TA8 Kiegészítések az alternatív közösségi állapotokhoz	592
21.TA8.1 Alternatív közösségi állapotok modelljei	592
21.TA8.2 Alternatív közösségi állapotok sajátosságai	593
21.TA8.3 Mikroszervezetekkel végzett kísérletek	594
21.TA9 Korrelatív vizsgálatok és a guildek szerveződése	594

21.1 BEVEZETÉS

A korábbi közösségökológiai fejezetekben a közösségek számtalan vonását megismertük és vázlatos képet kaptunk a szerkezetükről, valamint fontos stabilitási kérdésekről. Többek között egy sor olyan strukturális szabályosságról volt szó, melyeket nem várnánk, ha a közösségek teljesen véletlenszerűen szerveződnének, például a táplálkozási hálózatok esetében ilyenek voltak a lánchossz, a konnuktancia stb. Ellenben adósak maradtunk annak tárgyalásával, hogy mely fajok és milyen körülmények és feltételek között válnak egy közösség tagjává, amelyek a mintázatokat létrehozzák? A Bevezetés III-ban a közösségi mintázatok egyikeként a „korlátozott tagsági lehetőséget” jelöltük meg, ami azt jelentette, hogy egy adott közösségnek nem lehet tagja bármelyik faj. Túlmenően azon, hogy



21/1. kép. Zöldike
(*Chloris chloris*, Fringillidae)
Fotó: Török János

pusztán életfeltételi tényezők akadályai lehetnek ennek, más nehézségek is felmerülnek. Például a globális léptékben elterjedt fajok, mint amilyen az ubikvista zöldike (*Chloris chloris*) sokféle közösségben jelen van, mások, azonban, például a Hyliidae családba tartozó bromélia békák (*Bromeliohylla* spp.) csak az epifiton *Bromelia*-fajok vízzel töltött levérozettájában képesek szaporodni. Természetesen minden faj (populáció, egyed) valamilyen közösség tagja, mert direkt vagy indirekt kapcsolatok szükségesek ahhoz, hogy a létezéséhez szükséges energiához jusson.

Ellenben az, hogy egy faj milyen környezeti paraméterek és kölcsönhatások mellett képes egy közösségben megmaradni, vagy annak egy aleggébe bejutni, már csak bizonyos szűrőfeltételek megvalósulása alapján lehetséges.

A közösségszerveződéssel kapcsolatos kérdések alapvetően **determinisztikus** (nem random, niche-alapú) és **sztochasztikus** (neutrális) **jelenségeket érintenek**, amelyeket alább részletesen kibontunk és tárgyalunk. Ezek – csak egy bevezető jellegű magyarázat szintjén maradván – azt jelentik, hogy a közösségek az első esetben az **interspecifikus verseny** és más populációs kölcsönhatások útján, valamint a szervezet toleranciájának figyelembevételével, a második esetben pedig ún. **ökológiai sodródás** (drift), továbbá a szelekció, random diszperzió és más fajképződési (speciációs) folyamatokban jönnek létre (21.3.2). Azonban a közösségek szerveződése kapcsolatos az élőhely heterogenitásával, metaközösségekkel, a perturbációkkal, a szigetbiogeográfiával, a kölcsönhatások erősségével, és a fajgazdagság–stabilitás összefüggéseivel is. A korábbi fejezetekből kiderült, hogy a közösségek rendkívül



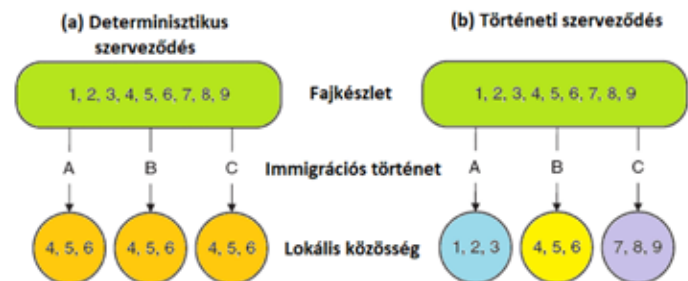
21/2. kép. Bromélia békák
(*Bromeliohylla* spp., Hyliidae)
© Cambridge University
Press 2004 címlap
illusztrációja

komplex képződmények, ellenben azt mégsem állíthatjuk, hogy egy közösségen belül minden faj minden más fajjal kapcsolatban van. Észrevehető egyes fajcsoportok elkülönülése, például táplálkozási hurkok, kompartmentek vagy hasonló funkciók alapján, vagy akár filogenetikai rokonságuk szerint. Emiatt felvethető az is, hogy vannak-e építőegységek a közösségekben?

A közösség szerveződésével összefüggő legfontosabb kérdések az alábbiak:

- Vannak-e szerveződési szabályok a közösségek kialakulásánál?
- Milyen külső (biotikus és abiotikus) és belső **szűrők** (a faj adaptációs képessége, szaporodási rátája, táplálkozási specializáltsága stb.) „működnek”, melyek lehetővé teszik, vagy megakadályozzák, hogy fajok egy adott közösségbe lépjenek?
- Hogyan keletkeznek fajszegény és fajgazdag közösségek?
- Valamennyi közösségben azonos szervező erők működnek-e?
- Milyen faji tulajdonságok jelentik a kényszerfeltételeket, melyek egy fajt egy közösségbe juttatnak, vagy attól távol tartanak?
- Vajon léptékfüggő folyamat-e a szerveződés?
- Miért jön létre eltérő összetételű közösség ugyanazon a helyen, ugyanolyan ökológiai környezeti feltételek mellett?

A fenti kérdések a tapasztalt mintázatokról fakadnak, és általuk a mintázatokat generáló folyamatokat próbáljuk megérteni. Ebben elsősorban tapasztalati tények (megfigyelések) és modellek segíthetnek, mert kísérletezni közösségekkel nehéz, sok esetben lehetetlen, méreteik és bonyolultságuk következtében. További nehézséget jelent a **történeti tényező**. A történetiség egyfelől azt jelenti, hogy a közösségeknek **evolúciós történetük** van, melyet rekonstruálni nem, vagy csak töredékesen tudunk. Például nem állapítható meg bizonyossággal, hogy egy közösségben a jelenleg észlelt forrásfelosztás fajok közötti verseny, vagy véletlen következménye-e. Hosszú



21/1. ábra. (a) A determinisztikus (nem random, niche-alapú) és (b) történeti szerveződés sematikus megjelenítése. Kezdetben mindkettő ugyanazzal a fajkészlettel rendelkezik. A determinisztikus szerveződés valamilyen környezeti szűrő hatása alatt mindig ugyanazokat a fajokat válogatja be a közösségbe, mert csak ezek toleranciája felel meg az adott élőhelynek. Az (a) esetben az immigrációs történet lényegtelen, csak az fontos, hogy mely fajok maradnak meg a közösségben. A (b) történeti szerveződésben, az előbbivel szemben, a fajok érkezési sorrendje számít. A közösségi mintázatok ekkor megfelelnek a szukcesszió fázisainak [Fukami (2010) nyomán módosítva].

ideje fennálló (perzisztens) közösségek esetében éppen nem antagonista, hanem kooperatív, facilitációs viszonyok kialakulására, koevolúciós folyamatokra van lehetőség. Másfelől, a fajok közösségbe lépését egyfajta **érkezési sorrend** jellemzi (21/1. ábra), amely nemcsak evolúciós, hanem rövidebb időléptéken is értelmezhető. A sorrendiség talán legjobban a szukcesszió folyamatában érhető tetten, de fontos szerepe van az alternatív stabilis állapotok kialakulásában is (21.5). A szukcesszió egy olyan szerveződési folyamat, amelyben a kolonizációs sorrend meghatározó jelentőségű.

A fajok közösségbe lépése, **mikrokozmosz** kísérletekkel részben modellezhető és a kapott eredményekből következtetni lehet a természetben zajló folyamatokra. Az ilyen kísérletekben rendszerint csillós egysejtűek szerepelnek, melyek tenyészetét baktériumokkal, esetleg algákkal tartják fenn (21.TA8.3). A természetben az érkezési sorrend, majd az utána következő folyamatok egyaránt tartalmaznak determinisztikus és sztochasztikus elemeket.

Nem mindegy az sem, hogy csak a fajok **együtt-előfordulását** (egyidejű jelenlétüket) vesszük figyelembe, vagy kíváncsiak vagyunk a köztük lévő populációs kapcsolatokra (pl. táplálkozásra) is. Bizonyos feladatok érdekében más terminológiát is használhatunk: például „**együttest**” (assembly), amely abban az értelemben mesterséges kategória, hogy az együttes méretét és összetételét tekintve, a lokális flóra- és fauna-elemek önkényes körülhatárolását jelenti. Ekkor a szerveződési folyamatok érdektelenek számunkra, mert csak az fontos, hogy milyen fajok jelenek. **A valóságban nincsenek együttesek**, mert a szerveződési erők működnek, és fenntartják a közösséget. Ez még akkor is érvényes, ha például egy fókpopuláció a tengerpart egy adott szakaszán csak pihen, napozik, mert alapos megfigyeléssel kimutatható, hogy egy sor más (ragadozó, parazita, detritivor és kommenzalista) szervezet is jelen lesz a környezetükben, ami maga is egy szerveződési folyamat és akkor veszi kezdetét, amikor a fókpopuláció a tengerpartra jut. Megállapíthatjuk tehát, hogy **valamennyi populációegyüttes a természetben közösség**.

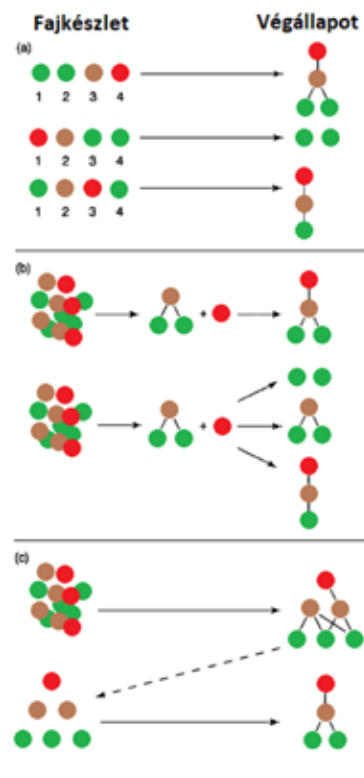
A **szerveződési (társulási) szabályok** (assembly rules) látszólag az állatökológia területén születtek, mert elsőként itt kísérelték megmagyarázni a közösség összetételét és abundanciális viszonyokat meghatározó kényszerfeltételeket az 1970-es években. Ez az állatfajok többségének mozgékony-sága alapján érthető is, szemben a növényekkel, ahol még az is nehezíti a társulási szabályok megállapítását, hogy valamennyi faj „ugyanazt” a tápanyagot fogyasztja. MacArthur és Wilson (1967) szigetbiogeográfiai elmélete (23. fejezet) is szerveződésről szól, hiszen a szigetek benépesülésének feltételeit, az ott kialakuló közösségek szerveződési szabályaival foglalkozik. De még ennél is korábban, a XX. század elején, a növényökológusok nagy dilemmája, a holisztikus (clements) és egyedi (gleasoni) közösség szemlélet is ezt veti fel. Ma ezek a dilemmák újraélednek és megfeleltethetők a determinisztikus és sztochasztikus közösségszerveződési elméleteknek (lásd alább). Észrevehető a kapcsolat az

egyensúlyi (determinisztikus) és nem-egyensúlyi (sztochasztikus) folyamatokkal is. Tudjuk, hogy a nem-egyensúlyi jelleg alapvető vonása a közösségeknek és egyben megkérdőjelezi a niche-felosztással összefüggő folyamatok általánosságát, vagyis a determinisztikus megközelítést, ami éppen az 1970-es évekre volt jellemző. Az irodalom tanulmányozása során az tapasztalható, hogy az interspecifikus verseny jelentőségéről szóló érvek időről-időre felerősödnek, ugyanakkor a „determinisztikus” és „sztochasztikus” elnevezések lassan kikopnak a használatból azon törekvés következményeként, hogy a szélsőséges álláspontok közeledjenek egymáshoz (lásd alább). Helyettük egyre inkább a „niche-alapú” és „neutrális” kifejezések terjednek el.

21.1.1 Definíciók

A szerveződési szabályok **a fajösszetételben és az együttélésben tükröződő kényszerek**, függetlenül a tényleges mechanizmusoktól (melyek a múltbeli és jelenlegi kapcsolatokat is jelentik). A kényszerek sorozataként fajmintázatok keletkeznek. Mintázatok pedig akkor jelennek meg, ha a közösségben résztvevő fajok a regionális fajforrás nem random módon kialakult alkalmazai (Pimm 1991). A leggyakrabban alkalmazott megközelítések a következők:

1. Vannak kutatók, akik **konkrét eseményekkel azonosítják** a szabályokat, mint például Diamond sakktábla eloszlása, a hutchinsoni arányok, guild-arányok, Fox-féle szerveződés és egymásba ágyazottság (ezekre később visszatérünk).
2. Mások számára a szerveződési szabályok olyan **szűrőfeltételek, melyek úgy hatnak a regionális fajkészletre, hogy meghatározzák a lokális közösség szerkezetét és összetételét**. Ezek egy része élőhelyválasztással összefüggő, vagyis **abiotikus** faktorokkal (hőmérséklet, vízellátottság, fény mennyiség, N-elérhetőség, tűz stb.), más részük **biotikus**, vagyis niche-differenciálódással (testméret vagy testrészek mérete, testalak, taxonómiai/filogenetikai rokonság, specializáltság, verseny és más kölcsönhatásokkal) kapcsolatos. **Az abiotikus és biotikus szűrők együtt az ökológiai környezeti** (a továbbiakban csak környezeti) **szűrőket alkotják**. Például biotikus szűrőhatás a ragadozás, amely főként fiatal egyedeket távolít el egy zsákmány populációból. Ennek analógja a növénytársulásokban a kisemlősök poszt-diszperziós magpredációja, amely a növényi propagulumok számának csökkentésével befolyásolja egy közösség fajösszetételét.
3. Ismét mások szerint **a szerveződési szabályok maguk a kölcsönhatások**: olyan korlátozások a fajokkal szemben, melyek más fajok jelenlétére vagy abundanciájára épülnek. Például Gotelli és Ellison (2002) szerint a szerveződési szabályok fajok együttéléseknek és morfológiájának olyan mintázatát hozzák létre, melyeket az interspecifikus verseny határoz meg.



21/2. ábra. Példák egyszerű közösségszerveződési mintázatokra. Minden esetben a zöld pontok a primer producenseket, a barnák a herbivorokat és a piros színűek a ragadozókat jelentik. (a) A közösségbe jutás sorrendjének hatása. A „fajválogatás” alapvetően véletlen folyamat, viszont determinisztikus a képződő közösség. Az első esetben először a producensek, majd a herbivorok, végül a ragadozók jelennek meg és képeznek egy komplex rendszert. A másodikban csak a producensek maradnak meg, mert a korábban megjelenő ragadozó és herbivor nem képes megtelepedni. A harmadik esetben a már kialakult stabil rendszerbe nem képes egy inváziós faj belépni. (b) Első esetben determinisztikus trajektoriak mentén alakul ki a közösség és mindig egy meghatározott szerkezet jelentkezik. A másodikban a végső állapot nem megjósolható, különböző alternatív szerkezetek jelentkeznek véletlen hatások következtében. (c) Az első esetben a bal oldalon látható fajkészletből létrejön egy közösség. Amennyiben ezt perturbáció éri, pusztán a közösség tagjaiból (ezek a szaggatott vonallal összekötött második sorban láthatók) már nem szervezhető újra ugyanez a közösség, hanem annál fajszegevényebb keletkezik [Samuels és Drake (1997) nyomán módosítva].

A közösségek szerveződésének egyszerű változatait szemlélteti a 21/2. ábra.

A **szűrőfeltételek hierarchikus viszonyban vannak**, például az élőhelyi abiotikus feltételeknek előbb kell megfelelni, mint az esetleges verseny viszonyoknak. A biotikus és abiotikus szűrők **determinisztikusak**. Sztochasztikuság viszont abban jelentkezik, hogy a környezeti szűrők – random válogatással – meghatározhatják a fajok érkezési sorrendjét, vagyis mintegy fajválogatást végeznek. Ennek során a korábban érkező fajok befolyásolhatják a későbbiek megtelepedését, fejlődését, például niche-foglalással (niche pre-emption) kimerítik a források egy részét, aminek következtében dominánssá válhatnak. A prioritás jelentős tényező az alternatív közösségi állapotok létrejöttében is és ún. mikro- vagy mezokozmosz kísérletekkel vizsgálható, amelyek során attól függően, hogy melyik faj kerül elsőként egy együttesbe, más-más szerkezetű és összetételű közösségek alakulnak ki (21.5). A szűrőfeltételek működése a 21/3. ábra szerint képzelhető el. Természetesen a különböző szűrőhatások folyamatosan működnek egy közösségben. A fejlett, nagy fajlétszámú, komplex közösségek esetében főként az új fajok inváziójánál jelentkezhet a szűrés.

A környezeti szűrők jelentősége meglehetősen megosztotta a tudományos

abiotikusokat triviális, kevésbé lényeges tényezőkné. Egy másik csoport (pl. Weiher és Keddy, 1995) pedig fordítva gondolja. A szűrőfeltételek „válogatása” a fajok között természetesen csak látszólagos, mert valójában az élőlények toleranciájáról van szó. A niche-elmélettel összhangban a biotikus szűrők a tulajdonságok elkülönülését okozzák, elsősorban a verseny következtében, az abiotikusak pedig „csoportosulást” (aggregációt) (Weiher és mtsai 2011). Az **abiotikus környezeti szűrők a fajok konvergenciájához vezetnek**, mellyel a guildeknél foglalkozunk (21.4.1). Az élőhelyi szűrők dominanciáját hangsúlyozó csoportba főként növényökológusok tartoznak, ami azért furcsa, mert a szukcesszió folyamatában és az azonos források használatában elsősorban biotikus kölcsönhatásokat tételzhetünk fel. Mindkét fajta szűrés fontos és az egyensúlyuk határozza meg a szűrőfeltételekkel működő (niche-alapú) közösségszerveződést, ellentétben az ún. **neutrális** elmélettel, amelynél ezek a szűrők nem lényegesek. Alább mindkettőről részletesebben lesz szó.

A közösségszerveződés speciális eseteit tárgyaljuk a 22. fejezetben. Az ún. hiányfolt (rés, lék, gap) képződés, majd ezek benépesülése ugyanerről szól, de részletesebben foglalkozunk az ökológiai következményekkel. Az ott említett niche-differenciálódási modell a **niche-alapú** (determinisztikus), az ún. „alapító” modell pedig a **neutrális** (sztochasztikus) elmélet megfelelője.

21.1.2 Proximális faktorok a közösségszerveződésben

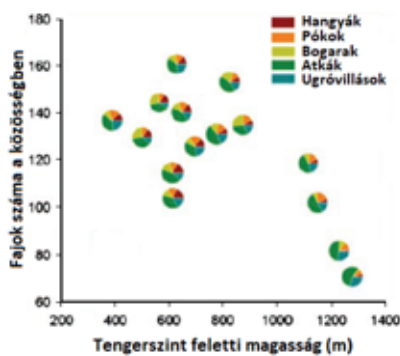
A proximális faktorok közvetlen okok, amelyek eredményeként megjelenhetnek a közösségi mintázatok, de evolúciós háttérű (ultimális) magyarázatot nem adnak a jelenségre. Például az arbuszkuláris mikorrhiza jelentős szerepet játszik a növényi közösségek létrejöttében, mert fokozza a gazdanövény versenyképességét, vagyis proximális oka a szerveződésnek, de nem magyarázza meg, hogy miért az adott fajok építik fel a közösséget. Az egyik legkézenfekvőbb proximális tényező a növényi biomassa, amely az egész trofikus rendszer működésére hatással van. De a fitomassa mennyisége kapcsán a növények számára szükséges tápanyagok meglétére/hiányára is gondolnunk kell. Ezek triviális feltételek a szerveződésben. Speciális faktorokra fókuszálnak, azonban változatlanul a jelenség-szinten maradnak



21/3. ábra. Az abiotikus és biotikus szűrők működése egy közösség kialakulásában. A fajok a fajkészletből a szűrők pozitív és negatív hatása alapján kerülhetnek a közösségbe.

közösséget. Egyesek, például Gotelli és Graves (1996), Wilson (1999) a biotikus viszonyokat tartják elsődlegesnek, és az

az alábbiak is: a talajban, vagy a talajfelszínen élő szervezetek, például ugróvillások (Collembola) gombákat (fonalakat) fogyasztanak, amelyek megakadályozzák a magvak csírázását, és ezzel elősegítik a szerveződést, azonban a növény földfeletti részeinek állapota is visszahat a talajban élő közösségek összetételére. A szimbionta endofita gomba (*Neotyphodium*) által termelt ergot-alkaloida jelenléte vagy hiánya lényegesen befolyásolja egy növényi közösségben kialakuló herbivor közösségek szerkezetét és a növényfogyasztás mértékét. A sáskafajok fakultatív együttesekként jelennek meg és élőhelyszinten 10-17 fajból állnak. A belső-mongóliai (Kína) rágcsáló kismélsők közösségeinek szerkezetét intra- és interspecifikus kapcsolatok, a klimatikus és vegetációs faktorok együttesen határozzák meg. A ragadozók közvetlen hatása egyedek eltávolítása egy populációból, amivel a közösség szerkezete is megváltozik, azonban a kölcsönhatásokat (verseny, mutualizmus stb.) is befolyásolják. A ragadozók növelhetik a fajok együttélési lehetőségeit (22. fejezet). Ebben gyakoriságfüggő ragadozás, zsákmányváltás, kaszkád stb. játszik szerepet. Hasonló hatást fejthetnek ki az állati kórokozók is. Amikor a testméret (pl. a szárazföldi emlősökénél) a proximális szervező erő a közösségek létrejöttében, filogenetikai, allometrikus és ökológiai kényszerek egyaránt hatnak. A madagaszkári *Miniopterus* genusba tartozó denevérfajokat a szélsőségesen speciális élőhely szervezi közösségekbe. A tengeri halak ektoparazita-közösségeit egymásba ágyazottság jellemzi és prevalenciájuk korrelál is ezzel, ami arra utalhat, hogy a kolonizáció eltérő valószínűségű a halfajok között. A szitakötőegyüttesek esetében a fajérkezési sorrend tűnik lényegesnek a szerveződésben. Sok madárfaj territorialitása szintén kihat közösségekre. A herbivor rovarok táplálkozása nyomán a növényekben keletkező védekezési válaszként keletkező MNA-k bekerülnek a légtérbe, és nemcsak a környezetben



21/4. ábra. Az elhalt szerves anyag lebontásában tevékenykedő izeltlábú szervezetek közösségeinek összetétele változik a tengerszint feletti magasság függvényében, ami valójában klimatikus faktorok (elsősorban a hőmérséklet) változásának felel meg. A színes korongokban az egyes lebontó csoportok százalékos részesedése látható. Az atkák és ugróvillások aránya a magassággal növekedett, a hangyáké, pókoké és bogaraké csökkent [Lessard és mtsai (2011) nyomán módosítva].

található más növények fiziológiai állapotát változtatják meg, hanem a herbivorokat támadó parazitoidokat is vonzzák, és közösségük szerkezetét meghatározzák. A magterjesztő szervezetek (pl. madarak és főemlősök) között jelentős különbség van a terjesztés hatékonyságában, ezért a kialakuló növényi közösségek összetételében és diszperziós limitáltságában is. A detritusz lebontásában tevékenykedő izeltlábú szervezetek (atkák, bogarak, ugróvillások stb.) fajdiverzitását és a közösség összetételét

nagyobb léptékű klimatikus faktorok (pl. tengerszint feletti magasság) változása befolyásolták, viszont a táplálék valamint a mikroklíma jellege nem volt hatással (21/4. ábra, Lessard és mtsai 2011). A környezeti gradiensek (talaj összetétele, tápanyag ellátottsága, egy vízfolyás szakaszainak mélysége és a vízáramlás sebessége, tengerszint feletti magasság stb.) természetes szűrők és befolyásolják a szerveződést, akár fajok beválogatása, akár táplálkozási vagy szaporodási lehetőségek megjelenítése által.

21.2 TAPASZTALATI TÉNYEK A KÖZÖSSÉGEK SZERVEZŐDÉSE KAPCSÁN

Mielőtt elméleteket tárgyalnánk, ismerkedjünk meg azokkal a tapasztalati (megfigyelési, korrelatív) eredményekkel, amelyekből a szerveződési probléma megfogalmazódott. Az eredmények és a nyomukban kibontakozott polémia elsősorban Diamond (1975), majd később Brown (1987) munkásságához kapcsolódnak.



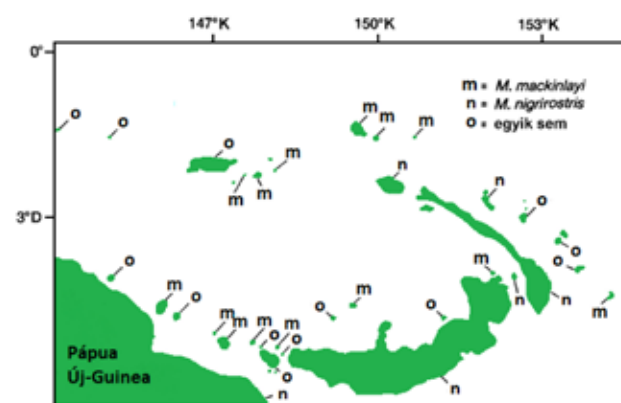
21/4. kép. Mackinlay-kakukkgalamb (*Macropygia mackinlayi*, Columbidae) © David Cook Wildlife Photography



21/3. kép. Gesztenyebarna kakukkgalamb (*Macropygia nigrirostris*, Columbidae) © Nik Borrow

Diamond a Pápua Új-Guinea keleti partjainál szétterülő

Bismarck-szigetvilág madárfajainak szigetenkénti megoszlását vizsgálta. Észrevette, hogy a gesztenyebarna (*Macropygia nigrirostris*) és a Mackinlay-kakukkgalamb (*M. mackinlayi*) közül a legtöbb szigeten csak az egyik, vagy csak a másik, néhány szigeten pedig egyik sem található meg (21/5. ábra). A jelenséget Hutchinson és MacArthur



21/5. ábra. Két kakukkgalambfaj (*Macropygia mackinlayi* és *M. nigrirostris*) eloszlása a Bismarck-szigetvilágban. Az egyik, illetve a másik faj jelenlétét az m vagy n betű, mindkettő hiányát a o jelöli. A két faj együtt egyetlen szigeten sem fordul elő [Diamond (1975) nyomán módosítva].

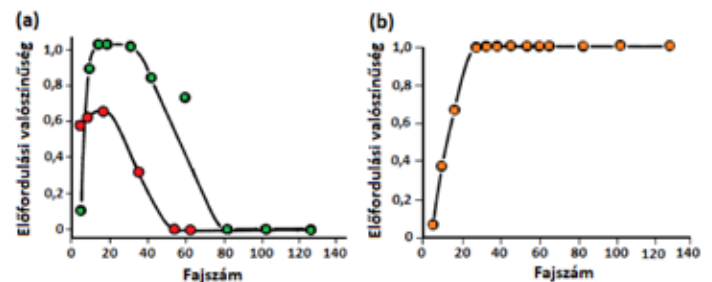
niche-elméletéből kiindulva a niche-elkülönülésnek tulajdonította. (Megjegyezzük, hogy a tér [itt szigetek] nem niche-dimenzió, így ebben az esetben élőhely-elkülönülésről beszélhetünk, ami nem zárja ki, hogy a szigeteken elérhető források [niche-dimenziók] befolyásolhatják a fajok megtelepedését.) Diamond más madárfajok esetében is hasonló eloszlást talált, ezért ennek értelmében azt fogalmazta meg, hogy a madárfajok térbeli elkülönülése **interspecifikus versenynek** következménye. Szerinte az egyes szigetek forrásai csak az egyik, vagy csak a másik faj jelenlétét engedték meg, a verseny következményeként az egyik kiszorult a szigetről. A mintázatot elnevezte **negatíván csatolt (vagy másként: sakktabla) eloszlásnak** és a közösségekre nézve azt a feltevést tette, hogy létezniük kell olyan ún. „megengedett” és „tiltott” fajkombinációknak, melyek előfordulhatnak, illetve melyek nem fordulhatnak elő együtt. Természetesen hasonló vizsgálatokat másutt és más fajokkal is végzett. Hozzá kell tennünk, hogy bár a szerveződési szabályokat Diamond-nak tulajdonítják, a botanikusok a szukcesszió vizsgálata és tárgyalása során már a XX. század elején megfogalmaztak hasonlókat, melyek egyértelműen versenyviszonyokat tükröztek. A Diamond-féle közösségszerveződési szabályok, egyszerűsített formában, a következők voltak:

- ha az összes lehetséges fajkombinációt figyelembe vesszük, be kell látni, hogy a természetben ezekből csak egy korlátozott kör létezhet;
- a megengedhető kombinációk ellenállnak a fajinvázióknak, mely tiltott kombinációvá változtatná ezeket;
- az a kombináció, mely stabilis egy nagy vagy fajgazdag szigeten, esetleg instabil egy kisméretű vagy fajszegény szigeten;
- a kisméretű szigeten a kialakult fajkombináció ellenállhat egy olyan invázióknak, ami sikeres lenne egy nagy vagy fajgazdag szigeten;
- ha egyes fajpárok instabil kombinációt képeznek, részei lehetnek egy nagyobb, stabilabb kombinációnak;
- és viszont, kombinációk, melyek stabil alkombinációkból jöttek létre, instabilak lehetnek.

Sakktabla eloszlást talált Graves és Gotelli (1993) is amazonasi madárközösségeknél. A Peruban (Cocha Cashu régióban) végzett vizsgálat 97 ha-os területen zajlott, ahol legalább 245 madárfaj volt jelen. Kb. 70 faj rendszeresen képzett kevertfajú, aljnövényzetben élő guildeket (21.4.1). A kutatók 22 ilyen guild tagjait jelölték meg, melyek egyenként 4-32 fajt és 8-53 egyedet tartalmaztak. Ezek mozgáskörzete 1,7-6,5 ha volt, ami a csoportok egyedszámával jól korrelált. A guildek territóriumokat tartottak fenn, amelyek így a szigetekként funkcionáltak. Csak a genus-szintű összehasonlítások jeleztek szignifikáns sakktabla eloszlást, amiből arra következtettek, hogy a hasonló ökológiai igényű fajok nem lehettek a guildek tagjai, azonban a távoli rokon, vagy nem rokon fajok nem versenyeztek ugyanabban a guildben, és jelenlétük nem befolyásolta az együttélést. A szerzők véleménye szerint a sakktabla eloszlás lokális fajgazdagság növekedést okoz, mert igen eltérő fajkombinációkat generál a guildekben. Sakktabla eloszlást a tajga

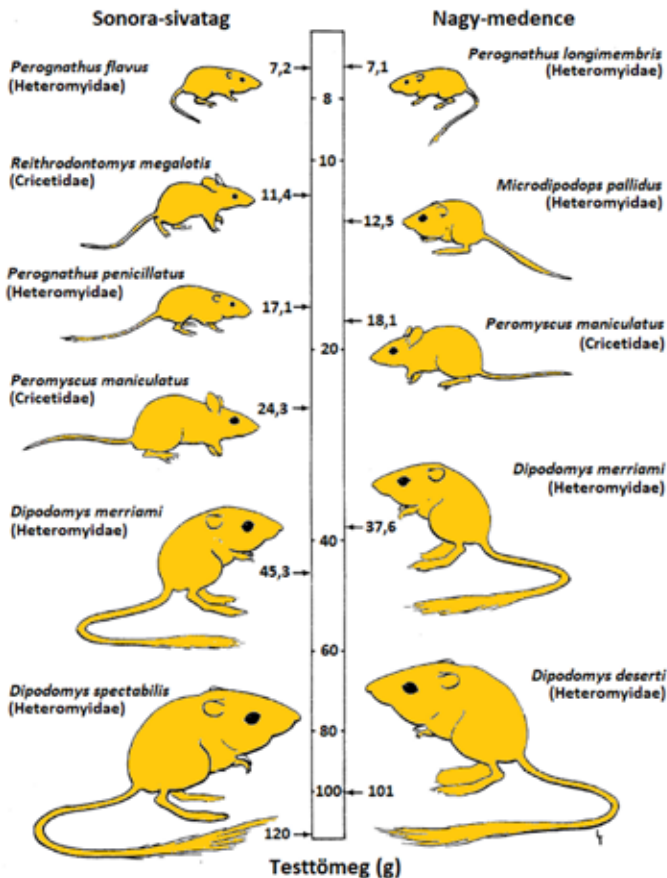
biomban vizsgált 124 tóban élő halfajok esetében is találtak, ugyanakkor a funkcionális csoportok (21.4.1) fajkombinációira nem volt jellemző ez az eloszlás (Erős és mtsai 2009). További részletek a sakktabla-eloszlásról a 21.TA1-ben.

A viszonylag ritka negatíván csatolt eloszlások mellett Diamond más módszerekkel nyert eredményekkel is hangsúlyozta a verseny jelentőségét. Ilyenek voltak az ún. **előfordulási** (incidencia) függvények, amelyekben különböző madárfajok közösségbeli jelenlétét mutatta be. Más szavakkal azt a valószínűséget fejezte ki, hogy egy madárfaj megtalálható-e egy adott méretű szigeten. A szürkefejú császárlégykapó (*Monarcha cinerascens*) és az ébenfekete mézevő (*Myzomela pammelaena*) nem jó kompetitor, mert, ahogy a fajok száma növekedett, ezek a madárfajok lassan eltűntek a közösségekből (21/6a. ábra). Ezzel szemben a Stephan-galamb (*Chalcophaps stephani*) a növekvő fajszám mellett mutatott nagyobb gyakoriságot (21/6b. ábra).

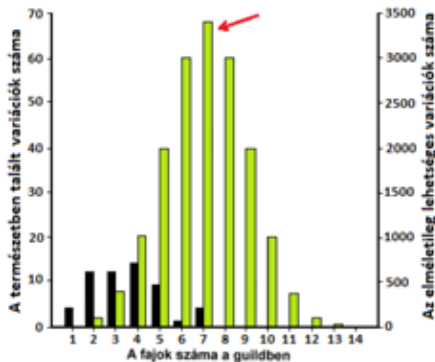


21/6. ábra. Gyakorisági függvények a Bismarck-szigeteken előforduló madárfajok esetében. A vízszintes tengelyen lévő fajszám a sziget méretével arányos. Minél nagyobb egy sziget, annál több faj előfordulása várható rajta. A függőleges tengely azon szigetek arányát mutatja, melyen a fenti madárfajok jelen vannak. Az előfordulások alapján a *Monarcha cinerascens* [(a) ábra, zöld színű pontok], valamint a *Myzomela pammelaena* [(a) ábra, vörös pontok] gyenge, a *Chalcophaps stephani* [(b) ábra] erős kompetitornak tűnik [Begon és mtsai (1990) nyomán módosítva].

Egy másik nevezetes, hosszú távú vizsgálatot az USA dél-nyugati sivatagos, félsivatagos területein végeztek (Brown és Munger 1985, Brown és Kurzius 1987). Összesen 29, a Heteromyidae és Cricetidae családokba tartozó *Dipodomys*, *Microdipodops*, *Chaetodipus* és *Perognathus*, illetve a *Peromyscus* és *Reithrodontomys* genusok rágcsálófajait (21/7. ábra) 202 helyen csapdázták 8 éven át. Ezek a fajok efemer növényfajok magjait fogyasztják, melyekért madár- és hangyafajokkal versengenek (Brown és Davidson 1977). A lokális táplálkozási csoportok, melyeket guildeknek neveztek, 1-9 fajból álltak, de minden faj 2-25 más fajjal is előfordult, maximálisan 76 különféle kombinációban a teljes vizsgálati területen. A fajok testtömegét rendszeresen mérték. Kizárásos, illetve betelepítéses (additív) kísérleteket is végeztek. Fontos, a szerveződés hátterére vonatkozó kérdés, hogy ha a 29 fajnak elméletileg $2^{29} = 536\,870\,912$ kombinációja lehetséges, miért csak egy töredéke (76) volt tapasztalható a guild-variációkban? A „tiltott” kombinációkon kívül korlátozó tényező lehet az élőhelyek kiterjedtsége és a források elérhetősége is. Egy hasonló, 14 rágcsálófajon végzett vizsgálatot mutat a 21/8. ábra.



21/7. ábra. Az USA dél-nyugati régiójának sivatagos, félsivatagos területein élő, növénymagokat fogyasztó rágcsálófajok. A testtömegük 7 és 120 g között van. A Sonora-sivatagban élő fajok esetében a szomszédos fajpárok testtömegének aránya átlagosan 1,8 volt, eltérően a Nagy-medencében található fajpárok arányától, amely 2,0-nak adódott (Ez alig tér el a szabályosságot feltételező 2,1-es értéktől. [Brown (1987) nyomán módosítva].



21/8. ábra. Brown és munkatársai által vizsgált 14 sivatagi/félsivatagi rágcsálófaj elméletileg lehetséges (zöld oszlopok) és természetben megfigyelt (fekete oszlopok) guildek száma. A piros nyíllal jelölt, 7 fajt tartalmazó guildeknek 3432 variáció lehetséges, azonban csak 4 variációt találtak [Brown (1987) nyomán módosítva].

A korlátozottan megvalósuló mintázatnak nyilván számtalan oka lehet, és éppen ez érdekel bennünket. Ezek közül csak egy az, hogy több hely vizsgálata esetleg nagyobb számú guild-variációt eredményezett volna. További okokkal alább foglalkozunk, itt csak annyit jegyzünk meg, hogy a determinisztikus közösségszerveződés értelmében a fajok közötti kölcsönhatásoknak kell alakítaniuk

a guildok összetételét, a sztochasztikus elmélet szerint viszont először el kell jutni egy területre (érkezési sorrend), az interakciók másodlagosak vagy nincsenek. (A **guild-variáció**, a fajösszetételre való tekintet nélkül, csak az **együtt-előforduló** fajok számát veszi figyelembe, míg a **guild-kombináció** azt vizsgálja, hogy mely fajok **élnek együtt** [koegzisztálnak] egy guildben. Lásd bővebben a 21.TA2-ben.)

Bár hasonló adatgyűjtéseket és értékeléseket más állat-közösségekkel is végeztek, a fenti két vizsgálattal összefüggésben megjelent tanulmányok váltak egy hosszadalmas és a mai napig nyugvó pontra nem jutott tudományos vita alapjául. Ennek a vitának igen nagy jelentősége lett abban, hogy nemcsak elmélyítette a közösségszerveződésről szóló ismereteinket, hanem fontos statisztikai értékelő eljárások fejlesztését is eredményezte. Az 1990-es években széles körben elterjedt **null-modell analízis** (21.TA2) ennek köszönhető. Használatára abból az okból került sor, hogy Simberloff és Wilson (1969) véletlenszerűnek találta közösségek újra szerveződését (23. fejezet). Diamond negatívan csatolt eloszlásokkal szerveződő madárközösségei esetében is ugyanez a gyanú merült fel. Nagyon fontos lépésről volt szó, mert Simberloff és munkatársai valójában az interspecifikus verseny közösségszerveződésben játszott szerepét kérdőjelezték meg, ami további intenzív kritikai vizsgálatokat indított el és a mára uralkodóvá vált **nem-egyensúlyi** közösségsszemlélet irányába vezetett (7. fejezet).

21.3 SZERVEZŐDÉSI ELMÉLETEK

A szerveződési elméletek két nagyobb és azon belül több kisebb csoportba sorolhatók. A leglényegesebb különbség a két fő csoport között a **verseny strukturáló (mintázat generáló) hatásának feltételezése, illetve annak elvetése**. Az első a **niche-differenciálódási (niche-alapú, nem random v. determinisztikus)**, a második a **neutrális (random v. sztochasztikus)** közösségszerveződésnek felel meg. Mint az sejthető, a szélsőségek csak ritkán valósulnak meg és észrevehető tendencia mutatkozik a kettő összeegyeztetésére (21.TA3) abban az értelemben, hogy a közösségekben tér-időben zajló folyamatok időnként az egyik vagy másik hatásának kedvezhetnek. A szerveződési elméletek felvetik azt a nem könnyen megválaszolható kérdést is, hogy **vajon a közösségek összetétele megjósolható-e?** Egyesek a determinisztikus szerveződési elv alapján azt gondolják, hogy igen, például a szukcesszionális változások későbbi szakaszainak fajösszetétele, vagy herbivor rovarok időbeli jelenléte tápnövényükön megjósolható (Lawton és Gaston 1989), különösen, ha az utóbbiak specialisták és az ezeket fogyasztó parazitoidok és ragadozók is azok. Másfelől, éppen a determinisztikus alapú megjósolhatóságot cáfolja a populációk kaotikus viselkedése, amely szintén determinisztikus alapokon nyugszik (4. fejezet), valamint a nem-egyensúlyi közösségek létezése (6. fejezet). Ezzel szemben, a neutrális elmélet nem támogatja a megjósolhatóságot.

Míg a szerveződési szabályok a 1970-es évek óta foglalkoztatják a tudományos közösséget, egy új irányzat, amely nem a fajokat, hanem tulajdonságaikat tartja fontosnak a szerveződés során, az ún. **tulajdonságalapú** (trait-based) megközelítés, egyre több figyelmet kap (21.TA1).

21.3.1 Niche-differenciálódási elmélet

A niche-differenciálódáson alapuló felfogás Gause kompetíciós kísérleteinek eredményei, Hutchinson niche-elmélete és az utóbbiak matematikai hátterét kidolgozó MacArthur nagyhatású közleményei alapján született (determinisztikus elméletnek is nevezik). Ennek értelmében azonos ökológiai igényű fajok nem tölthetik be ugyanazt a niche-t egyidejűleg, mert **kompetitív kizárás** (exklúzió) történik. A valóságban legtöbbször niche-felosztást tapasztalunk, mely a véletlenszerű fajrendezéstől szignifikánsan eltérő mintázatot eredményez. Egy ilyen közösségben a fajok száma és együtt-előfordulása kisebb valószínűségű egy véletlenszerűen összeállított közösséghez képest (ez a „szétszóródás”, overdispersion). A niche-alapú közösségszerveződés természetes feltételezés volt az 1960-as éveket követően és csak az 1980-as évek közepétől váltak ismertté egyéb lehetőségek. A **fajeloszlások**, például a sakktabla eloszlás, vagy bármilyen más mintázat észlelése nem bizonyítja a verseny meglétét. Amennyiben nem nagytestű, vagy más okból kísérleti úton nehezen kezelhető fajokról van szó, kizárásos módszerrel, a készletek mennyiségének változtatásával vizsgálhatjuk a kérdést Gotelli és Graves (1996) szerint. Azonban ilyen lehetőségek hiányában is nagy segítséget nyújt az évtizedek alatt jelentősen fejlesztett null-modellek (21.TA2) alkalmazása. Ez a megközelítés a fajok térbeli és forrástengely szerinti eloszlását egyaránt figyelembe veheti.

21.3.1.1 Az interspecifikus verseny a viták keresztútjában

A 7. fejezetben tárgyaltuk azokat a történelmi körülményeket, melyek a fajok közötti versenyt dogmatikus jelentőségűvé tették. A verseny szerepe elsősorban a közösségek szerkezetének alakításában (strukturálásában) jelent meg. Ahogy a közösségek, illetve építő elemeik (pl. guildek) szerveződése mutatta, nem minden faj lehet egy közösség/guild tagja, és ha fajok azonos forrásokat használnak, akkor versenyt is feltételezhetünk. Nem hagyható figyelmen kívül, hogy sok állatfaj „diffúz” formában versenyez ugyanazokért a forrásokért. Ilyenek például az afrikai nagytestű ragadozók (oroszlán, leopárd, gepárd, hiéna).

Az interspecifikus verseny jelentőségének meghatározására végzett irodalmi értékelés elemzését, amely az 1980-as évekig végrehajtott kísérleteket összegezte, lásd a 12.8-ban. Hasonló értékelést a herbivor rovarok közötti verseny gyakoriságára nézve Strong és mtsai (1984) végeztek. Az áttekintett 41 publikált esetből azonban csak 40%-ban mutattak ki versenyt. Egyéb okokból többen (pl. Strong 1982, Lawton 1984, Jermy

1976, 1985) felhívták a figyelmet arra, hogy a növényevő (főként lombfogyasztó, Lawton és Strong 1981) rovarok között a verseny jelentősége kisebb vagy egyáltalán nincs is verseny közöttük. Leginkább a speciális növényi szövetek (virág, termés) fogyasztására specializálódott fajoknál képzelhető el a verseny. Az ismert herbivor rovarfajok túlnyomó része táplálékát tekintve ugyan specialista, azonban ez nem szükségszerűen utal a versenyre, mert az evolúciós múltban lejátszódott jelenség is lehet. (A herbivorok közösségszerveződését lásd a 21.TA4-ben)

21.3.1.2 A testméret és testtömeg szerepe a szerveződésben („hutchinsoni arányok”)

Hutchinson az 1950-es években egy alkalommal Palermóban (Szicília) járva két bűvárpoloskafajt (*Corixa punctata* és *C. affinis*) gyűjtött Szent Rozália tartózkodási helyének tartott barlang közelében található tavacsikából és megfigyelte, hogy a fajok testének hossza eltért. Hasonló adatokat gyűjtött emlősökről (koponya méreteket) és madarakról (csőrhosszokat) is és úgy találta, hogy az együtt-előforduló és méret szerint sorrendbe állított szomszédos fajok test, vagy testrész méretei állandó arányokat tükröznek. Minderről



21/5. kép. Nagy bűvárpoloska (*Corixa punctata*, Corixidae)
© Piet Spaans

egy azóta klasszikussá vált cikkben számolt be (Hutchinson (1959), melynek magyar címe kb. ez: „Tisztelet Szent Rozáliának, avagy Miért van olyan sok állatfaj?”). A cikk csak kis részt szentel ennek, az általa „jellegkülönülésnek” nevezett témának, és főként a méretarányok mögött sejtethető táplálkozás hálózati, biodiverzitási és más fontos niche-elméleti megfontolásokkal foglalkozik. A cikk, azóta is sok pro és kontra hozzászólást váltott ki. Hutchinson úgy gondolta, hogy **a nevezett méretarányok a közösségben zajló interspecifikus versenyre utalnak**, amit a természetes szelekció jellegkülönüléssel „oldott meg”. Egy adott niche-tengelyen a szomszédos fajok közötti verseny csökkentésének egyik lehetősége a niche szegregáció. E közben viselkedésbeli és morfológiai különbségek is keletkezhetnek (ezeket nevezik jellegkülönülésnek). Hutchinson szerint az **egydimenziósnak tekinthető hosszúságok (pl. testhossz, farok, csőrhossz és egyéb testfüggelékek) között kb. 1,3 az arány, a háromdimenziósnak tekinthető testtömeg esetében pedig kb. 2,1**. A korlátozott hasonlóság (May 1973a), azaz a stabil koegzisztenciát biztosító elkülönülés mértéke, szorosan kapcsolódik a hutchinsoni 1,3-es arányhoz. Mindkét esetben a versenyben lévő fajok megengedett átfedésének mértéke kb. 30% (12.7).

A testméretarányokat rovar-, gyík-, szalamandra-, mókus-, denevérfajok esetében gyakran vizsgálták. Minden esetben felmerülhet, hogy a közösségek szerveződésénél az arányok (értéküktől függetlenül) hasonlósága-e a fontos, vagy a Hutchinson által prediktált konkrét (a szórásokkal is figyelembe

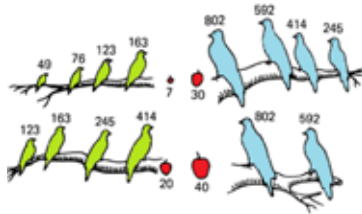


21/6. kép. Mariana-szigeteki gyümölcsgalamb (*Ptilinopus roseicapilla*, Columbidae) © DickDaniels (<http://theworldbirds.org/>)

ez jelentősen eltérhet a hutchinsoni értékektől. Versengő fajok közötti arányok klasszikus példája Diamond (1973) korábban idézett vizsgálatának azon része, amely a *Ptilinopus* és *Ducula* genusokban található nyolc, illetve hat galambfaj testtömegének arányaira vonatkozik (21/9. ábra). A fajok 16-szoros tömegarány különbséget mutatnak 1,9 átlagértékkel, ami jó egyezés a 2,1-es hutchinsoni aránnyal. Biztonsággal mégsem állíthatjuk, hogy az arány általánosan érvényes.



21/7. kép. Bitorfarkú galamb (*Ducula rufigaster*, Columbidae) © Gouldy



21/9. ábra. A *Ptilinopus* (zöld) és *Ducula* (kék) genusba tartozó gyümölcssevő galambfajok testtömegei (g) Pápua Új-Guineában. A fajok szimpatrikusan élnek és a legnagyobb méretű faj tömege 16-szorosa a legkisebbikének. A szomszédos fajpárok átlagos aránya azonban közelít a hutchinsoni 2,1-es arányhoz. A fajcsoportok között különbség van a fogyasztott gyümölcsök (piros színnel jelölve) méretében (mm), és a pihenéskor, illetve táplálékszerzés során használt faágak átmérőjében is [Giller (1984) nyomán módosítva].

vett) értékeket kell-e elvárni. (A 21.4.1.3 pontban tárgyalt és 21/1. táblázatban bemutatott *Bombus*-fajok szájszervének hossza utalhat a fajok közötti versengésre.)

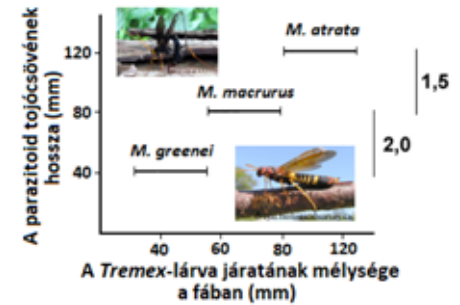
Brown és mtsai által vizsgált és többször említett rágcsálónál egyes élőhelyeken szintén jellegzetes arányt mutatnak a szomszédos fajok testtömeg viszonyai (21/7. ábra), bár

dolgozóinak testmérete kicsi, ami filogenetikailag konzervatív tulajdonság, azonban egyben adaptív jelleg, mert a környezeti szűrők ez által csökkentik a rokonságból és a hasonló tulajdonságokból adódó verseny valószínűségét. A szűrők mibenléte azonban nem ismert (Donoso 2014). Az afrikai szavannákon élő nagytestű herbivorok táplálkozási és morfológiai sajátosságok alapján mutatnak niche-elkülönülést. A legnagyobb testtömegűek (elefánt, orrszarvú, kafferbivaly)

generalisták, a legkisebbek (törpeantilopok) pedig specialisták. A testtömegek a vizsgálatok alapján sokkal szabályosabban oszlanak el, mint ami véletlenszerűen várható volna. A testtömegarányok a legelésző és csipegető fajok között 1,26 és 1,45 között voltak, amely a hutchinsoni arányoknak nem felel meg, ennek ellenére valószínűleg közrejátszanak a közösségek szerveződésében (Shorrocks 2007). (Lásd még a 21.TA4.)

21.3.1.3 Példák a verseny szerepére a közösségek szerveződésében

A versenyalapú szerveződés azt jelenti, hogy a közösség szerkezetét a fennálló interspecifikus verseny határozza meg. A forrásokhoz egyes fajok csak korlátozott mértékben jutnak hozzá verseny következtében. Ilyen példa a 12. fejezetben tárgyalt *Semibalanus balanoides* és *Chthamalus stellatus* szesszilis kacslábú rákfajok (12/3. ábra) közötti verseny, amely során abiotikus szűrők is működtek. A herbivor rovarok korábban említett speciális helyzete nem jelenti azt, hogy más csoportokban a verseny nem fontos. Olyan távoli taxonok, mint madár- és hangyafajok, vagy emlős- és hangyafajok között is mutattak ki versenyt. Például Haemig (1992) alkalmas repellens anyaggal kizárta a *Formica aquilonia* hangyafajt egy svédországi erdőben azokról a fákról (*Picea*, *Pinus*, *Betula* és *Populus* genus faja), amelyeken ezek rendszeresen táplálékot kerestek. Egyidejűleg mérte a herbivor rovarok általi lombfogyasztást, a rovarok számát és biomasszáját, valamint a fatörzsről táplálékot kereső madárfajok (cinegék, harkályok, fakusok és csuszkák stb.) aktivitását a hangyáktól mentes és hangyák által látogatott fákon. Az találta, hogy a hangyáktól mentes fákon a rovarok mennyisége és így a madárfajok és látogatások száma



21/10. ábra. A *Megarhyssa* (M) genusba tartozó három parazitoid fűrészdarázs-faj (Hymenoptera, Ichneumonidae) tojocsövének hossza és ezek közötti arányok (1,5 és 2,0). A parazitoidok a *Tremex columba* törörsdarázs (Hymenoptera, Siricidae) lárváiban élnek. A három parazitoid faj a lebomló fatörzsek különböző mélységeiben furkáló lárvákba rakja a tojásait. Mindegyik faj a tojocsövet teljes hosszában befúrja a fába. A hutchinsoni arányoknál (1,3) nagyobb értékek (1,5 és 2) adódnak a három faj esetében. A bal felső képen a *M. atrata*, a jobb alsón a *Tremex columba* imágója látható [Heatwole és Davis (1965) után Price (1975) nyomán módosítva].

szerepe a szerveződésben a hutchinsoni arányok fennállásától függetlenül is fontos. Például Panamában, a Barro Colorado szigeten végzett felmérés szerint a trópusi esőerdő avarjában élő hangyafajok, annak ellenére, hogy filogenetikailag rokonok, aggregált előfordulást mutatnak. Ugyanakkor, valamennyi faj

is szignifikánsan nagyobb volt, mint azokon, ahol a hangyák is jelen voltak.

A sivatagi rágcsálófajok is versenyeznek a forrásokért. A Chihuahuan-sivatagban (USA) végzett kísérletben három nagyobb és négy kis testtömegű rágcsálófaj ugyanazokat a növényi magvakat fogyasztotta. A (*Dipodomys*) fajok kizárása a kisebb méretű fajok niche-kiterjesztését eredményezte és az utóbbiak denzitása 350%-kal növekedett (Munger és Brown 1981). A versenyben „helytálló” rágcsálófajok a testméretük változása miatt válhattak a közösség tagjává. A < 1,5 testtömeg aránnyal rendelkező fajok kevésbé gyakran fordultak elő együtt, és kevésbé fedtek át geográfiai elterjedésükben, mint ami a véletlen eloszlás alapján várható lenne (Bowers és Brown 1982). A verseny a fajgazdagságot is befolyásolja, mert a niche-átfedések mértéke a „fajcsomagolás” szoroságát változtathatja. Ernest és mtsai (2008) szerint a sivatagi rágcsálófajokon végzett vizsgálatok a niche-alapú közösség-szerveződést támogatták, de változatlanul nincs megnyugtató válasz arra, hogy a regionális fajkészlet hogyan befolyásolja a lokális közösséget. Ugyanígy versenyalapúak a növényközösségek szerveződési szabályai a szekunder szukcesszió idején (Bartha és mtsai 2000).

A niche-alapú szerveződésben közrejátszik az a fontos elem, mely szerint a **fajok evolúciós időtartamban mérhetően is megtartják niche-üket és tulajdonságaikat, amit niche konzervativizmusnak nevezünk.** A **filogenetikai niche konzervativizmus**, ami ennek szűkebb értelmezése, pedig akkor áll fenn, ha rokon fajokról van szó (lásd még a 26. fejezet). Szerepe abban lehet, hogy például rokon fajokat találunk guildekben (ún. taxonguildekben), mint a korábban tárgyalt sivatagi rágcsálók vagy pillangósvirágú növényfajok magjait fogyasztó bogárfajok (Szentesi és mtsai 2006) esetében. Egy vizsgálat (Hembry és mtsai 2013) arra keresett választ, hogy a niche konzervativizmus elősegíti-e herbivor rovarok közösség-szerveződését? Hús polinéziai szigeten a *Glochidion* genusba (Phyllanthaceae) tartozó 23 fafajból gyűjtöttek rovarlárvékat, melyek a magban vagy a fa más részeiben táplálkoztak.

A kutatás logikája az volt, hogy a niche konzervativizmus nem adaptív radiációt jelent rokon fajok között, szemben az adaptív változattal, amely csak egyetlen faj speciációjának eredménye. Az előbbi értelmében azt várták és valóban azt is kapták, hogy olyan rovarfajokat találnak a szigeteken, melyek rokonai ugyanazon a növénytaxonon táplálkoznak, vagyis megőrizték tápnövény specializációjukat. A lárvák



21/9. kép. Keskenyszárnyú moly (Gracillariidae)
© Olaf Leillinger



21/8. kép. *Glochidion*-faj termése
© Dick Culbert

felnevelése után meghatározott rovarfajok a keskenyszárnyú molyfélék (Gracillariidae) és a sodrómolyok (Tortricidae) családjába tartozó rokon lepkefajok voltak, amelyek eredetileg az ázsiai kontinensről jutottak el a szigetekre, azonban megtartották tápnövényeikhez kapcsolódó tulajdonságaikat.

A niche-alapú közösség-szerveződés különleges példái az azonos légtérben vadászó denevérfajok. A malaysiai esőerdőben egy guildet alkotó 15 denevérfaj (patkósdenevérek, Rhinolophidae és levelorrú-denevérek Hipposideridae családjába tartoznak) (morfológiáját és echolokációját vizsgálták (Kingston és mtsai 2000). Megállapították, hogy az a feltételezés, mely szerint a



21/10. kép. Patkósdenevér (*Rhinolophus philippinensis*, Rhinolophidae) Fotó: Csorba Gábor

fajok forrásfelosztása az esetenként szignifikáns echolokációs hangmintázat különbségeken (21/11. ábra) alapul, nem állja meg a helyét. Ehelyett jelentős morfológiai különbségek találhatók, amelyek kompetitív viszonyokat tükröznek és a hang-sajátosságokkal együtt a fajok reprodukciós izolációját szolgálják.

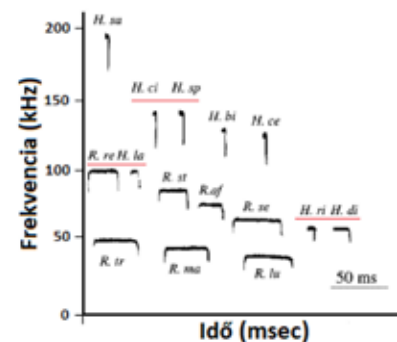


21/11. kép. Levelorrú-denevér (*Macronycteris gigas*, Hipposideridae) Fotó: Csorba Gábor

Valószínű tehát, hogy sok közösségben a verseny fontos szervező erő, illetve olyan biotikus szűrőhatás, amely a

fajok közösségbe változásában részt vesz, valamint a szerkezetet is fenntartja. Azonban általánosítása nehezen képzelhető el, mert sok vizsgálat nem képes bebizonyítani, hogy a versenynek valóban szerepe van a szerveződésben, emiatt minden esetet kísérletesen kellene megvizsgálni.

A tapasztalat is azt bizonyítja, hogy a kutatók kevesebb olyan eredményt adnak közre, amelyben végül nem tudtak kimutatni versenyt, bár ebben kétségtelenül szerepet játszik a negatív eredmények nehezebb publikálhatósága.



21/11. ábra. Malaysia (Kuala Lompat, Krau Vadvédelmi Terület) esőerdeiben honos 15 szimpatrikus, a Rhinolophidae családba tartozó patkósdenevérfaj echolokációs hangmintázata. Az ábrán szonogramokat látunk, amelyek a képzett hang magasságát és időtartamát mutatják. Az egyes betűkódok a *Rhinolophus* (R) és *Hipposideros* (H) genusba tartozó fajok neveinek rövidítései. A piros színű vonallal aláhúzott fajok legmagasabb frekvencia értékei nem különböznek szignifikánsan egymástól [Kingston és mtsai (2000) nyomán módosítva].

21.3.1.4 Nem versenyalapú kölcsönhatások szerepe a szerveződésben

A populációk közötti verseny közösségszervező hatásának kizárólagosságát – a neutrális elméleten kívül is, melyet a következő pontban tárgyalunk – sokan megkérdőjelezik, nemcsak a

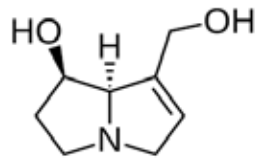


21/12. kép. Az Ithomiinae alcsaládba (Nymphalidae) tartozó ésmimikri-gyűrűt képező nyolc bűzpilléfaj szárnymintázata © Elias és mtsai (2008), doi:10.1371/journal.pbio.0060300

verseny általánosságát kétségbe vonva, hanem más kölcsönhatástípusok ignorálása miatt, melyek a szerveződésben részt vehetnek. Ettől a szándéktól indítva, Elias és mtsai (2008) mülleri-mimikri komplexek **mutualista** hatásáról mutatták ki, hogy az egymást utánzó fajok hasonlósága elősegíti a konvergenciát az élőhelyeken és maximalizálja a ragadozók elleni védelmet. A kölcsönösségi hatás erősebb, mint a ko-mimetizáló fajok közötti verseny. A vizsgálatot Ecuadorban, a Napo folyó mentén végezték a Nymphalidae családba tartozó bűzpilléfélék (Ithomiinae alcsalád) 58 faján, melyek nyolc mimikri komplexbe sorolhatók (17.TA1.2). A lepkék lárvái és imágói pirrolizidin alkaloidokat vesznek fel növényekből, amitől védelmet nyernek ragadozók ellen és ivari feromonként is használják. Az egyes mimikri komplexek az élőhelyek szerint elkülönültek, de bennük az egyedek, fajtól függetlenül, ökológiai értelemben hasonlóak voltak egymáshoz. Az is bizonyosodott, hogy verseny csak a nem ko-mimetizáló, azaz eltérő mimikri komplexek között volt. Ez azt jelenti, hogy az egy mimikri komplexen belüli fajok kölcsönösségi hatása erősebb volt, mint a közöttük lévő verseny. A kutatók szerint a védelmi hasonlóságnak fontos közösségszervező hatása lehet. Hasonló közösségszervező hatást tulajdonítanak a pollinációs, magdiszperziós és magpredációs rendszereknek is.

Az ökológiai hálózatok szerkezetének alakításában fontos szerepet játszik a ragadozás is. Egy olyan táplálkozási hálózatba, amelyben ragadozó faj is jelen van, könnyebben lép be egy újabb herbivor faj. A fészkelő helyekért zajló verseny hatása alatt formálódott mediterrán tengerparti madárközösségek [sirályok (Laridae) és csérek (Sternidae)], amelyeknek kialakulásában a testméret különbségek játszottak elsődleges szerepet, jelentősen újraszerveződtek generalista ragadozók (borz és vörös róka) hatására (Almaraz és Oro 2011). A ragadozás eredményeként a lokális verseny csökkent, elvándorlás jelentkezett és regionálisan stabilisabb együttlés jött létre.

verseny általánosságát kétségbe vonva, hanem más kölcsönhatástípusok ignorálása miatt, melyek a szerveződésben részt vehetnek. Ettől a szándéktól indítva, Elias és mtsai (2008) mülleri-mimikri komplexek **mutualista** hatásáról mutatták ki, hogy az egymást utánzó fajok hasonlósága elősegíti a konvergenciát az élőhelyeken és maximalizálja a ragadozók elleni védelmet. A kölcsönösségi hatás erősebb, mint a ko-mimetizáló fajok közötti verseny. A vizsgálatot Ecuadorban, a Napo folyó mentén végezték a Nymphalidae családba tartozó bűzpilléfélék (Ithomiinae



21/13. kép. Senecio-fajokban előforduló pirrolizidin alkaloid szerkezeti képlete. A bűzpilléfajok hernyói a táplálékból, az adultok a nektárból veszik fel és védelemre, valamint feromonként használják

A guildekről további részletek találhatóak: 21.4.1, 21.TA5 és 21.TA6.

21.3.2 Neutrális elmélet

Az elmélet alapjául szolgáló vizsgálatok S. P. Hubbell amerikai botanikus nevéhez fűződnek, aki az 1970-es évek elejétől folytatott megfigyeléseket a panamai Barro Colorado sziget trópusi erdőseiben és a neutrális elmélet alapjait is megfogalmazta. Egy 52 ha-os területen minden faegyedet megjelöltek, fajszerint azonosítottak, mellmagassági törzsmérőjét megmérték, helyét térképre vitték, és mindezt 5 évenként, 1980 óta, megismételték a változások nyomon követésére. A területen több mint 300 faj kb. 210–240 ezer egyedét regisztrálták. Az óriási adattömeg feldolgozása után levont következtetések nagy hatást gyakoroltak a közösségökológiával foglalkozó szakemberek gondolkodására, mert az elmélet elveti a niche-elkülönülést, amit hibás megközelítésnek tart azért, mert eleve különbségeket tételez fel a fajok között. A neutrális elmélet, a parsimónia elve alapján, viszont minimális érvrendszerrel akar válaszokat kapni.

Hubbell neutrális elmélete (Hubbell 2001, 2006) szigetbiogeográfiai alapokon nyugszik, sőt **az egyensúlyi fajszám elmélettel összhangban van**, mert a fajokat egyenrangúnak tekinti. Az elmélet legfontosabb eleme ui. az ökológiai ekvivalencia (vagy funkcionális redundancia, 20.3.1) elve. Az ekvivalencia azt jelenti, hogy **a közösség különböző fajokhoz tartozó egyedei ökológiailag egyenértékűek a közösség szerkezetének alakítása szempontjából** [Hubbell más publikációjában (2006) nem egyedekre, hanem fajokra vonatkoztatja az egyenértékűséget]. Vagyis a neutralitás az **egyedek/fajok** ökológiai ekvivalenciáját jelenti! Ez azonban nem jelenti azt, hogy a fajok között nincs különbség. Viszont lehetővé teszi, hogy ne fajszintű kihalási rátákat vizsgáljanak, hanem az összesített egyedszám változását figyeljék. **A neutrális elméletben a faji tulajdonságok nem korrelálnak a fajok abundanciáival.** A neutrális elmélet tudatosan nyúl vissza a populációgenetika neutrális elméletéhez és ennek mintájára vezeti be az ökológiai sodródás (drift) fogalmát (21.TA7). Lényegi különbség a kettő között, hogy az neutrális elmélet nem adaptációban és szelekcióban gondolkodik, hanem kolonizációban és extinkcióban, amit főként a szigetbiogeográfia egyensúlyi fajszám elmélete képvisel, ahol nem tételezünk fel evolúciós változást. Az ökológiai sodródás lényegében azonos a demográfiai sztochaszticitással. Hubbell szerint a funkcionális ekvivalencia különbözik a fajok funkcionális csoportokon (pl. guildeken, 21.4.1) belüli helyzetétől, mert az utóbbit a niche-differenciáció hozza létre és a hasonló funkciók ellenére sem tudjuk milyen mértékben egyenlők.

Egy további fontos szempont a **térbeliség** bevonása (Hubbell 2006). A regionális metaközösségből a területek bevándorlókat kapnak, ami a lokális fajgazdagságot fenntartja. A niche-differenciálódási elmélet szerint egy lokális közösségben azonos igényű fajok nem létezhetnek. Ez a feltételezés azonban enyhül a neutrális elméletben, mert lokálisan **korlátozott diszperziót**

tételez fel, ami szoros kapcsolatban van a Janzen–Connell hipotézissel (6.TA1). Egy növény esetében ez azt jelenti, hogy a szaporító elemek (magvak, propagulumok) nem jutnak el olyan helyekre, amelyek egyébként alkalmasak lennének csírázásra és felnövekedésre, hanem legnagyobb arányban az anyanövény közelében maradnak, ahol rendkívül alacsony a túlélési esélyük az erős denzitásfüggés miatt. A magpredáció is erősíti a diszperzió korlátozottságát, mert mértéke igen jelentős lehet és általában megakadályozza egyetlen faj dominanciáját. Ugyanakkor létezik egy kritikus távolság, amelyen túl a megtelepedés valószínűsége növekedik. Azonban a korlátozott diszperziós képesség következtében, a magterjesztők (szállítók) közreműködése ellenére is kicsi ez a távolság. Emiatt az állományban akár egy jó kompetitor faj is jelen lehet, azonban mégsem válik dominánssá, nem képes más fajokat kiszorítani, mert propagulumai nem jutnak el, vagy csak rendkívül lassan, az egyébként megfelelő helyekre. A kizáródási folyamat egy területről meghatározatlan ideig tart, akár 100 ezer generációt vagy többet jelenthet, vagyis evolúciós skálán mozog. Ilyen időtartamban már a **speciációs** folyamatoknak is van esélyük, ezért ez ellensúlyozhatja a korlátozott diszperzióból származó fajhiányt. A közösség fajai funkcionálisan ekvivalensek lesznek, hasonló életmenet-stratégiák alakulnak ki náluk, mert hasonló ökológiai környezeti faktorokhoz adaptálódnak. A verseny és diszperzió (kolonizáció) nem vagylagos, mert közöttük negatív korreláció lehetséges. Hubbell azt is hozzáteszi, hogy fajok hasonlósága miatt valamennyien **generalisták**, szemben a korábbi feltételezéssel, hogy a sokfajú trópusi területeken specialisták közösségei alakulnak ki. Véleménye szerint a neutrális elmélet jobban

ír le egy sor ökológiai jelenséget, mint a niche-elmélet, de akár a relatív faj–abundancia eloszlásokat, szigetbio-geográfiai eseményeket, sőt filogenetikai folyamatokat is. Talán felesleges is említeni, hogy mindez jelentős pro és kontra visszhangot váltott ki és ma már könyvtárnyi irodalma van a vizsgálatoknak.

Milyen mintázatok következnek mindebből? Például olyanok, melyeket Hubbell (2006) Sarawak-on (Indonézia) az elmélet alapján megjósolt, és amelyek megdöbbentő pontosságú

megegyezést mutattak a mért adatokkal, valamint jobb illesztést adtak, mint a niche-differenciálódási elmélet (21/12. ábra). A kérdés ezek után úgy vetődik fel, hogy miért képes a pontosabb előrejelzésre a neutrális elmélet ennyire radikális és minimális feltételezések mellett?

A neutrális elméletet és a szukcessziót gyakran összekapcsolják (Bruehlheide és mtsai 2011). Véleményünk szerint a neutrális elmélet feltételei nem érvényesülnek a szukcesszióban és a keletkező közösség összetételét alapvetően a verseny határozza meg.

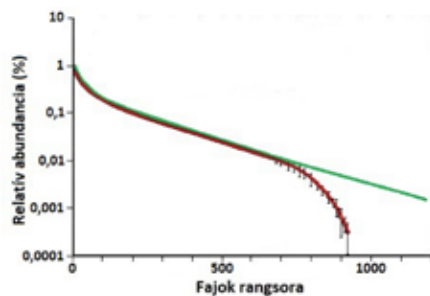


21/14. kép. A világ egyik növényi fajgazdagság forrópontja, a dél-afrikai fynbos
© K. Roberts

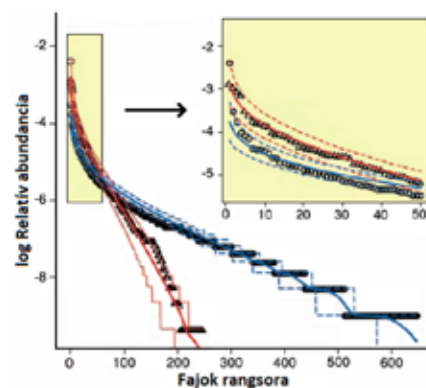
dél-afrikai Cape Floristic Region (CFR) és az amazonasi Manu Nemzeti Park (Peru) fajgazdagsági sajátosságait (Latimer és mtsai 2005). A rang-abundancia görbék a 21/13. ábrán láthatóak és ezekből az olvasható le, hogy a CFR területen kevesebb a ritka faj, és a nagyobb abundanciájú fajok dominálnak. A fynbos „fajszegényebb”, mint a Manu (azonos abundanciákat figyelembe véve), mivel azonban az endemizmusok száma a fynbosban magasabb, nagyobb a fajkicserélődés, egyben nagyobb a béta-diverzitás is (18.2.1). Az eltérő faj–abundancia görbék a neutrális elmélet értelmében a fynbosban zajló – a trópusi élőhelyekhez képest – két nagyságrenddel alacsonyabb migrációt és az igen magas fajképződési rátát támasztják alá, míg a Manu területén a helyzet éppen ennek fordítottja.

A neutrális szerveződési koncepció keretében végzett vizsgálatok túlnyomó része növényi közösségekkel kapcsolatos. Ez azonban nem jelenti azt, hogy az állatközösségekkel nem

A dél-afrikai fynbos a világ egyik biodiverzitási forrópontja (hotspot), ahol kb. 8000 növényfaj található, melyek 64%-a bennszülött (endemikus). A fajgazdagsági mintázat azonban jelentősen különbözik más fajgazdag területekétől. A neutrális elmélet kritériumai alapján összehasonlították a



21/12. ábra. A Lambir Hills Nemzeti Parkban (Sarawak, Indonézia) a neutrális elmélet alapján vizsgált rang–abundancia összefüggés fajfajok esetében (kettős vonal okkersárga színnel). A zöld színű vonal a feltételezett legjobb illesztést mutatja, ha a diszperzió nem limitált. A legjobb illesztést ($r^2 = 0,996$) viszont egy olyan görbével érték el, amelynél a diszperzió limitált volt és nem a kompetitív kizárás elve érvényesült. A megfigyelt és várt görbék egyezése olyan nagyfokú, hogy ezen az ábrán a megkülönböztetésük is nehéz. Összesen 1197 fajhoz tartozó 324592 egyedeket vizsgáltak egy 52 ha-os területen. Csak az 1 cm-nél nagyobb törzsmérőjű egyedeket vették figyelembe. A függőleges tengely logaritmusos beosztású [Hubbell (2006) nyomán módosítva].



21/13. ábra. Mediterrán fynbos vegetáció (háromszögek és piros vonalak, Cape Floristic Region, Dél-Afrika) és trópusi erdők (körök és kék vonalak, Manu Nemzeti Park, Peru) növényfajainak rang–abundancia görbéi. A folytonos vonalak az illesztett függvények, a szaggatottak konfidencia intervallumok. Az ábra jobb oldalán lévő négyzetben a görbék kezdeti szakaszai kinagyítva láthatók. A fynbos fajgazdagsága kisebb, mint a trópusi esőerdőé, ellenben alacsony migrációval és gyorsabb fajképződéssel jellemezhető, ami a neutrális elmélettel van összhangban [Latimer és mtsai (2005) nyomán módosítva].

készültek hasonló kutatások, amelyek a szerveződés niche-alapú vagy neutrális jellegét próbálják meghatározni. Az ilyen vizsgálatok túlnyomó része a null-modell analízist alkalmazza (21.TA2). Luiselli (2008) gyíkfajokkal foglalkozó 50 tanulmányt értékelt. A különböző kontinenseken végzett vizsgálatokban felmérte a zsákmány állatok számát, a zsákmányok méretét és ezeken a forrástengelyeken a gyíkfajok átfedését jelenlét/hiány adatok alapján számolta. Azt a következtetést vonta le, hogy a gyík közösségek több mint 80%-a véletlenszerűen szervezett, a szimpatrikus fajok nem osztják fel a forrásokat sem a zsákmányfajok száma, sem azok mérete alapján, vagyis a trofikus tengely alapján „nincs szerkezete” ezeknek a közösségeknek. Hasonló következtetésre jutottak 11 dél-afrikai rágsáló- és 5 cickányfaj által alkotott közösségek szerveződésének vizsgálata során Rautenbach és mtsai (2014). Sem versenyt, sem egymásbágyazottságot nem tudtak kimutatni különböző szavanna vegetációkban, amit elsősorban a fajgazdagság jelentős szezonális és éves variációjával magyaráztak. Ezek a vizsgálatok a neutrális szerveződés mellett tanúskodnak.

Lehetséges olyan esetet is, amikor egy korábban niche-alapú közösségszerveződés véletlenszerűvé válik egy inváziós faj hatására. Az Argentínából Észak-Kaliforniába behurcolt argentin hangya (*Linepithema humile*) hatására a helyi hangyáközösségek fajai, melyeket eredetileg niche-alapon szerveződtek, néhány éven belül szerkezetüket elvesztették (Sanders és mtsai 2003).

A fentieket áttekintve megállapítható, hogy a többféle közösségszerveződési út lehetséges és valószínűleg valamennyi (determinisztikus és sztochasztikus) változat előfordul. Nincs elegendő bizonyíték arra, hogy csak versenyalapú, vagy csak neutrális szerveződési folyamatok léteznének.

21.4 A SZERVEZŐDÉS ELEMEI



21/15. kép. Szerrádó kolibri hím (*Colibri serrirostris*, Trochilidae), Brazília, Cerrado Fotó: Török János

1997). Ekkor azok a közösségek, amelyek hasonló környezetben alakultak ki, szerkezetükben hasonlóvá válnak, ami természetesen nem azonosságot jelent. A folyamat evolúciós komponens is tartalmaz, mert hasonló környezetben nem rokon fajoknál a természetes szelekció során



21/16. kép. Fehérhasú nektármadár tojó (*Cinnyris talatala*, Nectariniidae), Dél-Afrika, Krüger Nemzeti Park Fotó: Török János



21/14. ábra. Példák a konvergens evolúcióra. Más-más földrészekon hasonló „ökológiai funkciót” betöltő, filogenetikailag nem rokon fajok találhatók. (Az erszényesfarkas a XX. század elején kihalt.) A *Mus* és *Dasyurus* genusok esetében csak a morfológia hasonló, az életmód jelentősen eltér, az utóbbi ragadozó. Hasonló élőhelyeken a természetes szelekció hasonló morfológiai tulajdonságokat részesíthet előnyben [Skelton (1993) nyomán módosítva].

hasonló adaptív tulajdonságok alakulhatnak ki, amelyek hasonló funkciókat biztosítanak képviselőiknek. A **konvergens evolúciónak** számtalan példáját ismerjük, ilyen a 21.3.1.4 pontban tárgyalt müller-mimikri, a különböző kontinenseken megtalálható, funkcionálisan komplementer méhlepényes és erszényes állatfajok (21/14. ábra), vagy a nektárfogyasztó madárfajok a különböző kontinenseken [Észak-Amerikában a kolibrik (Trochilidae), Afrikában a nektármadarak (Nectariniidae) és Ausztráliában a mézevők (Meliphagidae)], melyek testtömegben és táplálkozási módban jelentősen eltérnek, továbbá filogenetikailag sem rokon fajok,



21/17. kép. Skarlát mézevő hím (*Myzomela sanguinolenta*, Meliphagidae), Ausztrália, Queensland Fotó: Török János

mégis **ugyanazokat a funkciókat töltik be**. Ilyen és ehhez hasonló összefüggéseket már Darwin és Humboldt is megfigyelt utazásaik során. Az ismeretek gyarapodásával kézenfekvőnek látszott a hasonló funkciójú kisebb-nagyobb élőlény csoportokat elkülöníteni, megnevezni és közösségbeli szerepüket meghatározni. A táplálkozási hálózat szerkezeti egységeiként jellemzett alhálózatok, hurkok, intraguild predációs kapcsolatok és kompartmentek objektív létezéséről tudunk, de jóval kevesebb az ismeret az előfordulási gyakoriságukról és a közösség működésében betöltött szerepük jelentőségéről. Sokkal több információ elérhető a **guildekről**, ezért a tárgyalást ezekre korlátozzuk.

A konvergencia alapja a források hasonló jellege és eloszlása ezeken a helyeken, valamint azok megszerzési lehetőségének hasonló módja, amely ökológiailag ekvivalens fajokat alakított ki. A fajok ezeken az élőhelyekben hasonló fenotípusos tulajdonságokkal rendelkeznek, például az előbb felsorolt madárfajok a virágnektárhoz ugyan kissé eltérő módon jutnak hozzá, beporzást mégis valamennyi végez. **Fenotípusos konvergencia** nem rokon fajok között, ugyanazon élőhelyen is keletkezhet, például ragadozó jelenlétében több zsákmányfaj is hasonló mechanikai védelmet (tüskéket) fejleszthet. A fentiekkel szemben **filogenetikai konvergencia** akkor jelentkezik, ha rokon fajok hasonló élőhelyen, hasonló morfológiai tulajdonságokat mutatnak evolúciósan megőrzött sajátosságok következtében (niche-konzervativizmus). A táplálék megszerzésének módja, a magatartás gyorsabban változik, mint a morfológiai tulajdonságok, az utóbbiak ui. sokkal szigorúbb filogenetikai kényszerek hatása alatt állnak. Emiatt jelentősebb mértékű hasonlóságot találunk a források hasznosításának módjában, mint a morfológiában. Földrajzilag távoli vagy akár eltérő biotópokban is hasonló szerveződési elvek működnek. Konvergenciát elsősorban abiotikus szűrők hoznak létre, de egy sor egyéb okból, például verseny hatására, is keletkezhet.

21.4.1 Guildek és funkcionális csoportok

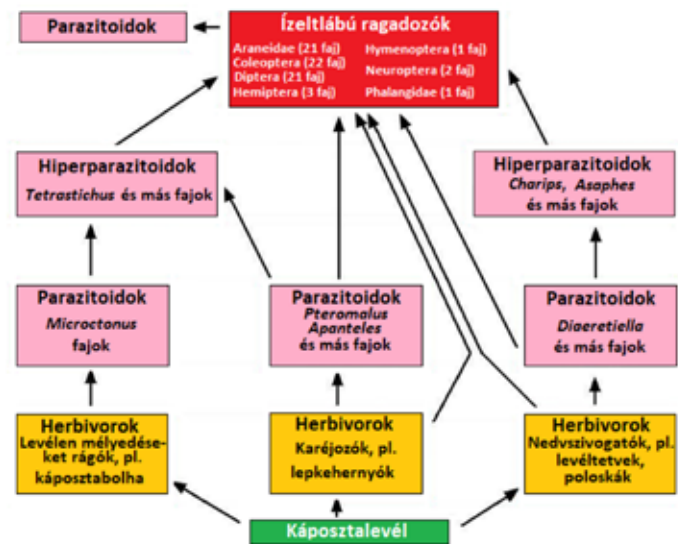


21/18. kép. Gyurgyalag (*Merops apiaster*, Meropidae)
Fotó: Török Miklós

Valószínű, hogy ha megvizsgálánk a gyurgyalag (*Merops apiaster*) vagy a parti fecske (*Riparia riparia*) fészkelő telepeit, a fészkekben, a fiókákban és a szülőpárokban a következő ektoparazita fajokat találnánk: kullancslegyek (Hippoboscidae), kullancsok (Ixodidae), atkák (Acari), bolhák (Siphonaptera) és tolltetvek (Ischnocera). A táplálkozási mód

alapján két funkcionális csoportot jelölhetünk ki: az elsőbe vérszívó fajok, a másodikba a tollanyagot fogyasztó tolltetvek tartoznak. Mindkét csoporton belül a táplálkozási mód hasonló, és ugyanarra a forrásra irányul. A két csoport egy-egy guildet jelent. Másfajta csoportosítást végezhetnénk, ha azt vennénk

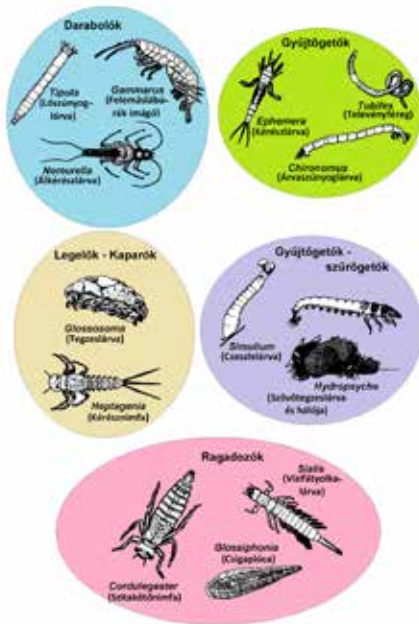
figyelembe, hogy egyes fajok kizárólag a felnőtt madarakon, mások csak a fiókákon fordulnak elő.



21/15. ábra. A káposztán (*Brassica oleracea*) élő herbivor rovarfajok, parazitoidjaik, ragadozóik és hiperparazitoidjaik által alkotott guild. A sárga mezőkben a herbivor rovarcsoportok, a rózsaszínű mezőkben a herbivor rovarokon élő parazitoidok és a rajtuk élő hiperparazitoidok, illetve a számtalan ponton ragadozóként megjelenő fajok egy-egy guildet alkotnak, mert ugyanazt a forrást használják, bár kissé eltérő módon. A káposztabolhák (18 faj) a *Phyllotreta* genus (Coleoptera) tagjai, a lepkefajok (17 faj) legfontosabb képviselői a káposztamolylepke (*Plutella maculipennis*) és a répalepke (*Pieris rapae*), a levéltetvek között a káposzta levéltetű (*Brevicoryne brassicae*) és a zöld őszibarack-levéltetű (*Myzus persicae*) a leggyakoribb, a poloskák között pedig a káposzta poloskák (*Eurydema*-fajok) (levéltetvekkel együtt 57 faj). A parazitoidok a Braconidae családba, a hiperparazitoidok pedig a fémfürkészek (Chalcidoidea) szuperfamiládba tartoznak (mindkettő a Hymenoptera rend tagja) [Root (1973) nyomán módosítva].

Ugyanazt a forrást hasonló módon használó fajok csoportját guildnek nevezzük (Root 1967). A guild angol szó, jelentése céh, a közel hasonló munkát végző emberek együttesét jelöli egy manufaktúrában. A káposztán (*Brassica oleracea*) élő herbivor guild (21/15. ábra) összesen 96 fajt foglal magában a Coleoptera, Lepidoptera, Orthoptera, Thysanoptera, Hemiptera és Homoptera rendekből (Root 1973). Az egyes fajcsoportok eltérő szájszervi anatómiával rendelkeznek (szűrőszívó, rágó stb.), ezért a növényi szövetet kissé eltérő módon „használják”, abban azonban valamennyi megegyezik, hogy a káposzta a tápnövényük. A kissé eltérő táplálkozási magatartású (szívogató, karéjosan rágó, mélyedést rágó stb.) rovarfajokat Root külön csoportokba rendezte és guildeknek nevezte el, például szívogató guild.

Cummins (1974) a guild fogalom részleges szűkítésével a vízi szervezeteknél, azok táplálékkeresése és felvétele alapján **funkcionális csoportokat** különített el (21/16. ábra). A makrogerintelen vízi szervezetek egyik csoportja például a vízben lebegő, sodródó szerves anyagot szűri ki, más csoportok viszont legeléssel, gyűjtögetéssel, ragadozással stb. szerzik meg táplálékukat. A funkcionális csoportok elkülönítése a közösségben



21/16. ábra. Vízi makrogerinctelenek funkcionális csoportjai [Cummins (1974) nyomán módosítva].

falevelet daraboló ászkarák és ezerlábúfajok egy guildet alkotnak. Ugyanezt a falevelet fészek építőelemként felhasználó madárfajok funkcionális csoportot alkotnak. Néha elmosódik a határ a guild és a funkcionális csoport között, ezért sokan nem tartják lényegesnek a különbséget és mindkét elnevezést ugyanabban az értelemben használják. Az alábbiakban elsősorban a guildekkel foglalkozunk.

21.4.1.1 A guildek tulajdonságai

- a guildek természetes ökológiai egységek, melyeket a közösségek építőelemeinek tekinthetünk. A táplálkozási hálózatban a guildek egy adott szinten, tehát horizontálisan található és egymáshoz közel elhelyezkedő populációkból képződnek. Emiatt nemcsak távolabbi vagy nem rokon, hanem éppen **közel rokon fajok is alkothatják, amit ekkor taxon-guildnek** nevezünk;
- a niche-differenciálódáson alapuló (determinisztikus) felfogás szerint a guildek a közösségek legfontosabb szervező erejét, az **interspecifikus versenyt** tükrözik, amely a guilden belüli tagok között jelentkezik a közös forrás használata következtében. A versenyt azonban sok esetben nem sikerült bizonyítani. Még nagyon hasonló forráshasználattal bíró fajok között is lehetnek nehezen észrevehető, mégis jelentős különbségek, továbbá több mechanizmust ismerünk, melyek a verseny és a kizáródás elkerülését teszik lehetővé. Ilyen lehet a források foltos eloszlása. Az állattetemekben fejlődő fajok között, melyek egy guildet alkotnak (12.5.3), az egyik tetemben erős lehet a verseny, a másikban gyenge vagy nincs is, mert csak kevesebb, vagy akár csak egyetlen populáció van jelen. A jelenség alapja, hogy a fajok nem használják fel az összes rendelkezésre álló foltot;

betöltött szerepet hangsúlyozza. A kétfele elnevezés, lényegében hasonló elveken nyugodva, kezdetben értelmezési zavarokat is okozott. Mára megegyezés alakult ki abban, hogy az elnevezések más-más vonását emelik ki a fogalomnak: **a guild a forrásra koncentrált, és annak felosztásában résztvevő fajokat is nézi, a funkcionális csoport pedig azt, hogy források használata milyen módon történik, vagyis a fajok milyen funkciót töltenek be a közösségben.** A lehullott

- a guildek tér-időben változó összetételű egységek. Specialista és generalista fajok egyaránt és egyidejűleg tagjaik lehetnek. A specialisták – érthető módon – állandó guild-tagok, mert egy forráshoz kötődnek, azonban jelenlétük vagy hiányuk egy élőhelyen változó. A generalista fajok több guild tagjai is lehetnek. Mindezek nehezé teszik a guildek határainak megállapítását. A guildek mérete ugyanis lényeges a vizsgálhatóságuk szempontjából. Egy nagyon nagy guild vizsgálatának – például egy régió összes ragadozója, melyek elvileg egy guildbe sorolhatók – sok értelme nincs, mert nemcsak nehezen kezelhető, hanem a tagjai sokféle környezetben, egymástól eltérő hatásoknak vannak kitéve.

21.4.1.2 A guildek kimutatása

A guild körül kialakult ellentmondásos vélemények nagyrészt annak a problémának tulajdoníthatók, hogy – két szélsőséges véleményt tekintve – vajon a guildek objektíve létező és adekvát módszerekkel vizsgálható természetes entitások, vagy csak az ökológusok által kigondolt absztrakciók? Más szavakkal, egy ilyen vizsgálat kezdetén jogos-e előzetesen (*a priori*) guildet feltételezni, vagy előbb megfelelő módszerekkel ki kell mutatni ezeket. Ezért nem csodálkozhatunk azon, hogy jelentős erőfeszítések irányultak objektív módszerek kifejlesztésére, melyekkel guildek detektálhatók. Jelenleg több is áll rendelkezésre (21. TA5).

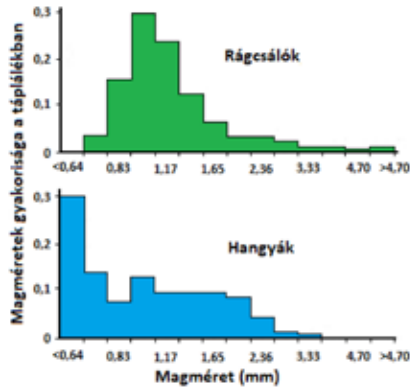
21.4.1.3 A guildek szerveződése

A guildek szerveződése leképezi a közösségek szerveződését, tehát determinisztikus és sztochasztikus megközelítés egyaránt lehetséges. Az előbbi alapvetel megartva, azonban egy más irányú felfogás is létezik. A rovarökológusok szerint **a közel rokon herbivor rovarfajokból szerveződő guildek (taxon-guildek) speciációval, a különböző genusokba tartozókból alakuló pedig gazdaváltással keletkeznek** (Zwölfer és Stadler 2004). Az utóbbi esetben a gazdanövényeket invázióval foglalják el.

Fajok a guildekben

A fajok guildekbe szerveződése azt írja le, hogy ezekbe miként válogatódnak be a fajok. Ismeretes azonban, hogy a guildek egy része nem állandó összetételű, valamint egy faj akár több guildnek is tagja lehet, például egy polifág herbivor rovar. Emiatt egy guild determinisztikus jellegének kimutatása alapos bizonyítást kíván, mint azt Brown és munkatársai a sivatagi rágcslófajok esetében gondolták (21.2). **Testtömeg, táplálkozási szokások stb. alapján ún. külső (abiotikus) és allokációs (biotikus) szabályokat állapítottak meg.** A **külsők**, melyek a már tárgyalt abiotikus szűrőknek felelnek meg, például a csapadék (valójában a primer produktum) mennyisége pozitívan korrelált a guildben résztvevő fajok számával, egyedszámával és biomasszájával. Hasonlóan, az élőhely fizikai sajátosságai, amelyek egy adott kisebb geográfiai

régióban (a klíma itt viszonylag azonos) sikeresen megjósolta a rágcsálófajok és egyedek számát. Az **allokációs szabályok** a guild sajátosságai alapján a forrásokhoz való viszonyra utalnak, vagyis az interakciókat, például az interspecifikus versenyt írják le, aminek következtében a lokálisan koegzisztáló fajok száma kevesebb, mint amit a random asszociáció alapján várhatnánk.



21/17. ábra. A magméretek eloszlása ugyanazon az élőhelyen előforduló rágcsálók és hangyák táplálékában. Egyes magméreteknel nagy az átfedés, máshol viszont kisebb a hasonlóság. Az adatok a csapdázott rágcsálók (5 faj, 134 egyed) pofazacskaiból (kb. 11 ezer) és a hangyák rágóiból (1052) előkerült magvak méreteiből származnak. A vízszintes tengely logaritmikus beosztású [Brown és Davidson (1977) nyomán módosítva].

területet használtak 4 kezeléssel: 1. rágcsálók kizárása, 2. hangyák (*Pheidole* genus fajai) kizárása, 3. mindkét csoport kizárása, 4. kontroll: mindkettő jelen van. A 21/17. ábra alapján látható, hogy a két csoport által fogyasztott magvak méretében jelentős



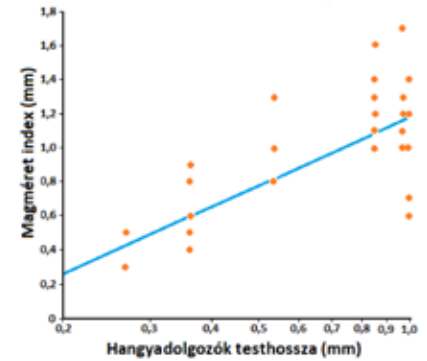
21/20. kép. Az USA félsivatagos területének (Mojave-sivatag) változatos környezete gazdag rágcsálófaunát tart el, doi: 10.1111/j.1365-2656.2012.01962.x



21/19. kép. Merriam-kengurupatkány (*Dipodomys merriami*, Heteromyidae) © California Academy of Sciences, Lloyd Glenn Ingles

átfedés volt, emiatt versenyt feltételeztek. A szerzők megállapították, hogy a mágévó rágcsálók kizárása 7%-kal növelte a hangyacolóniák számát, míg a hangyák kizárása 18%-os egyedszám és 24%-os biomassza növekedést eredményezett a rágcsálók között, elsősorban a legnagyobb testtömegű Merriam-kengurupatkány (*Dipodomys merriami*) biomasszáját tekintve. A kizárások tehát növelték az elérhető forrásokat a másik csoport számára, ezért feltételezték, hogy a két csoport

kapcsolata versenyen alapult. Davidson (1977) ugyanitt azt is kimutatta, hogy a guilden belül csak a hangyákat tekintve a testméretek átfedtek a fajok között, de a dolgozók testmérete és a magméret szignifikánsan korrelált (21/18. ábra), ez csökkentette a fajok közötti interferenciát. Míg az USA félsivatagi területein végeztek több vizsgálatot és a szűkös és szezonális forrásokon élő mágévó fajokat (emlősök, madarak és rovarok) egyetlen guildbe sorolták. Brown és Davidson (1977) a guild-tagok kapcsolatait kísérleti úton módosították úgy, hogy a magvakhoz eltérő fajkombinációkban juthattak hozzá. Nyolc, egyenként 36 méter átmérőjű



21/18. ábra. Új-mexikó (USA) félsivatagos területein élő 6 leggyakoribb hangyafaj dolgozóinak átlagos testhossza szignifikánsan korrelál azoknak a magvaknak a méretével, amelyeket a hangyafajok fészkeinél gyűjtöttek össze. A magméret testméret szerinti felosztása több faj együttélését teheti lehetővé. (A magméret indexet úgy állapították meg, hogy magméret osztályokat állítottak fel, majd az ezekhez tartozó átlag magméretekkel súlyozták az osztályokban található magvak számával.) A vízszintes tengely logaritmikus beosztású [Davidson (1977) nyomán módosítva].

valamint a vegetáció szerkezetének szerepét találták fontos szervező erőnek (Shenbrot és mtsai 1999).

A rágcsálófajok között, a guilden belül jelentős testtömeg különbségek vannak. A különbségek nagyobbak, mint az a fajok véletlenszerű elrendezéséből következne. Egy vizsgálatban (Heske és mtsai 1994) a három legnagyobb fajt (*Dipodomys* genus fajai) 10 éven keresztül kizárták a Chihuahuan sivatag (USA) 24 db 50x50 méteres területéről, 7 kisebb testtömegű faj azonban szabadon közlekedhetett a kerítésekön keresztül. A területen jelentős vegetációváltozás történt, a füves borítás növekedett a kontrollhoz képest. A kisebb termetű fajok egyedszáma emelkedett az évek során. Kiderült, hogy négy faj közvetlen (direkt) versenyben, két faj indirekt (azaz csak a vegetáció által közvetített) és egy faj direkt/indirekt kölcsönhatásban volt



21/21. kép. Amerikai csíkosmókus (*Tamias striatus*, Sciuridae) © Ryan Hodnett

a kengurupatkányokkal. Hasonló megállapítást tett Brown és Bowers (1984) az észak-amerikai csíkosmókusok (*Tamias* genus 24 faja, Sciuridae) és az észak-amerikai kolibrik (nyolc faj négy genusból, Trochilidae) guildjeit illetően is. Hasonló testméretű fajok nem éltek együtt, mert intenzív módon versenyeztek a forrásokért.

A verseny által fenntartott közösségszerkezetet bizonyította Pyke (1982) kísérlete is egy pollinációs guilden belül. Az USA Colorado államában, alpesi legelőkön egy füzike (*Epilobium angustifolium*) és egy szarkaláb (*Delphinium barbeyi*) fajt, valamint más, a Compositae családba tartozó növényfajokat (*Senecio*, *Helianthella*



21/22. kép. Fűzikefaj (*Epilobium angustifolium*, Onagraceae) © kallerna

genusok stb.) különböző szájszervhosszúságú *Bombus* genusba tartozó poszméhfajok látogatják. A teljes viráglátogató guildben két hosszú, egy közepes és három rövid szájszervű faj található (21/1. táblázat). Egy további faj nem végez beporzást, ellenben nektárt fogyaszt, melyhez a hosszabb pártájú virágok esetében a párta (corolla) kirágásával jut hozzá. Pyke regisztrálta

a viráglátogatókat és megfigyelte, hogy a hosszabb szájszervű fajok 60-70%-ban hosszabb pártájú *Delphinium barbeyi* fajt, a közepes szájszerv hosszúságúak szinte a teljes pártaméret sávot, a rövid szájszervűek pedig fészkes virágzatokat és a rövid pártájú *Epilobium angustifolium* fajt látogatták. A vizsgálatot 17 helyen végezte. Megfigyelte, hogy minden helyen egy-egy hosszú, közepes és rövid szájszervű faj mutatott dominanciát. Pyke szerint ez a mintázat pusztán a megfigyelést tekintve jelezheti a verseny lehetőségét. A vizsgálatot összekapcsolták



21/23. kép. Szarkalábfej (*Delphinium barbeyi*, Ranunculaceae) © Dave Powell, USDA Forest Service

21/1. táblázat. A poszméhfajok szájszervének hosszúsága tükrözi a forrásfelosztást [Pyke (1982) nyomán módosítva].

Poszméhfajok (<i>Bombus</i> spp.)	Szájszerv hossza (mm)	Növénytaxonok és a párta (corolla) hossza (mm)
<i>B. appositus</i> <i>B. kyriellus</i>	Hosszú (11,4-12,8) Hosszú (12,1-12,5)	<i>Delphinium barbeyi</i> (Ranunculaceae) (14 mm)
<i>B. sylvicola</i> <i>B. bifarius</i> <i>B. frigidus</i>	Rövid (7,4-8,5) Rövid (6,6-8,4) Rövid (7,0-7,3)	<i>Epilobium angustifolium</i> (Onagraceae) (2 mm) és a Compositae családból 6 faj (2,7-6,3 mm)
<i>B. flavifrons</i>	Közepes (9,0-10,2)	Mindegyik fenti taxon (2-18 mm)

egy már korábban elvégzett munkával (Inouye 1978), melyben hálóval kifogtak két faj közül egyet (vagy a *B. appositus*-t, vagy a *B. flavifrons*-ot) és figyelték a másik faj viselkedését. A megmaradó faj gyorsan kiterjesztette látogatásait azokra a növényfajokra is, melyekről a másik faj gyűjtött nektárt. A két kísérletből megállapíthatták, hogy a guilden belüli forrásfelosztást a fajok közötti verseny tarja fenn.

Guildek a közösségekben

A **guildek** közösségbe szerveződésére tett javaslatok is intenzív viták tárgyai. A legismertebb Fox és Brown (1993) modellje,

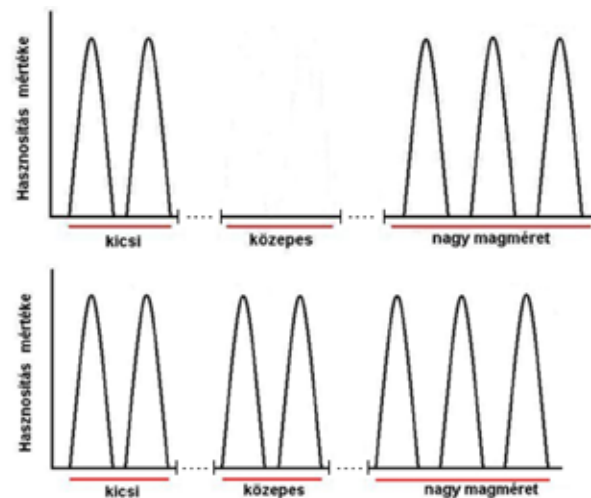
melyet ma **Fox-együttesek** néven ismerünk. Lényege, hogy a **közösségbe lépő fajok, mindaddig, amíg a források sokfélesége azt megengedi, egy-egy új guildet képeznek**. Ez a folyamat addig tart, amíg újabb guild képzésére már nincs lehetőség. Az egyes guildek feltöltődése fajokkal csak ekkor indul meg. Az ötlet azokból a korábbi megfigyelésekből származik, miszerint a guildekben jelen lévő fajok különböző funkcionális csoportokból származnak, ezzel is csökkentve a guilden belüli versenyt. (Emlékeztetünk arra, hogy guild és funkcionális csoport általában nem azonos, mert az utóbbi a forrás másként való megszerzését és felhasználását hangsúlyozza.) A 21/19. ábra alapján tehát a belépési sorrend a következő: A1, B1, C1, D1 stb., majd ezek véges száma után, A2, B2, C2, D2, majd ismét A3, B3, C3, D3. A következő (A4-es) hely üres, mert a forrás itt csak 3 fajt enged meg, azonban B4 jelen van és így tovább. A Fox-együttesekben létrejöhetnek olyan helyzetek, amikor az egy guildben található fajok száma közötti különbség egynél nem nagyobb („megengedett”) és olyanok, amelyekben a különbség egynél nagyobb („tiltott”). Ekkor ezek a 21/20. ábra szerint töltődnek fel. Például egy feltételezett környezetben három különféle ragadozó guild van. Amelyik a megengedett kombinációban létezik, abban a fajok száma: 2,2,2 vagy 2,3,2 vagy 1,1,0. Ha tiltott kombinációk jönnek létre, akkor a fajsza a guildekben 1-nél nagyobb mértékben különbözik: 1,0,2 vagy 2,1,4 vagy 4,3,1. Az ilyen guildek érzékennyé válnak az invázióra. Az

Guildek	Fajok					
	1	2	3	4	...	n
A	1	5	9			
B	2	6	10	13		
C	3	7	11			
D	4	8	12	14		
i						
z						

21/19. ábra.

Közösségszerveződés

Fox-együttesek szerint. Először a guildek alakulnak ki (A, B, C, D) egy-egy faj megjelenésével, majd fokozatosan feltöltődnek fajokkal (1,2,3,4). Az azonos színű mezők és a folyamatos számozás szimbolizálja a fajok belépésének sorrendjét az egyes guildekben.



21/20. ábra. Foxék elmélete szerint, ha egy közösségben a forrástengelyen található guildek „tiltott” kombinációban léteznek (pl. felső sor: 2, 0, illetve 3 faj), akkor fajinvázió útján alakul át megengedett kombinációvá (alsó sor: 2, 2, illetve 3 faj).

eredmény a megengedett kombinációvá alakulás lesz. A megengedett kombináció ebben az értelemben „szorosabb fajcsomogolást” jelent a guilden belül.

Mindenknek jelenleg azonban csak elméleti jelentősége van, az empirikus bizonyítékok száma alacsony és leginkább Diamond fajeloszlási mintázatával, valamint Fox és Brown (1993) félsivatagi rágcslókkal folytatott vizsgálataival kapcsolatosak. Az utóbbihoz

az ún. „nevadai” (115 mintahely 3500 km²-en) és az ún. „délnyugati” (202 mintahely 640 000 km²-en) adatbázisokat használták. A nevadai adatokban kétféle módon állapították meg a funkcionális csoportokat: az elsőbe a két lábón ugráló kengurupatkányfaj (*Dipodomys* spp.), a négy lábón közlekedő *Perognathus*-fajok és a négy lábón közlekedő, de nem az előző két csoportot magában foglaló Heteromyidae családba tartozó *Peromyscus*, *Reithrodontomys* és *Ammospermophilus* genus fajai kerültek. A második módszerrel az előbbiekhöz hozzátettek még két funkcionális csoportot: két lombfogyasztó fajt, (egy kengurupatkányt és egy bozótpatkányt) valamint egy rovarévó prériegér-fajt. A délnyugati fajokat is hasonlóan csoportosították, majd az adatokat null-modell analízissel (Monte Carlo szimuláció) megvizsgálták a fent leírt „megengedett” és „tiltott” kombinációk

előfordulására nézve. A null-hipotézis szerint az állapotok számának azt kell tükröznie, mintha az együttesek véletlenszerűen szerveződtek volna. Az eredmények azt mutatták, hogy a rágcslóguildek eltérő funkcionális csoportokból származó fajokkal formálódtak és ez a folyamat mindaddig zajlott, amíg valamennyi funkcionális csoport megjelent egy guildben. Brown (2012) szerint van a szerveződésnek egy filogenetikai összetevője is: amíg a guildek csak kevés fajból állnak, azok

valamennyien nem rokon vagy távoli rokon fajok. Amint a fajgazdagság növekedik, egyre több rokon faj jelenik meg ugyanabban a funkcionális csoportban és így a guildekben is.

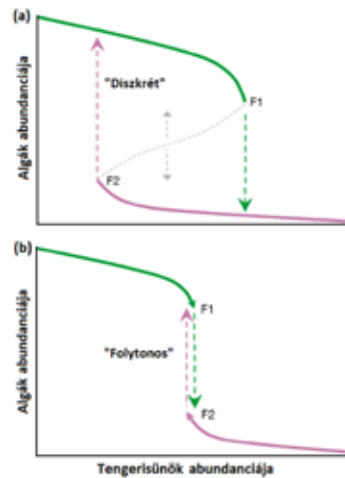
21.5 ALTERNATÍV KÖZÖSSÉGI ÁLLAPOTOK

A tudományos közleményekben, de a média nagyközönségnek szóló tudósításaiban is gyakran találkozhatunk olyan képekkel, melyek bemutatják, hogy Kanada atlanti-, vagy csendes-óceáni part menti vizeiben a magas fajgazdagságú algaerdők eltűnnek, és kopár tengerfenék keletkezik a tengerisünök túlszaporodása (10/13. kép) következtében (21/21. ábra). A klimatikus változásoknak és más, elsősorban az emberi tevékenységnek tulajdonítható katasztrofális események mindenkit aggodalommal kell eltöltsenek. Ilyen katasztrofális változások például:

- i) A korall-szirtek természetes állapotának átalakulása algabevonattal dominált állapottá a korall-felületről a bevonatot eltávolító halfajok egyedszám-csökkenésének eredménye, mely általában túlhalászásuk miatt következik be.
- ii) A hangafajok (*Erica* spp.) térfoglalása és talajsavanyítása, majd a tűz-ciklus miatti váltás fás, erdei közösségre;
- iii) A *Larix* és *Abies* genusba tartozó fenyőfajok rovarkárttevőinek túlnépesedése következtében jelentkező pusztulás, majd tüzek, melyek felnyitják a homogén fenyőállományokat és más fafajok behatolását teszik lehetővé stb.

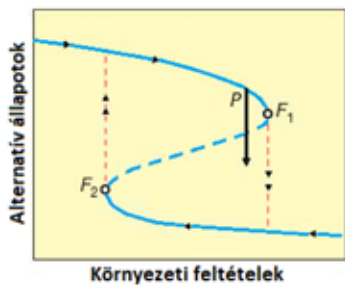
Valamennyi esemény közös vonása, hogy az ún. állapot-változókat (populációméret) érintő hatások következtében egy korábbi közösség hirtelen egy másik állapotba vált át. Az állapotváltakozás akár természetes folyamat is lehet, például a tengerisün-populációk természetes szabályzó tényezői, a tengeri vidrák, melyek a sünök fogyasztásával a fajgazdag algaerdőket tartják fenn. Másrészt, amennyiben a természetes közösségek nagyon eltérő állapotok között képesek váltakozni, akkor fennáll a remény, hogy az emberi behatás csökkentésével a sérült állapotukból esetleg visszajuthatnak a korábbi helyzetükbe. A közösségökológiai fejezetek ismeretében számtalan szempont és kérdés fogalmazható meg, amelyek a fenti folyamatok hátterére utalnak.

A 7. fejezetben már említettük az alternatív (stabilis) közösségi állapotok lehetőségét: szó volt a katasztrofális (hirtelen) állapotváltozásról, a fázisváltásról és a közösségek mozgásáról attraktor tartományok között (7/3-7/5. ábrák). Az alternatív közösségi állapotokat úgy határozhatjuk meg, mint **ugyanabban az ökológiai környezetben (élőhelyen) tartósan létező eltérő összetételű közösségek**. Ez azt jelenti, hogy ugyanazon az élőhelyen, valamilyen hatás eredményeként, más fajok lecserélnek egy közösséget és egy új közösség képződik. Az alternatív közösségi állapotokban résztvevő fajok tehát mások, vagy részben mások, de ugyanazokat a feltételeket igénylik. (Jogos kérdés, hogy a folytonosan változó, nyitott, nem-egyensúlyi rendszerek, melyekben a közösségek léteznek,



21/21. ábra. Az Atlanti- és Csendes-óceán víz alatti partvidéken kialakuló alternatív közösségi állapotok. Ezekben a közösségekben a főszereplők az algaerdők (zöld szín) illetve a tengerisün (rózsaszín) által dominált állapot. Az (a) változat az élesen elkülönülő és tartósan fennálló vagy alga vagy tengerisün által dominált állapotokat mutatja. Ekkor a tengerisün abundancia növekedésével az algaerdők mérete csökken, majd az F1 váltópontnál „átesik” a csupasz, alganélküli tengerfenék állapotba. A visszafelé vezető útnál először a tengerisünök száma csökken. Ekkor az F2 váltópontnál ismét algaerdők jelennek meg. A szürke szaggatott vonallal és nyilakkal jelölt szakasz instabil állapotot jelent. A (b) változat „folytonos” váltást ábrázol a két állapot között, melynek pillanatnyi stabilitását mindig a relatív abundanciák szabják meg. A két ábra tehát csak az alternatív stabilis állapotok diszkrét vagy „folytonos” jellegében különbözik. [Filbee-Dexter és Scheibling (2014) nyomán módosítva].

léptéktől függetlenül, mennyire nevezhetők „ugyanolyannak”) Fontos, hogy ugyanazokat a körülményeket hangsúlyozzuk, mert **nem szukcesszionális változsról van szó!** A szukcesszió során is egy új közösség keletkezik, amelynek fajösszetétele és szerkezete aszerint alakul, hogy a korábbi állapot segítette-e, vagy gátolta-e létrejöttét. Ezzel szemben az alternatív közösségi állapotok kiváltói a **bolygatások** függetlenül attól, hogy természetes vagy mesterséges jellegűek. A bolygatások hatására szabad felületek keletkeznek, melyeken más összetételű közösségek szerveződnek. Mivel ezek a közösségek egymás alternatívái, a bolygatás löki az egyik állapotot a másikba. Az alternatív közösségi állapotok létrejöttének feltétele, hogy a kolonizációra alkalmas terület mentes legyen a korábbi közösség elemeitől, mert egyébként csak **regeneráció** történik.



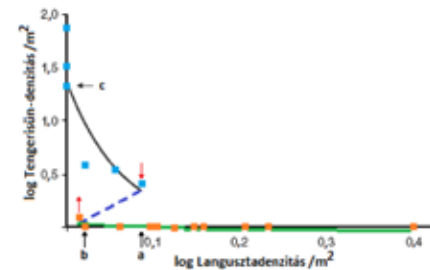
21/22. ábra. Alternatív stabilis állapotok és a környezet változásának sematikus kapcsolata. Ha a rendszer a kék görbe felső szakaszán található, azonban közel a váltóponthoz (F_1), csekély változások a feltételekben a váltópontra alá viszik és katasztrofális (hirtelen) változást okozhatnak, mely során a rendszer a görbe alsó szakaszán egy alternatív stabilis állapotba kerül. Ha a feltételek változtatásával megpróbáljuk az eredeti állapotba visszavinni, akkor legalább F_2 -ig el kell juttatni a rendszert, hogy a másik váltópontra ismét visszatérhessen a görbe felső szakaszára. Az előbbi két állapot természetes körülmények között is bekövetkezhet. Emberi behatásra (erős perturbáció, P) a rendszer már az F_1 pont előtt „áteshet” (vastag nyíl P -nél) egy másik alternatív stabilis állapotba [Scheffer és mtsai (2001) nyomán módosítva].

ami késleltetettséget okoz az állapotváltozókra adott reakciókban, azt jelenti, hogy a fennálló rendszer ellenállást mutat a kismértékű perturbációkra és csak egy adott bolygatási erősség (egyedszámváltozás) hatására „esik át” az alternatív állapotba. Az algaerdő → csupasz tengerfenék hiszterézist például a túltelelés és az alga visszánövekedés határán mozgó tengerisün biomasszájánál egy nagyságrenddel nagyobb egyedszám váltja ki. Az egyik vagy másik állapotba kerülést kiváltó esemény más-más lehet (pl. 19/25. ábra), és ezek különbözhetnek a hiszterézis közvetlen okától is. Például a szavanna állapotból az

Az alternatív közösségek létrejöttét a következő grafikus modellel szemléltethetjük. Egy rendszer akkor mutat alternatív közösségi állapotokat, amikor a környezeti feltételek következtében állapota egy, a 21/22. ábrán látható görbe mentén mozog, és egy ún. **váltópontra** „átesik” egy másik állapotba. Az ábrán a fordított S-alakú görbe felső részén, a nyílak irányában haladó rendszer az F_1 ponton megszűnik létezni és érvényességi területéről a görbe alsó szakaszára, és ezzel egy új állapot érvényességi területére jut. Amennyiben vissza akarjuk hozni eredeti állapotába, akkor ezen az alsó görbén az F_2 pontig kell elvinnünk. A szaggatott vonal a két érvényességi területet választja el (Scheffer és mtsai 2001). **Az a mintázat, amit a két végpont stabilitása és az alternatív állapotok közötti mozgás mutat, a hiszterézis.** Itt a stabilitás,

erdő állapotba jutás kiváltói lehetnek a nagytestű herbivorokat pusztító járványok, vagy azok túlvadászása, az ellenkező váltást pedig tüzek vagy jelentős fakivágás okozhatja. A hiszterézis közvetlen oka azonban a növényi növekedés pozitív visszacsatolása, vagy olyan növényfajok megtelepedése, amelyeket a herbivorok nem fogyasztanak. Ez azonban bonyolultabb folyamat is lehet (lásd alább). A hiszterézis összefüggése a stabilitással természetes kapcsolatot létesít a rezilienciával és rezisztenciával is, kifejezve azt az ellenállást, amit egy rendszer az állapotváltozók megváltozása ellen mutat. A stabilitással való kapcsolat annyira fontosá vált, hogy stabilitást jelző mutatókkal (pl. kölcsönhatási erő) kísérlik meg előre jelezni a katasztrofális ökoszisztéma átmeneteket (Kuiper és mtsai 2015). Kimutatták, hogy az alternatív állapotba jutást megelőzi a táplálkozási hálózat átszerveződése és destabilizációja, amit mintegy indikátorként használhatnak. (A hiszterézisre vonatkozóan lásd még a 21.TA8). A változások elméleti háttere a **katasztrófa elmélet** (7.TA4). Egy közösségen belül az alternatív stabilis állapotok elérése **fázisváltással** zajlik (7/2. ábra). Ekkor egy ökológiai állapot egy másik, alternatív állapotba megy át rendszerint egy erős bolygatást követően. Az állapotváltozók jelentősen módosulnak és egy új stabil rendszer jelenik meg. Egy dél-afrikai tengeri bentikus közösség átalakulásait mutatja a 21/23. ábra.

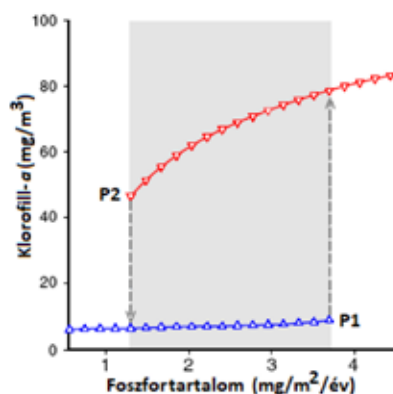
Egy másik nevezetes példa az erdő és szavanna közötti váltás a Szaharától délre fekvő területeken (részletesebb tárgyalása: 22.TA2). Feltételezik, hogy az erdő és szavanna alternatív stabilis állapotok, a létrejöttük okait illetően azonban a vélemények jelentősen eltérnek. van Langevelde és mtsai (2003) szerint a váltás a nagytestű herbivorok és a tűz-ciklusok indirekt, de interaktív hatásának tulajdonítható. A herbivorok abundancia növekedése csökkenti a biomasszát, vagyis a „tüzelőanyagot” (kiszáradó fű), ezért csak alacsony intenzitású tüzek alakulnak ki, kevésbé károsítva a fákat. (Ismeretes,



21/23. ábra. Dél-Afrika délnyugati partvidékének bentikus tengerszakaszain a *Laminaria pallida* és *Ecklonia maxima* (barna- és vörös-) moszatok képezik alapját egy endemikus fajokat is tartalmazó ökoszisztémának, amelyben a *Parechinus angulosus* tengerisün és a *Haliotis midae* fülcsigafaj funkcionálnak, mint a legfontosabb herbivor fajok. A tengerisünek elősegítik a fülcsigák megtelepedését, mert az utóbbiak elsősorban odasodródott algadarabokkal táplálkoznak. A nemrég inváziós fajként betelepített ragadozó langusztafaj (*Jasus lalandii*) alternatív közösségi állapotot hozott létre a tengerisün és a fülcsiga fogyasztásával, ami a barnamoszatok felszaporodásához és a vörösek csökkenéséhez vezetett. Az ábra két, különálló korrelációt mutat: a kék pontok arra a területre vonatkoznak, ahol nem volt a langusztfa jelen, a narancssárga pontok pedig arra, ahol megtelepedett. Az „a”-pont feletti langusztadenzitás (0,086) hatására eltűnik a tengerisün. A „b” pont a langusztadenzitás minimumát (0,02), a „c” pedig a tengerisünek denzitásának maximumát (1,36) mutatja. A piros nyílak a váltóponthoz jelzik [Blamey és Branch (2012) nyomán módosítva].

hogy a tűzciklusokban elsősorban a fászfűrűk pusztulnak el, valamint a fűfajok talaj feletti része. Az előbbieket nem képesek újra hajtani, az utóbbiak képesek erre. Lásd részletesen a 22.2.1.) A tüzeket követően a fás-szavanna állapotból az erdő állapotba kerül át a rendszer. Ha ezután a herbivorok csökkentik a fák biomaszáját és indirekt módon facilitálják a fű növekedését, a nagyobb lágyszárú biomaszát sokkal erőteljesebb tüzeket okozhat. Az ekkor keletkező tüzek elpusztítják a fászfűrűket és ismét szavanna állapotba jut a rendszer. Korábban a tűzciklusokat összekötötték a nagytestű herbivorok, specifikusan az afrikai elefánt, fákat pusztító hatásával, Feltételezték, hogy a két folyamat megakadályozza a fák regenerációját és ezáltal alternatív állapotokat tart fenn (Dublin és mtsai 1990). Jelenleg a csapadék mennyiségét tartják döntőnek, mert limitálhatja a faboritást és a „tűzelőanyag” mennyiségét is. A tűz ritka az évi 2000 mm-nél nagyobb csapadékmennyiségénél, és csak 40% vagy kisebb faboritást esetén terjed jól, mert ekkor a füves állapot a meghatározó (Staver és mtsai 2011).

A harmadik gyakran vizsgált modellközösség a sekély tavak, amelyek állapota a „tisza” és „zavaros” (turbid) fázisok között változik. Az



21/24. ábra. A sekély tavak két alternatív állapotát alapvetően az eltérő foszfortartalom és az ennek függvényében változó klorofill- α mennyiség jellemzi. A „tisza víz” állapotban (kék háromszögek) a makrofiták jelenléte és alacsony klorofill- α a jellemző. A „zavaros víz” állapotban (piros háromszögek) sok a fitoplankton és magas a klorofill- α mennyisége. A két állapot közötti mozgást a szürke szaggatott nyílak mutatják. A foszfortartalom növekedésével egy adott értéknél (P1) gyors változás áll be, a rendszerben elszaporodik a fitoplankton (vízvirágzás, jobb oldali nyíl). A „zavaros víz” állapot megszüntetése a foszfortartalom csökkentésével lehetséges, amely a P2 pontnál a bal oldali nyíl mentén visszajuttatja a rendszert a „tisza víz” állapotba. Fontos kiemelni, hogy a klorofill- α a jelentős tápanyag emelésre is késleltetve válaszol, vagyis nincs megfelelő előrejelzés arra, hogy a reziliencia csökken és egy alternatív állapot felé halad a rendszer [Kuiper és mtsai (2015) nyomán módosítva].

első állapotot tiszta víz, alacsony tápanyagtartalom, jelentős makrofita és makroergintelen abundancia, a másodikat éppen ellenkezőleg, magas tápanyagszint és fitoplankton (többek között toxikus cianobaktérium) túlszaporodás jellemzi. Mindkét állapot stabilis. A fázisátmenetek rendszerint a foszfortartalommal függnek össze (21/24. ábra). A foszfor elsődleges forrása a tavakba mosódó műtrágya és mosószer. Egy célzott vizsgálat szerint az eutrofizált állapot 20 $\mu\text{g/l}$ foszformennyiségénél alakult ki, a tiszta víz állapot viszont csak akkor tért vissza, amikor a foszfortartalom 10 $\mu\text{g/l}$ alá csökkent. A koncentrációk élőhelyfüggőek, például a floridai Everglades-mocsarakban a foszfor küszöbkoncentrációja alacsonyabb

volt és az eutrofizált állapot már 12-15 $\mu\text{g/l}$ koncentrációnál megjelent.

Látható, hogy a széles értelemben vett abiotikus és biotikus bolygatás egyaránt lényeges eleme az alternatív közösségi állapotok kialakulásának. A perturbáció ereje és kiterjedtsége szintén. Már ezen a szinten is észrevehető a leírtak kapcsolata a **közepes gyakoriságú bolygatások** (22.5) elméletével. Fontos különbség azonban, hogy míg az előbbi esetében alternatív közösségi állapotokat keresünk, az utóbbi a fajdiverzitás kérdését helyezi előtérbe! A kis intenzitású bolygatások nem hoznak létre alternatív közösségi állapotokat, mert az élőhely-folt, ahol a bolygatás történt, szinte azonnal regenerálódhat. A rendkívül erős és gyakori bolygatások közepette fennálló alternatív közösségi állapotok, ha ekkor létrejöhetnek egyáltalán, nagyfokú hasonlóságot fognak mutatni (a feltételeket toleráló fajok jelenléte vagy a verseny hiánya következtében). Ugyanakkor az is nyilvánvaló, hogy az erősebb, gyakoribb bolygatások nagyobb valószínűséggel hoznak létre alternatív közösségi állapotokat. Az alternatív közösségi állapotok keletkezése nagyobb valószínűségű fajgazdagabb ökológiai környezetekben is.

Az alternatív közösségi állapotok létrejöttében meghatározó fontosságú tényezők a következők:

- A **történetiség** (21/1. ábra) arra az érkezési fajsorrendre (prioritásra) utal, amellyel a közösség felépülése zajlott. Az **érkezési sorrend lehetővé teszi, hogy többféle közösségi állapot alakuljon ki**, mert az először érkező fajok befolyásolják a később érkezők letelepedését. Emiatt, még azonos környezeti viszonyok között is, eltérő összetételű közösségek alakulhatnak ki. Természetes viszonyok között ilyen a rezidens madárpopulációk és a migránsok viszonya. Míg az előbbieket szerveződését a verseny alakította lokálisan, addig a migránsok érkezési sorrendje és kölcsönhatásuk a rezidensekkel változatos összetételű közösségekhez vezet (Klingbeil és Willig 2016).
- A lépték **szerepe** az alternatív közösségi állapotok létrejöttében azt jelenti, hogy **elegendően nagy területen kell a bolygatásnak bekövetkeznie**, hogy alternatív stabilis állapot keletkezzék. Amennyiben ez kis területet érint, regenerálódás történik a közösségben. A nagyobb területen, ezzel szemben, fennáll a lehetősége, hogy nagyszámú propagulum telepedhet meg egy másik, alternatív közösség tagjai részéről. Petratis és Latham (1999) által a tengeri árapály zónában végzett kísérletek azt mutatták, hogy az egyik alternatív közösség, a víz alatti „erdőket” alkotó algák, valamint a másikat alkotó, az ehető kékagyló (*Mytilus edulis*) (5/11. kép) és a *Semibalanus balanoides* kacs lábú rákok csak abban az esetben voltak képesek lecserélni egymást, ha a bolygatott területek mérete legalább 1-10 m^2 és teljes mértékben „letisztított” volt a bolygatás következtében. Ezekre a felületekre érkeztek meg a propagulumok és mennyiségi viszonyoktól függően gyorsan birtokba vették.

- Az **időbeliség** az alternatív közösségi állapotok fennállásának időtartamára vonatkozik. Általános feltétel **egy teljes nemzedék** jelenlétének kimutatása, azt követően, hogy az alternatív közösség fajai megtelepedtek. Ez

esetenként igen nehéz, mert a kísérletező élettartama rövidebb lehet az élőhelyen élő fajok élethosszához képest. További részletek 21.TA8-ban.

21.TA1 SZERVEZŐDÉSI SZABÁLYOK, TÉR-IDŐ LÉPTÉKEK ÉS SZERVEZŐDÉSI SZINTEK

21.TA1.1 A sakktábla eloszlás „utóélete”

A módszer, amelyet Diamond és Brown eredményeinek vizsgálatára használtak a Sale (1974) által kifejlesztett null-modell analízis volt, melynek gyökerei (a Monte Carlo szimulációk) a XX. század elejére nyúltak vissza. Ez a módszer lehetővé teszi annak feltételezését, hogy miként nézne ki egy közösség, ha véletlenszerűen szerveződne, tehát például nem lenne interspecifikus verseny, amely befolyásolná egy faj jelenlétét vagy hiányát egy közösségben. Simberloff és több későbbi munkatársai (L. Stone, T. Dayan és mások) ilyen statisztikai eljárásokkal bizonyították, hogy Diamond és Brown közösségei nem mutatnak olyan mintázatokat, melyek a verseny szervezőhatását tükröznék (műtermékeknek tartották a fajeloszlásokat). Az érintettek ezzel szemben – ugyanazokat az értékelési módszereket alkalmazva – a verseny hatását látták megvalósulni. Ez a vita vezetett el két, szélsőségesen eltérő elmélethez (21.3). Simberloff és Collins 2010-ben visszatért Diamond szabályához, mely szerint „Egyes fajok sohasem létezhetnek magukban, vagy egy nagyobb kombináció részeként” és annak ellentmondásosságát bizonyították, mert szerintük

1. A sakktábla eloszlás egy része úgy is keletkezhetett, hogy több faj egymástól függetlenül kolonizálta a szigeteket, vagyis nem kölcsönhatás eredménye a mintázat.
2. Még ha néhány sakktábla eloszlás nem a független kolonizáció eredménye is, más magyarázatok is elképzelhetők, nem csak a verseny. A fajoknak eltérő igénye lehet, vagy testvérfajokról van szó, melyek „nemrég” alakultak ki allopatrikusan.

Simberloffék Salamon-szigetekhez tartozó 45 szigeten vizsgálták a 142 fajt tartalmazó madárfaunát a sakktábla előfordulás szempontjából. Négy típusú guildet találtak, melyek kettő-nyolc fajtól álltak. Megállapították, hogy a kis és nagy szigeteken eltérő szabályzó erők működnek. A kis szigeteken, melyek a nagyobbakhoz közel vannak, a klasszikus szigetbiogeográfiai egyensúlyi elmélet érvényesül, mert a nagyobb szigetekről érkeznek a betelepülő fajok. A nagyobb szigeteken sakktábla eloszlást azonban nem találtak. Egy újabb vizsgálatukban is (Collins és mtsai 2011), melyet a Bismarck-szigetvilág madarainak adatbázisával végeztek, a sakktábla eloszlás fő összetevőjének a történeti szigetbiogeográfiát és kisebb mértékben a verseny által létrehozott szupervándor fajokat tartották. A betelepülés történeti háttere

a szigetvilágot alkotó négy nagy szigetcsoportot elválasztó, a diszperziót gátló akadályok hatását hangsúlyozza.

Az eddigi null-modellen alapuló vizsgálatok érvényességének kétségbe vonásával Sanderson és mtsai (1998) újabb vitahullámot indukáltak. A null-mátrixok létrehozására olyan módszert közöltek, amely alapján szerintük a bismarck-szigeteki és a vanuatui madárfauna valóban sakktábla eloszlást mutat. Természetesen ezekre az állításokra is megérkeztek a megfelelő válaszok, és a bírált szerzők most már ezeket vádolták pontatlansággal és hibákkal, és újra kimutatták a sakktábla eloszlás hiányát az említett szigeteken (Connor és mtsai 2013).

A fentiekhez hasonlóan, 96 vizsgálat eredményeinek felhasználásával, Gotelli és McCabe (2002) készített metaanalízist, melyből azt a következtetést vonták le, hogy a Diamond-féle szabály érvényes, de nem zárták ki az alternatív hipotézisek érvényesülését sem, melyek szintén eredményezhetnek nem random közösségi mintázatokat. Például lehetséges ún. „**élőhely sakktábla**” eloszlás, ami nem a verseny miatt, hanem élőhely preferencia következtében jelentkezik. Egy másik fajeloszlási lehetőség a „**történeti sakktábla**”, amely a biogeográfiai és evolúciós fajtörténet (allopatrikus speciáció) következtében állhat elő. A fajképződés formájában történő közösségszerveződés egyik alaposan megvizsgált példája a Hawaii-szigeteken élő *Tetragnatha* genusba tartozó pókok, melyek nem szőnek hálót, hanem aktívan keresik zsákmányukat. Négy jól meghatározható, ökológiai funkciókban is elkülönülést mutató alakjuk („ökomorfa”) állapítható meg, melyek közül egy vagy több fordul elő minden egyes közösségen belül (Gillespie 2004). Természetesen ez niche-alapú szerveződést jelent, mert adaptív radiáció eredménye, melynek azonban többféle oka is lehet. Hasonló megállapítások



21/24. kép. A Hawaii-szigeteken honos *Tetragnatha waikamoi* (Tetragnathidae) pókfaj „utánjáró” zöld ökotípusa
© Rosemary R. Gillespie (2013),
doi: 10.1016/j.cub.2012.11.052

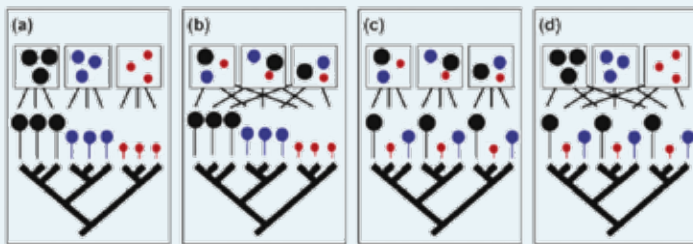


21/25. kép. Fákon élő *Anolis* (Dactyloidae) gyíkfajok niche-felosztása a Karib-tenger szigetein
© Wollenberg C és mtsai (2014),
doi: 10.1002/ece3.908

érvényesek a Karib-térség szigetein élő falakó (többségükben az *Anolis* genusba tartozó) gyíkfajokra is. A Nagy-Antillák szigetein a hasonló élőhelyeken morfológiailag is hasonló ún. „ökomorfok” élnek, melyek a különböző kládusok közötti konvergenciát mutatják. Egy élőhelyen belül pedig a verseny határozta meg a mikroélőhelyek elfoglalását, amelyben a fajok testtömege volt a kritikus faktor (Wollenberg és mtsai 2014). Az alternatív hipotézisekhez csatlakozik Ulrich (2004) modellje is, melyet „neutrális ökológiai sodródási modellnek” nevezett, utalva ezzel Hubbell neutrális elméletére. Ebben azt próbálta bizonyítani, hogy random folyamatok is eredményezhetnek nem random mintázatokat. Véleménye szerint a kérdésfeltevés is hibás: nem azt kell kérdezni, hogy a természetes közösségeket szerveződési szabályok strukturálják-e, hanem azt, hogy a nem random mintázatok fajok közötti kölcsönhatásokból, vagy sztochasztikus sodródási folyamatokból keletkeznek-e?

21.TA1.2 Filogenetikai közösségszerveződés

A közösségszerveződési mintázatok feltárásának új eljárásaként jelent meg a **filogenetikai** módszer, mely rokonsági alapon, filogenetikai távolságok alapján mutat ki szerkezeti sajátosságokat (Vamosi és mtsai 2009). Erre az ad lehetőséget, hogy a fenotípusok eloszlása filogenetikai tekintetben nem random, vagyis egy közösségben, részben a speciációs folyamatok miatt is, közel rokon fajok előfordulása várható. A filogenetikai „szétszórtság” azt jelenti, hogy a lokális léptéken együtt-előforduló fajok filogenetikailag kevésbé rokonok ahhoz a rokonsági fokhoz képest, ami



21.TA1/1. ábra. Filogenetikai rokonság, környezeti szűrők és verseny kombinált hatásai a szerveződésre. (a) Filogenetikai és fenotipikus klasztereződés, amely összhangban van a filogenetikailag konzervatív tulajdonságok meglétével, a környezeti szűrőkkel és a niche elkülönüléssel. Ilyet az arbuskuláris mikorrhiza családok mutatnak. (b) Filogenetikai és fenotipikus szétszóródás, amelyben változatlanul jelen van a filogenetikai konzervativizmus, de a fajok közötti kölcsönhatások erősebbek, mint a környezeti szűrő. Ilyen mintázatot az észak-amerikai poszták (*Parulidae*) esetében találtak. (c) Filogenetikai klasztereződés és a fenotipikus szétszóródás összhangban van azokkal az evolúciós változásokkal, amelyek adaptív radiáció útján különböző niche-k elfoglalásához vezetnek, mint azt a karibi szigeteken élő *Anolis*-fajoknál láthattuk (21.TA1.1). (d) Filogenetikai szétszóródás és fenotipikus klasztereződés összhangban van a tulajdonságokban történt evolúciós változásokkal, melyek a niche-foglalással és az erős környezeti szűrővel kapcsolatosak. Ez a helyzet a floridai lombhullató fajokból és örökzöld tölgyekből (*Quercus* spp.) álló közösségekben. Az ábrákon a filogenetikai rokonságot az egyes kládusokhoz csatlakozó fekete, kék és piros telt körök (fajok) jelentik. A filogenetikai klasztereződést az összetartó, a szétszóródást az egymást keresztező rokonsági vonalak jelzik a négyzetek alatt. A közösségek a négyzetek, amelyeken a fenotipikus szétszóródást az ugyanabban a négyzetben található különböző színű fajok jelzik [Emerson és Gillespie (2008) nyomán módosítva].

a regionális fajkészletben mérhető. Egy filogenetikailag rokon közösség „szétszórta” azért válik, mert az ökológiai hasonlóság következtében verseny áll fenn. Ezzel szemben aggregált akkor lesz, ha a környezeti szűrők a filogenetikailag konzervatív tulajdonságokat tartják meg. Olyan közösségekben, ahol a tulajdonságok egyenletes eloszlást mutatnak és filogenetikailag konzervatívak, az együtt-előforduló fajok távoli rokonok is lehetnek. Viszont, ha a tulajdonságok konvergálnak, akkor random filogenetikai mintázat fordulhat elő (21.TA1/1. ábra). Ennek a kérdésnek evolúciós értelmezése a konvergencia problémáját is más megvilágításba helyezi. A konvergencia kialakulásában (21.4) alapvetőnek a hasonló környezet szelektív hatását és az adaptáció során jelentkező hasonló fenotípusokat tartják. Losos (2011) szerint azonban másként is keletkezhetnek hasonló fenotípusok, még hozzá random evolúciós változások útján. E mögött számtalan lehetséges út van (pleiotropia, episztázis, hasonló genetikai korrelációk stb.) melyek egyike sem követeli meg az adaptációt.

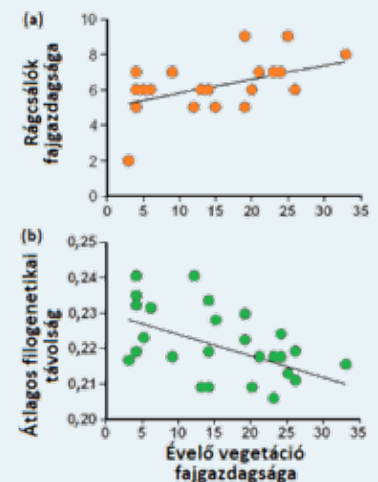


21/26. kép. Neotropikus siklófaj (*Atractus crassicaudatus*, Colubridae)
© Nicolás Baresch Uribe

Cadle és Greene (1993) neotropikus siklófajokból (*Colubridae* család) álló 15 közösség filogenetikai összetételét és méreteloszlását vizsgálta. Arra szerettek volna választ kapni, hogy a méreteloszlás bármelyik közösségben független volt-e a filogenetikai rokonságtól? Az eredmények azt mutatták, hogy (a)

közösségekben a méreteloszlás közvetlen kapcsolatban van a filogenetikai rokonsággal, (b) a különböző kládusokhoz tartozó közösségek különböző átlagos méreteket mutattak és ennek megfelelően a mérettel összefüggő táplálékbeli eltéréseket, és (c) a különböző leszármazási vonalak izolált területeken diverzifikálódtak és onnan erednek. Vagyis, ebben az esetben a filogenetika határozta meg a szerveződést és nem lehetett kimutatni környezeti hatásokat.

Az előbbieket ellenére a filogenetikai közösségek összetétele és a környezeti heterogenitás szoros kapcsolatot mutathat (Stevens és mtsai 2012). Ha a környezeti heterogenitás csekély volt, akkor a filogenetikai



21.TA1/2. ábra. A filogenetikai rokonság csökken a környezeti heterogenitással. (a) Éjszaka aktív rágcsáló kisemlősök fajgazdagsága növekedik a Mojave-sivatagban (USA) az évelő vegetáció fajgazdagságának növekedésével, miközben (b) a filogenetikai távolság a fajok között csökken. Az átlagos filogenetikai távolság 0 és végtelen között változhat (a kis értékek a közeli, a nagyok a távoli rokonságot jelentik). A filogenetikai szétszóródás a verseny eredménye [Stevens és mtsai (2012) nyomán módosítva].

„szétszórtság” jelentősebb volt, és fordítva. Ez érthető, mert a közel rokon fajok az első esetben jelentős versenyre kényeszerülhetnek. A vizsgálatot a Mojave-sivatagban (USA) végezték, éjszaka aktív rágcsáló kisemlősökkel. 31 közösségben vizsgálták, hogyan változott a környezet heterogenitásával a fajok filogenetikai közelsége és közösség fajgazdagsága (évelő növényfajok száma). A rágcsálók fajgazdagsága pozitívan korrelált a növényi fajgazdagsággal, ami a rágcsáló fajgazdagság változatosságának a 26%-át határozta meg. Ugyanakkor, a növényi fajgazdagság növekedésével csökkent a rágcsálók közötti rokonsági fok a közösségben (21.TA1/2. ábra).

21.TA1.3 Tulajdonságalapú közösségszerveződés

Első megközelítésre az az állítás, hogy ez az irányzat nem fajokat, hanem tulajdonságokat vesz figyelembe, meglehetősen furcsának tűnik. Booth és Swenton (2002) szerint a hasonló tulajdonságokkal rendelkező fajokat könnyebb csoportosítani, mert csak azokra a tulajdonságokra kell összpontosítani, amelyek a közösség számára fontosak. Nem vitatható, hogy a fajok szűrése fenotipikus jegyeik alapján zajlik és ebből szempontból csak másodlagos a filogenetikai kapcsolatuk. A tulajdonságokkal a közösség egészét jellemzik és nem az egyedi fajokat.

Tekintsünk egy példát a tulajdonságalapú megközelítésre. A növényi magdiszperzió szempontjából a nagytestű herbivorok sajátosságai ökológiai szűrőként funkcionálnak és így befolyásolják növényegyüttesek és növényközösségek összetételét. Kétféle alapvető magdiszperziós rendszer működik ebben a kapcsolatban: a szervezeten belüli, legtöbbször az emésztőrendszerben történő szállítás vagy **endozoochoria**, illetve a kültakaróval és patával összefüggő **ektozoochoria**. Ezeknek a szűrőknek a hatékonysága függ a növényi tulajdonságoktól, például a termés vonzó hatásától (íz, szín, energiatartalom stb.), vagy a szőrök, nyúlványok jelenlététől. Albert és mtsai (2015) nyolc növényi tulajdonság figyelembe vételével megállapították, hogy a kérődzők a növényfajok legalább 44%-ánál szállítják a szaporító képleteket. A diszperziós mechanizmustól függetlenül előnybe részesültek az N-kedvelő növényfajok, vagy azok, amelyek száraz és hosszabb termésekkel, és azokon nyúlványokkal rendelkeztek. A várttól eltérően ezek terjesztése főleg endozoochóriával történt. A különböző zoochóriák gradiensbe rendezhetőek: meglepő módon a legkevésbé hatékony az endozoochoria volt, ennél kedvezőbbnek adódott a patákkal, és a legproduktívabb a kültakaróval összefüggő ektozoochoria. Ezek alapján a kérődzők kulcsszerepet játszanak növényi közösségek szerveződésében.

Hasonló, tulajdonságalapú közösségszerveződés lehetséges állatfajok esetében is, azonban ezen a területen kevesebb vizsgálat történt (Fountain-Jones és mtsai 2014). A **testméret** az egyik olyan tulajdonság, amely a szerveződést befolyásolja. A méret kifejezésére a testtömeget, a testhosszt, a testrészek hosszúságát vagy a térfogatot használják. A méret (mint életmenet-komponens) szerepet játszhat a szaporodási siker, generációs idő, mikroélőhely-használat, táplálék méret, diszperziós

képesség kifejeződésében. Például a nagyobb testméretű ganajtűrő bogarak nagyobb „ürülékldákat” képesek elgörgetni és mélyebbre is ássák, amivel csökkentik a nagytestű herbivorok újrafertőződési esélyét, amely az ürülékben található bélpараzita férgekkel valósulhat meg. Az ürülékldájában található lárvák ugyanis elpusztulnak a mélyebbre ázott galacsinokban és nem jutnak vissza a talajfelszínre (Gregory és mtsai 2015). A nagyobb testű gerinces ragadozók hatékonyabban szabályozzák zsákmányállataik populáció méretét. Ugyanezek befolyásolják a közösség működését a nagyobb biomassza és a hatékonyabb anyagforgalom által.

Tulajdonságalapú közösségszerveződésben kimutatható a determinisztikus és sztochasztikus hatások váltakozása. Germain és mtsai (2013) 24 növényfaj magvait vetették el parcellákba magasfűvű préri élőhelyen, ahol magfogyasztó kisemlősök jelenthették azt a szelektív nyomást, amely megváltoztatta a közösség szerveződését és így szerkezetét is. Ahol a rágcsálók denzitása magas volt, ott azok a növényfajok maradtak meg, amelyek kevésbé fogyaszthatók voltak számukra. Ez egy determinisztikus, tulajdonságokon alapuló szerveződésnek felelt meg. Azonban, ahol vagy amikor a kisemlősök száma jelentősen csökkent, a propagulumok ismét eljutottak ezekbe a parcellákba és sztochasztikus összetételű közösségek keletkeztek. A rágcsálódenzitástól függően a közösségek az egyik szerveződési típusból a másikba mentek át.

Egy fontos új terület az utóbbi években rohamosan fejlődő „**közösségi genetika**” (Bevezetés III.8), amely szerint a közösségszerkezet a növényi genotípus szerint változik. Azaz, a növényi genotípus szűrőként működik nem rokon fajok, például herbivor rovarok és az ezekkel kapcsolatban lévő ragadozók és parazitoidok közösségének létrejöttében (Lamit és mtsai 2015). Ebben az esetben nyilván olyan tulajdonságoknak kell előtérbe kerülniük a növényhez kapcsolódó populációkban, amelyek együtt változnak a növényi genotípussal. Az így képződött közösségek nem véletlenszerűen szerveződnek. Ilyen például a keskenylevelű nyárfa (*Populus angustifolia*, III/6. kép) különböző genotípusain szerveződő közösség (endofita szimbionták, patogének, zuzmók, ízeltlábúak stb.).

21.TA1.4 A szerveződési szabályok függése a térléptéktől

Eddigi ismereteink alapján a kényszerek jelentősége tér-idő léptékben változik. Ebből arra következtethetünk, hogy a szerveződési szabályok is változnak a lépték szerint. Két kérdést érdemes megkülönböztetni: változnak-e a szerveződési szabályok (1) térléptékek között és (2) térléptéken belül? (Az időlépték alapvetően a szukcesszionális folyamatban, a perturbációk tartamában és a szerveződés történeti aspektusában jelentkezik. A szukcesszióról korábban több esetben szó volt, a perturbációk a 22. fejezet témája, a történetiséget pedig a 21.5-ben tárgyaljuk részletesebben.)

A térlépték tekintetében lokálisan determinisztikus, regionálisan pedig sztochasztikus szervező hatások dominálnak.

A legtöbb vizsgálatot lokális léptéken, rendszerint kisméretű területeken, mikro-, vagy mezoléptéken végezték. Ezeket az eredményeket nem lehet nagyobb léptékekre interpolálni, mert regionálisan vagy kontinentális méretekben más kényszerek és szűrők működnek. Lokális kényszerek, például verseny vagy ragadozás, niche-alapú szerveződést eredményeznek. Egy kisebb közösségegség szerveződésében, például egy **taxonguild** esetében, a szinkronizáció a guild-tagok között pontosabb a táplálék megjelenésével, mert közel rokon fajokról van szó. A testméret vagy a fejlődés sebessége rendkívül kis térléptékben is meghatározhatja a szerveződést, de még itt sem feltétlenül niche-alapú. Ha jóval nagyobb térléptéket, például regionális vagy kontinentális méreteket veszünk, a közösség szerveződésében egyre inkább abiotikus faktorok (hőmérsékleti szélsőértékek, csapadék mennyisége stb.) lesznek fontosak és a random szerveződés gyakoribbá válik. Webb és mtsai (2002) egy sor közlemény eredményét áttekintve a következő léptékfelosztást állapították meg: a biogeográfiai a legnagyobb (kb. 10 ezer km-es) lépték; a regionális (1000 km-es); a „közösséglépték” (10 km-es); és a legkisebb, ún. szomszédsági lépték (100 m-es). Az utóbbinál az egyedszintű kölcsönhatások is fontosak lehetnek, például gímszarvasok vetélkedése. A regionális és annál nagyobb léptékű formációk, például biomok, szerveződési kérdéseivel a **makroökológia** foglalkozik (8.TA3). A szűrőfeltételek a léptékek teljes spektrumán működnek egyidejűleg. Hierarchikus természetükből következően, egy populáció nemcsak a lokális közösségbe jutás feltételeinek felel meg, hanem egyúttal a nagyobb léptékeken működőknek is. A szűrőhatások sorrendje ellenben nem világos.

Sydenham és mtsai (2015) a szűrőhatások megjelenését vizsgálták különböző tengerszint feletti magasságokon Dél-Norvégiában. A transektek egymáshoz viszonyított távolsága 20 km és 100 km között változott. A gyűjtések során összesen 52 méhfajt (Apidae) fogtak. A méhek fajgazdagságának és funkcionális csoportosulásának a változását a 100 km-es léptékű hatások magyarázták. Ezzel szemben a lokális szűrőknek, mint a táji heterogenitás, a növényzeti borítás és a növényi fajösszetétel nem volt hatása. Ebben a hierarchiában egy fokkal feljebb léphetünk, azaz regionális és kontinentális szervezőerőket hasonlíthatunk össze. Krasnov és mtsai (2015) palearktikus kisemlősökön (Erinaceomorpha, Soricomorpha, Rodentia és Lagomorpha) élő bolhafajok esetében keresték a szervezőerőket regionális és kontinentális léptéken (regionálisan 27 bolhafaj 24 kisemlősfajon, kontinentálisan 202 bolhafaj 134 kisemlősfajon). A bolhközösségek a környezeti szűrők abiotikus komponensei és a kisemlősökösszegek összetétele alapján egyaránt szerveződtek. Kontinentális léptéken a közösség összetétele volt erősebb hatású, regionális léptéken éppen fordítva, az abiotikus szűrők szerepe volt jelentősebb. A két lépték hatása közötti különbséget a szerzők abban látták, hogy a regionális közösségszerveződést környezeti és epidemiológiai, a kontinentalist pedig evolúciós, biogeográfiai és történeti tényezők befolyásolhatják.

21.TA1.5 Azonos szerveződési szabályok működnek-e az egyes szerveződési szinteken?

Az eddigiek alapján megállapíthatjuk, hogy a populációk, közösségek és biomok szintjén nem azonos szervezőerők működnek, az azonban lehetséges, hogy esetenként mindkét (niche-alapú és sztochasztikus) hatás egyidejűleg is megnyilvánul.

A populáció szintje értelemszerűen az eddigi tárgyalásokból hiányzott, mert a szerveződés folyamata közösségekre értendő. Mégis megemlíthető, hogy populációs szinten is működnek „szervezőerők” például a populáció egyedei közötti intraspecifikus verseny.

A közösségi szinten főként niche-alapú szerveződést tételezünk fel, azonban amint a korábban leírtakból kitűnik, ez nem általánosítható. Ennek oka nemcsak a közösségeket alkotó sokféle populáció sajátosságaiban keresendők, hanem éppen a térlépték belépésével lehet kapcsolatos. Míg lokális léptéken sok esetben niche-alapú szerveződéssel számolhatunk, regionális léptéken nemcsak a „közösség” válik kérdésessé, hanem sztochasztikus szerveződési hajtóerők is működhetnek (lásd neutrális elmélet).

A biomok összetételét nagyléptékű klimatikus/abiotikus ökológiai környezeti hatások szabják meg alapvetően, ezért nem várhatunk egyéb szervezőerőket. A bioszféraszint a teljes bolygó élővilágát jelenti, amelyet az univerzális abiotikus, fizikai erők határoznak meg. Az azonban nem zárható ki, hogy erre az élő szervezeteknek is van befolyása, például az albedo megváltoztatása (25.4.3) vagy a humán népesség éghajlatbefolyásoló hatása (27. fejezet).

21.TA2 A NULL-MODELL ANALÍZIS

Fontos tisztáznunk a nullhipotézis, a null-modell és a neutrális modell fogalmak közötti különbségeket.

A **null-hipotézis** az ökológiában egy statisztikai fogalom. Egy konkrét vizsgálat céljára vonatkozó alapfeltevés, amely nélkülözi a preconcepciókat és mindaddig elfogadjuk, amíg az ellenkezőjét kísérlettel vagy megfigyeléssel nem tudjuk alátámasztani. Például egy közösségről azt állítjuk, hogy véletlenszerűen szerveződik, majd a kísérletek során bebizonyosodik, hogy ez a feltevésünk hamis volt, mert a verseny jelentős szerepet játszik.

A **null-modell** egy statisztikai vizsgáló módszer, egy olyan mintázatgeneráló eljárás, mely az ökológiai adatok randomizációján, vagy egy ismert vagy fiktív eloszlásból vett mintán alapul. Ténylegesen tehát feltételezzük, hogy az adatkészletünk nem tartalmaz mintázatot, majd megfelelő eljárással megvizsgáljuk, hogy valóban random eloszlás tapasztalható-e. Amennyiben nem, akkor a null-hipotézisünk elvethető, illetve bizonyítottnak tekinthetjük, hogy az adathalmazban (adott esetben ez egy közösség fajösszetétele) mintázat észlelhető.

A **neutrális modell** eredetileg (Hubbel 2001) egyedszintű modellezést jelentett, amit később Hubbell (2006) fajsztint is

értelmezett. Feltételezte, hogy a diszperzió térben limitált, és minden egyed/faj azonos rátermettséggel (a populációs átlagokból számolt *per capita* születési és halálozás valószínűséggel), valamint migrációs és speciációs valószínűséggel rendelkezik.

		Helyek												
		A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	...	n
F a j o k	1	1	1	1	0	1	1	0	1	0	1	0		
	2	1	1	0	1	1	0	0	1	0	0	1		
	3	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0		
	4	0	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1		
	5	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0		
	6	1	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0		
	7	0	1	0	0	0	0	1	1	1	1	0		
	8	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	1		
...														
n														

21.TA2/1. táblázat. Jelenlét/hiány mátrix null-modellhez. Különböző helyeken (A, B, C, ..., n) mintavételezéssel gyűjtünk állatfajokat. A mátrixba ezeknek a fajoknak a jelenléte vagy hiánya kerül az egyes helyeken (1, 2, 3, ..., n). A mátrix bal oldalán (lila színnel árnyékolt négyzetek) egy 3 fajból álló guild lehetséges fajkombinációit ($2^3 = 8$) tüntettük fel.

értékek szerepelnek. Egy oszlopban tehát az összes vizsgált faj adott lokalitásra jellemző előfordulása vagy hiánya található. Ezután meghatározott feltételek (pl. rögzített sor és oszlopösszegek) mellett randomizálják a mátrix adatait, majd alkalmas statisztikai próbával összehasonlítják az eredeti eloszlást a randomizált változattal. Erre több programot is használnak, például ilyen az EcoSim program (<http://garyentsminger.com/ecosim/index.htm>). Az iterációk számának magasnak, (kb. 30 ezernek) kell lennie, hogy megbízható szignifikancia szintet érjünk el (Lehsten és Harmand 2006). Amennyiben a két eloszlás különbözik, elvethető a null-hipotézis, mely szerint nincs különbség a véletlenül és valamilyen kényszer alatt szerveződött közösségek mintázatai között. Az eredményt ún. sakktábla egységekben (CU) kapjuk meg, amely azonban csak az **együtt-előfordulási** valószínűségeket fejezi ki, vagyis, hogy a fajok együtt-előfordulása különbözik-e a véletlenszerűtől. Ezért fontos különbséget tenni az **együttélést** (koegzisztenciát) leíró kombinációktól, mert ez interakcióra, például versenyre, utalhat.

Az együtt-előfordulás a fajok olyan **variációja**, amely tartalmazza a guildok elméletileg lehetséges fajszám előfordulásait, melyben a tényleges fajösszetétel mellékes, **csak a guildtagság számít**. Például egy 14 fajból álló guild (21/8. ábra) összes variációjának száma 2^{14} (16 384). A gyűjtések során 3432 hét fajból álló guildet várunk (az ábrán a nyíllal jelzett zöld színű oszlop). A várt variációs gyakoriságokat a következő binomiális együttelődéssel számoljuk,

$$\frac{n!}{(n-m)!m!},$$

ahol n a guildben résztvevő fajok száma (a fenti példában 14) és m a fajok száma az éppen vizsgált guildben (1, 2, 3 stb.). Az előbbi számítással ellentétben azonban csak négy, hét fajból álló guildet találunk (az ábrán a fekete oszlopok mutatják a valóságban előfordult variációkat). Az alacsony érték oka egyrészt az lehet, hogy különböző befolyásoló tényezők miatt a lehetséges variációknak csak egy része valósul meg, másrészt módszereink hiányossága miatt nem vagyunk képesek valamennyi együtt-előforduló fajt észlelni.

A együttélési fajkombinációk a guildet alkotó fajok speciális **kombinációi**, ahol az a lényeges, hogy **mely fajok vesznek részt**. Például egy három fajból álló guild kombinációinak száma 2^3 , azaz nyolc (21.TA2/1. táblázat). Ebben az esetben sem bizonyos, hogy valamennyi kombinációval találkozunk.

Visszatérve a számításokra. Az együtt-előfordulás sakktábla egységeit az alábbi összefüggés (Stone és Roberts 1990) alapján számolhatjuk fajpáronként:

$$CU = (o_i - s)(o_j - s),$$

ahol CU a sakktábla egység, o_i és o_j az i és j fajok előfordulása az s helyen. A kifejezés akkor jelez együtt-előfordulást, ha a CU egységek szignifikánsan nagyobbak a véletlenszerű előfordulásból kapható értéknél.

A koegzisztencia mérésére azonban ez a módszer csak korlátozottan alkalmazható, mert a prezencia/abszencia mátrix nem abundanciális adatokat tartalmaz. Pedig azok fontossága könnyen belátható, mert a fajpárok kölcsönhatásának eredménye nagyban függ az egyes abundanciáktól. Ennek figyelembe vételére Schluter (1984) „variancia arány”, vagy Osnas és Ankney (2003) módszere alkalmazható. (Újabbban Ulrich és Gotelli (2010) is közöl egy erre alkalmas eljárást.) Osnas és Ankney a következő metrikát ajánlja:

$$C_{ij} = \sum_{w=1}^N x_{iw}x_{jw},$$

ahol C_{ij} az i és j taxonok közötti koegzisztencia mértéke, x_{iw} az i faj, x_{jw} pedig a j faj abundanciája w helyen, N a helyek összes száma. Ezt is egy alkalmas null-eloszlással kell összehasonlítani a megfelelő szignifikancia szint kimutatására. A C_{ij} érték azt mutatja meg, hogy két faj valóban együtt él, például ugyanannak a guildnek a tagja.

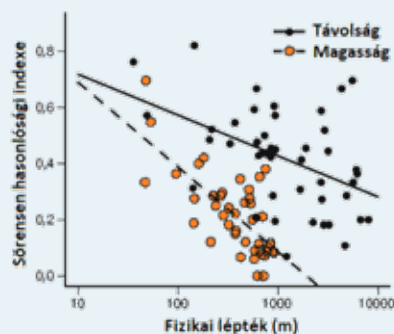
A null-modellek alkalmazása kapcsán két fontos aspektusra szeretnénk felhívni a figyelmet. Az egyik elvi jelentőségű. A null-modellek szakítanak azzal a felfogással, hogy az interspecifikus verseny kimutatása csak kísérletes körülmények között lehetséges. Bár a kísérletekkel a verseny megléte nagy valószínűséggel bizonyítható, ellenben gyakorta adódik olyan helyzet, amikor kísérletezésre nincs lehetőség, csak megfigyelési vagy előfordulási adatokat gyűjthetünk. Null-modell alkalmazásával ezekből az adatokból is következtethetünk az együtt-előfordulás és koegzisztencia lehetőségére, azonban a háttér okok meghatározása bizonytalan.

A második megjegyzés a további értékelésekhez használható statisztikai módszerek kiválasztására vonatkozik. A már végrehajtott null-modell analízis után nem alkalmazhatunk olyan tesztek (pl. chi-négyzet, vagy ANOVA), melyek az adat-sorok függetlenségét feltételezik. Ugyanis az észlelt és randomizált mátrixok adatai egymástól nem függetlenek, tehát az előbbi feltételt nem teljesítik.

21.TA3 A NICHE-ALAPÚ ÉS NEUTRÁLIS MODELLEK EGYESÍTÉSÉRE IRÁNYULÓ TÖREKVÉSEK

Törekvés tapasztalható arra, hogy a niche-alapú és neutrális elméletet egyesítsék, mert alkalmazásuk nem kizárólagos. Mai tudásunk alapján nehéz elfogadni azt, hogy nagy közösségekben, ahol fajok száza lépnek kölcsönhatásba, a niche-alapú folyamatok nem működnek és tisztán neutrális dinamika volna uralkodó (Leibold és McPeck 2006). A problémakört szélesíteni kell, mert a fajredundancia-kérdést (20.3.1) és a nem-egyensúlyi folyamatokat (7. fejezet) is érinti. Az előbbit annyiban, hogy egyenértékű fajok helyettesíthetik egymást, az utóbbit pedig azért, mert a nem-egyensúlyi folyamatok nagyon hasonló fajokat tartalmazó közösségekben is működhetnek. Ezek a próbálkozások esetenként „közbülső állapotokat” is kimutatnak. Az új elméletekben a niche-alapú folyamatok biztosítják a közösség szerveződésének keretét, amely abiotikus és biotikus szűrőkön alapul (specializáció, születés és mortalitás, testméret), a neutrális folyamatok pedig a fajok eloszlási mintázatát (diszperzió limitáció, sodródás) határozzák meg. A kutatók szerint az ilyen közösségek fajgazdag élőhelyeken fordulnak elő, ahol a koegzisztencia hasonló fajokat hozott létre. A közösségekben stabilizáló és kiegyenlítő mechanizmusok működnek: a stabilizálók éppen a niche-különbségek alapján a hasonló fajok koegzisztenciáját segítik, a kiegyenlítők pedig csökkentik a versenyképességet. Bonsall és mtsai (2004) és Chase és Myers (2011) szerint a niche-alapú és neutrális folyamatok

szimultán zajlanak, Chave (2004) komplementereknek tartja ezeket, Mutshinda és O’Hara (2011) szerint pedig a kettő között kontinuum van. Az utóbbiak, saját vizsgálatukban, amelyet két rágszálófajjal végeztek Új-Mexikóban (USA) az említett közbülső (részben niche-alapú, részben neutrális) állapotot mutatták ki, azonban megjegyzik, hogy a niche általi strukturáló hatás



21.TA3/1. ábra. Új-Mexikóban (USA) a sáskaközösségek fajösszetételének hasonlósága csökken a távolsággal és a tengerszint feletti magassággal. Az ábra a neutrális (távolság) és niche-alapú (magasság) szerveződés kölcsönhatását mutatja. A vízszintes tengely logaritmikus beosztású [Rominger és mtsai (2009) nyomán módosítva].

feltüntetése lenne megfelelő, mert olyan rendszer szerintük nem létezik, amely szerveződésében niche-alapú, de működésében neutrális. DeLong és Vasseur (2012) mikrokozmosz kísérletekben bizonyította, hogy van ilyen rendszer. Baktériumokat fogyasztó csillósok (*Paramecium aurelia* és *Colpidium striatum*) együttélését vizsgálták laboratóriumban. Azzal a feltételezéssel éltek, hogy a verseny a forrásfelosztás következtében növeli azon tulajdonságok körét, melyek előnyösek a niche-alapú szerveződéshez (pl. oxigénfogyasztás, biomassa). Ezzel szemben a neutrális nem okoz ilyet, mivel nem niche-felosztáson alapul. A két csillós egysejtű baktériumtápláléka méret szerint elkülönült, a versenyük hatása pedig teljesen szimmetrikus volt, így végül egy teljes mértékben neutrálisan viselkedő közösséghez jutottak. A legtöbb természetes közösség bonyolultabb, mint két egysejtű rendszere, így joggal feltételezhető, hogy ezek másként viselkednek.

A kétféle hatás külön és egyidejűleg érvényesülhet. Például amikor két, az *Enallagma* genusba tartozó szitakötőfaj (melyek filogenetikailag távoli rokonok, de ökológiai szempontból ekvivalensnek bizonyultak) egyedszámát manipulálták kísérletesen, egyik sem jutott demográfiai előnyhöz alacsony populációdensitásnál, magas esetén pedig mindkettő hasonló mortalitást és populációcsökkenést szenvedett el (Siepielski és mtsai 2010). A niche-alapú feltételezés az volt, hogy minden faj egyedülálló populációdinamikai paraméterekkel rendelkezik, ami mennyiségi viszonyok szerint meghatározza más közösségtaggal való kölcsönhatásuk erősségét. A neut-



21/27. kép. Kéksávú légivadász (*Enallagma cyathigerum*, Coenagrionidae) © Charles J. Sharp



21/28. kép. Kék légivadász (*Ischnura elegans*, Coenagrionidae) © Christian Fischer

rális feltételezés szerint pedig minden tekintetben azonosak és ugyanolyan szintű denzitásfüggést érzékelnek, amit az összes faj teljes abundanciája határoz meg. Időben a fajok, az ökológiai sodródás révén, együtt jutnak el addig a pontig, amikor véletlenszerű kihalás történik. A két *Enallagma*-faj 20 tóban végzett vizsgálat alapján követte a neutrális elméletet, viszont az *Ischnura* genus szitakötőfajai erős, niche-alapú együttélést mutattak.

Az előbbi példához hasonlóan a niche-alapú és a neutrális modell közös hatását mutatták ki Új-Mexikó (USA) sáskaközösségeinek vizsgálatával (Rominger és mtsai 2009). A kérdés az volt, hogy a fajösszetételt és abundanciát vajon a limitált diszperzió alakítja-e egy környezeti és távolsági gradiens mentén, vagy inkább determinisztikus hatások szabják meg. A bonyolult mintavételezés részleteit mellőzve, figyelembe vették a terület heterogenitását [cserjék és két moszkítófűfaj (*Bouteloua*) borításának mértékét] és magassági különbségeit (kb. 200 m) is.



21/29. kép. Moscitófű
(*Bouteloua* sp., Poaceae)
© Pethan

A mintavételek közötti távolság és a topográfiai magasság növekedésével a közösségek hasonlósága csökkent (21.TA3/1. ábra) Ez egyrészt a diszperzió korlátozottságára utal (ami a neutrális modell működését jelzi), másrészt a hasonlóság erőteljesebben csökkent a magasság növekedésével, mint a távolsággal, ami a környezeti szűrők fajösszetételre gyakorolt jelentős hatását feltételezi (niche-alapú modell jellemzője).

21.TA4 HERBIVOR KÖZÖSSÉGEK SZERVEZŐDÉSE

Mint ismeretes, a herbivorok két nagy csoportba sorolhatók testméretük és ebből következő eltérő tulajdonságaik alapján. A **nagytestű** herbivorok legtöbb esetben generalisták és a növényi architektúra kevésbé lényeges számukra. A **kistestű**, alapvetően rovar, herbivorok nemcsak a lényegesen nagyobb fajsúlyuk és abundanciájuk, hanem a gazdanövényük elterjedtsége, architektúrájára adott válaszuk, valamint legtöbb esetben specialista táplálkozási szokásaik miatt is más elbírálás alá esnek. A fajsúlyuk nagyságrendekkel különbözik (kb. 200 herbivor emlősfaj és legalább 300 ezer herbivor rovarfaj), ami a szerveződés lehetséges változatosságára is utal. A kistestű herbivor emlősfajok (rágcsálók) közösségeinek szerveződésével többször foglalkoztunk a fejezet más részeiben.

Ugandában Beaudrot és mtsai (2013) növénytermékek főemlősök általi diszperzióját vizsgálták és kimutatták, hogy a növények limitált diszperziója jelentősen befolyásolta a főemlősök együtteseinek szerkezetét.

A kistestű, elsősorban rovar, herbivorok szerveződésében szerepet játszó faktorok nagyon változatos képet mutatnak:

- A legalapvetőbb szervező erő a rendszerint szűk tápnövény **specializáltság**, amely eleve meghatározza, hogy mely fajok lehetnek jelen egy növényen. Ennek alapja a 10. fejezetben tárgyalt MNA-khoz mint a tápnövényt



21/30. kép. A trópusi *Inga*-faj
(Leguminosae) termései
© GL. Lopes

jelző anyagokhoz való, genetikailag meghatározott kötődés és a táplálkozást gátló anyagok hiánya. Ezek a növény elfogadását vagy elutasítását határozzák meg. Az MNA-k hasonlósága elősegítheti, a különbözősége pedig csökkentheti a közösség fajsúlyát és hasonló igényű (egy guildbe sorolható) fajok jelenlétét. Általános felfogás, hogy a rokon növényfajok hasonló

kémiai védelemmel rendelkeznek, azonban ez például a trópusi területeken élő *Inga* (Leguminosae) nemzetség fajaira nem áll (Kursar és mtsai 2009). Az *Inga*-fajok filogenetikai rokonsága és 12 MNA (szaponinok, fenolok, nem-fehérje típusú aminosavak stb.) eloszlása a fajok között az egyezés teljes hiányát (inkongruenciát) mutatja, vagyis a növények és a kémiai anyagok kladogramja nem egyezik meg. Az együtt-előforduló *Inga*-fajok jobban elkülönülnek a herbivor rovarok elleni védelem tekintetében, mint ami véletlenszerűen várható, azaz egy ritka kémiai védelmet mutató faj rátermettsége nagyobb lehet. Ez egyúttal lehetővé teszi az *Inga*-fajok koegzisztenciáját, de alapvetően meghatározza a herbivor rovarközösségek összetételét is.

Az Angliában honos ernyősvirágúfajok (Apiaceae) kémiai diverzitása viszont pozitívan korrelált a herbivor rovar fajgazdagsággal (Jones és Lawton 1991), ami nemcsak változatos összetételű közösségek kialakulását, hanem azt is jelenti, hogy a nagyobb kémiai diverzitású növényfajok egyre több közös rovarfajjal rendelkeznek és a növényfaj-váltások → preadaptációval történhetnek. A növény fizikai tulajdonságai (szőrözöttség, szöveti szilárdság, viaszréteg stb.) is fontosak lehetnek.

- Nem elhanyagolható a növényi **intraspecifikus genetikai variabilitás** hatása sem azokon az ízeltlábú-közösségeken, amelyek egyáltalán jelen lehetnek egy növényfajon. Például a ligetszépe (*Oenothera biennis*) genotípusai az ízeltlábú-közösségek diverzitásának 41%-áért voltak felelősek (Johnson és Agrawal 2005). Price (1992) azt találta, hogy a *Salix lasiolepis* fűzfaj 15 klónja esetében, melyek egyébként több sajátságban (fenológia, fitokémia, szín, hajtás átmérő mérete, növekedési erély stb.) különböztek, a rajtuk élő, az *Euura* genusba tartozó négy növényevő darázs faj egyedszáma igen jelentős változásokat mutatott. Mindez a velük kapcsolatban álló további fajokat (parazitoidok, ragadozók stb.) is befolyásolta.
- Azok a fajok, amelyek guildeket képezve, limitált forrásokkal rendelkezve, például gubacsokban, fejlődnek, gyakran éles versenyben, sokszor kannibalisztikus viszonyban vannak. A **gubacs** lényegében ezek kiterjesztett fenotípusa, amely rendkívüli formagazdagságban jelenik meg például tölgyfajokon (*Quercus* spp.). Hasonlóan, a „bogáncsfélék” Cardueae- [jelenleg Cynareae-] fajok (*Cirsium*, *Carduus*, *Centaurea* stb. genusok) virágfejeiben élő herbivor rovar guild tagjai (Tortricidae, Pyralidae, Curculionidae, Tephritidae stb. családokból) (21.TA4/1. ábra) intenzív versenyben állnak a táplálékforrásért. A guildék összetétele és mérete független a virágfej méretétől (Zwölfer 1980). Másfelől, 4-5 a *Cephaloleia* (Chrysomelidae) genusba tartozó levélbogárfaj imágójából álló természetes és mesterségesen összeállított guildékkel végzett kísérletek szerint nem mutatkoztak versenyre utaló jelek (Strong 1982). Ezek a fajok egyetlen rákollóvirágokhoz tartozó *Heliconia imbricata* növényegyeden élnek együtt. A spárgán (*Asparagus officinalis*) sok esetben, egyetlen növényegyeden, egyszerre négy, a *Crioceris* (2/12. kép) és *Lilioceris* genusokba tartozó



21.TA4/1. ábra. Egy imolafaj (*Centaurea* sp.) virágfejének metszete, amelyben változatos fajösszetételű herbivor rovarokból álló guild él. 1. *Euxanthis* sp. (Phalonidae lepkecsalád), 2. *Terellia* sp. (Tephritidae légy család), 3. *Urophora* sp. (Tephritidae), 4. *Chaetorellia* sp. (Tephritidae), 5. *Isocolus* sp. (gubacs képző Hymenoptera), 6. *Metzneria* sp. (Gelechiidae lepkecsalád). Amint a lárvafejlődési kamrák helyzete mutatja, egyesek a virágfej alajában, mások a kaszattermésekben, vagy azokkal szomszédos részekben élnek, illetve képeznek gubacsokat [Zwölfer (1980) nyomán módosítva].

levélbogárfaj lárváit és imágóit találhatjuk, bár interspecifikus versenyre vonatkozó kísérletek ebben az esetben nem ismeretesek. Az újabb fajgazdagság vizsgálatok is a herbivor rovarok közötti verseny alárendelt szerepét látzanak alátámasztani. Amennyiben ugyanis a fajok közötti verseny lenne a fő strukturális erő a trópusi közösségekben, akkor sokkal több specialista növényevő rovarfajt kellene találnunk. Ezzel szemben jóval alacsonyabb mértékű tápnö-

vény specializációra derült fény egy 900 herbivor rovarfajt magában foglaló, Pápua Új-Guineában végzett vizsgálatban (Novotny és mtsai 2002). A herbivor rovarok közötti verseny közösséget strukturáló ereje azonban mérsékelt égövi vizsgálatokban sem bizonyult erősnek. A kocsánytölgy (*Quercus robur*) levélszövetében aknázó 10 különböző molyfaj között csak gyenge interspecifikus versenyt tapasztaltak (Tack és mtsai 2009). Egy újabb metaanalízis (Kaplan és Denno 2007), melyet 145 tanulmány alapján készítettek szintén a verseny hiányát emeli ki.

- A **forrás koncentráció hipotézis** (Root 1973) szerint az egyfajú növényállományok a specialista rovarok számára nagyobb vonzerőt jelentenek és ez megmutatkozik magas egyedszámukban is. Ezzel ellentétes a sokfajú vegetáció, amelyben a specialisták nehezebben találják meg tápnövényüket és a generalista fajok jutnak előnyhöz. Ezek alapján más-más összetételű közösséget tapasztalhatunk.
- A herbivor rovarközösség kialakulásakor a növény elterjedtségével együtt fejt ki hatását a növényi **architektúra**. Minél bonyolultabb strukturálisan egy növény, annál több herbivor faj telepedhet meg rajta (23.TA1/2. ábra). Fontos a növények közötti térbeli kapcsolat is.
- A herbivor guildek és közösségek összetétele **időben** is lényegesen változik. Szezonális léptékben a tápnövény változása, például valamilyen kémiai anyag mennyiségének növekedése, hosszabb időléptékben a szukcesszió folyamata befolyásolja.
- A **kölcsönhatásokból** származó kényszerekkel is számolhatunk, például ragadozók hatása, ragadozómentes szabad helyek mennyisége, parazitoidok, kórokozók tevékenysége. Fontos indirekt hatások, például a tápnövény indukálása más fajok táplálkozása következtében, amely visszahat a közösség összetételére, vagy a ragadozó által frekvenciált

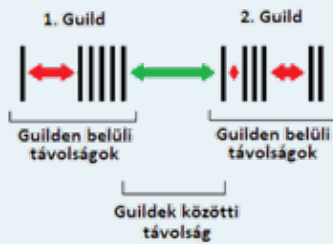
helyek elkerülése. Nem zárható ki a herbivor rovarok közötti **facilitációs**, valamint a növény–növény kapcsolat pozitív (pl. mikorrhiza jelenléte), vagy éppen negatív (allelópátia) jellege miatt a herbivor közösségre gyakorolt hatások sem. Az **allelópátia** (15.TA6) olyan interferencia mechanizmus növények között, melynek jelentőségét az újabb kutatások – a korábbi negatív megítéléshez képest – kiemelik a növényi, és így a rajtuk kialakuló herbivor közösségek szerveződésében (Wardle és mtsai 1998, Fitter 2003).

- A **növényi ellenálló képesség varianciája** szintén befolyásolja a herbivor közösség összetételét, mert visszahat a vertikális kölcsönhatásokra (pl. parazitoidokkal való viszonyra) (Fritz 1992).

21.TA5 GUILDEK: ÉRTELMEZÉSI PROBLÉMÁK ÉS KIMUTATÁSI ELJÁRÁSOK

21.TA5.1 Értelmezési problémák

Minden ökológiai fogalom és definíció az idők során átalakul, lazul, tágul az értelmezése módosul, ha nem támogatja megfelelő formalizmus. Amint említettük (21.4.1), a guild eredetileg a forrás megszerzésének hasonló módját, vagy hasonló funkciókat betöltő élőlény csoportokat jelentett, amely lényegében ugyanaz. Ehhez képest napjaink ökológiájában igen változatos értelmezésekkel találkozhatunk, amelyek többsége aligha fogadható el. Csak néhányat említünk, mert a végtelenségig lehetne sorolni. Guildeknek tekintik a hasonló életmenet és szaporodás „szindrómákkal” rendelkező fajokat (Mucina és Bartha 2000), Giller (1984) „élőhely-guildekről” értekezik, „beta-guildek” (Holdaway és Sparrow 2006) pedig azon fajok csoportja, melyek ugyanazon környezeti körülmények között fordulnak elő! Ez utóbbi alapján minden faj egy régióban egyetlen guildbe tartozik, így a guild fogalomra nincs is szükség. Hasonló problémákat vet fel a már említett értelmezési szélesség: ha egy régió összes ragadozója egyetlen guildbe sorolható, ez megkérdőjelezi a fogalom operatív használatának lehetőségét. Ennek ellenére az állati közösségek körében előfordulnak „fitófág guildek”, „epifita fauna guildek”, „ragadozó guildek”, stb. a növényi közösségekben pedig „mag-diszperziós” (ez nyilván a magterjesztő állatfajokat tekintti forrásnak, 21.TA6), „növényi magasság guild”, „regenerációs-guild” (Tabarelli és mtsai 1999) és továbbiak. Nevezetes az ún. „turista guild”, melyet Moran és Southwood (1982) vezetett be azon rovar együttesek megnevezésére, amelyek nincsenek szoros kapcsolatban azokkal a növényfajokkal, amelyekeken megjelennek, mert csak alkalmi táplálkozás (mézharmat), vagy „napfürdőzés”, esetleg szexuális bemutató (lek) miatt vannak jelen és rendszerint a helyi ragadozó fajok áldozataivá válnak, vagyis ennyiben források, de az nem világos, hogy milyen közös „forrást” használnak, ami alapján ebbe a „guildbe” sorolhatók. Ezek használata szintén félrevezető és nem indokolt.



21.TA5/2. ábra. Pianka guild meghatározása a guilden belüli és a guildek közötti „távolság” különbségén alapul. A távolság szimbolikus értelmű, mert a forráshasználatban fennálló különbségekre utal. A guildeken belül, még taxonguildek esetében is, vannak különbségek. A függőleges fekete vonalak reprezentálják a fajokat, a vörös nyílak a guilden belüli, a zöld pedig a 2 guild közötti különbség mértékét.

kilépünk, akkor az átfedések mindkét értékre nézve csökkennek, majd megszűnnek. Az átfedés (O_{jk} , O = overlap) j és k faj között az

$$O_{jk} = \frac{\sum_i^n p_{ij} p_{ik}}{\sqrt{\sum_i^n p_{ij}^2 \sum_i^n p_{ik}^2}}$$

egyenlettel számolható, ahol p_{ij} és p_{ik} az n számú rendelkezésre álló közös i -edik forrásból a j és k faj által külön-külön használt arány (Pianka 1974). Pianka a közleményben megjegyzi, hogy tudatosan nem kompetíciós együttthatóként, hanem

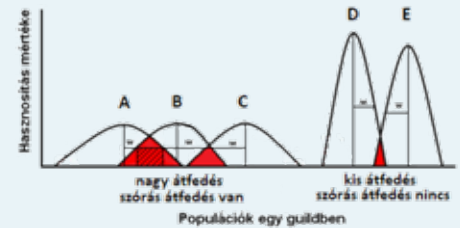
21.TA5/2. táblázat. Pianka (1974) niche-átfedési képletével számolt átlagos hasonlóságok afrikai nagytestű herbivorok táplálékösszetételében külön számolva az esős és száraz évszakra. Látható, hogy a kis kudu (*Tragelaphus imberbis*), gerenuk (*Litocranius walleri*, 22/27. kép) és zsiráf (*Giraffa camelopardalis*) mindkét évszakban nagyjából ugyanazokat a növényeket fogyasztja. A keskenyszájú orrszarvú (*Diceros bicornis*) tápláléka azonban gyakran elkülönül többi herbivortól. Ugyanez mutatkozik meg a száraz évszaki jelentős élőhely átfedésben is [Putman (1994) nyomán módosítva].

Fajpárok	Évszak	Niche-átfedés	
		Táplálékban	Élőhelyen
Kis kudu/ gerenuk	Esős	0,97	–
	Száraz	0,99	0,56
Kis kudu/zsiráf	Esős	0,98	–
	Száraz	0,98	0,97
Gerenuk/zsiráf	Esős	0,95	0,68
	Száraz	0,99	0,5
Kis kudu/ orrszarvú	Esős	0,5	–
	Száraz	0,61	0,93
Gerenuk/ orrszarvú	Esős	0,38	–
	Száraz	0,48	0,69
Zsiráf/ orrszarvú	Esős	0,39	–
	Száraz	0,47	0,89

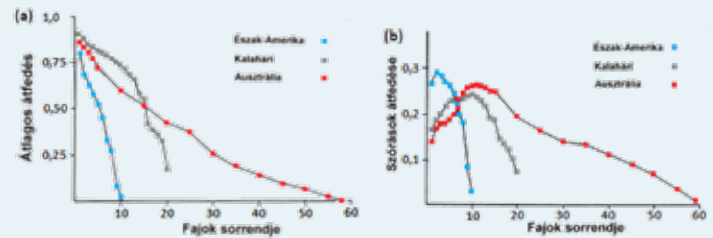
különböző tag közötti távolság (21.TA5/2. ábra). Ez a meghatározás kiegészíti Root definícióját, amely alapvetően funkcionális megközelítés volt. Milyen távolságokról van szó? Könnyen elképzelhető, ha egy niche forrástengely mentén elhelyezett populációkra gondolunk (21.TA5/3. ábra). Az eloszlások különböző mértékben fednek át és az eloszlás alakjától is függően eltérőek a szórás értékeik [azaz az eloszlás magasságában mért fél-szélességük, w (lásd még 12.7)]. Ha egy guilden belül vagyunk, akkor az átfedések és a szórások átfedései is nagyok. Amikor a guildből

csak forrás átfedésként javasolja alkalmazni. Az egyenlet által adott értékek 0 (nincs átfedés) és 1 (teljes átfedés) között mozognak. A képlettel számolt átfedéseket mutat be a 21.TA5/2. táblázat afrikai nagytestű herbivorok között.

Amennyiben a fajok átlagos átfedését a fajok forráshasználatában mutatkozó átfedések csökkenő sorrendjének függvényében ábrázoljuk (21.TA5/4. ábra), akkor monoton csökkenő görbéket kapunk. A görbék alakjának magyarázata az, hogy az átfedések a fajok között megszűnnek, ha a guildet elhagyjuk. Az ábrán ez nem látható, de feltételezhető, hogy amikor egy újabb guildbe érkezünk, az átfedések ismét növekedni kezdenek. Az átfedéseket a 21.TA5/3. ábra szerint értelmezzük.



21.TA5/3. ábra. A „legközelebbi szomszéd módszer” elvének sematikus ábrázolása. A készlethasznosítási görbék különböző mértékben fednek át (piros árnyékolás). A szórással (w) becsüljük a niche szélességet. Az A, B és C egy guildbe tartozik, a D és E nem alkot guildet.



21.TA5/4. ábra. Különböző kontinenseken vizsgált gyilközösségekben (a) a fajok közötti átlagos átfedés és (b) a szórások átfedése [Pianka (1980) nyomán módosítva].

Holmes és mtsai (1979) szerint a klaszteranalízis, Mac Nally és Doolan (1986) szerint a faktoranalízis is alkalmas eljárások a guildek kimutatására, ezekkel azonban helyütt nem foglalkozunk.

21.TA6 SZERVEZŐDÉS ÉS GILDEK NÖVÉNYI KÖZÖSSÉGEKBE

21.TA6.1 A másodlagos szukcesszióhoz hasonló állapotot megelőző folyamatok

Egyes esetekben a szukcesszió első lépése állatfajok jelenlétével kapcsolatos, amely azután fokozatosan átmegy primer növényi szukcesszióba. Több példát is ismerünk ilyen folyamatra. Egyikük a tengerparti sós-mocsár dűnék növényi közösségének kialakulása, amelyet azonban megelőz egy olyan állapot, amelyben az energia a tengerből származik (externális) és makrodetritivorok, valamint

omnivor ragadozó gerinctelenek közvetítik. A későbbiek során, amikor elegendő mennyiségű szerves anyag (ürülék, elhalt test) halmozódik fel, a szárazföldre alapozódik, belsővé válik. Schrama és mtsai (2013) egy hollandiai tengerpart szakaszon stabil izotópok segítségével követték nyomon a folyamatot. Kimutatták azt, az egyébként a 19. fejezetben már tárgyalt tény, hogy a tengerpartra vetett és felhalmozódott detrituszon magas gerinctelen detritivor abundancia figyelhető meg. Ezek lábán álló biomasszája (24.3) 5 és 50 g/m² között változott és a talaj 2%-át borította. Szintén fontos forrás a tengeri madaraktól származó nagy mennyiségű guanó. Ennek mennyisége 30 kg/N/ha/év is lehet. Mindez rendkívül jelentős lökést ad az első lépésekhez, amikor növényi propagulumok telepednek meg. Emiatt a növényi szukcesszió tulajdonképpen már szerves anyagot tartalmazó talajon kezdődik és **kvázi-szekunder szukcesszió** is nevezhető.

Egy másik hasonló példa szintén olyan állati közösség szerveződését mutat be, amikor még magasabbrendű növények nincsenek jelen. A pókok gyakran a legkorábbi kolonizálók az újonnan keletkező területeken a légi úton zajló (anemochor) diszperziójuknak köszönhetően. Ez a funkciójuk tápanyag szegény (moréna, sivatag, vulkáni aljzat stb.) területeken fontos, mert aktivitásukkal befolyásolják a már jelen lévő mikrobiális közösségek összetételét és méretét. A mikrobák lebontóként működnek a pókok ürülékén, elhalt testeken és a fehérjében gazdag pókhálókön. Ezáltal segítik a vegetáció későbbi megtelepedését. Hodkinson és mtsai (2001) különböző korú morénákon, amelyek a gleccser-visszahúzódás miatt keletkeztek, regisztrálták az oda érkező és hálót szövő vitorlás pókok (Lynphiidae) számát a



21/31. kép. Vitorlaspók (*Linyphia triangularis*, Lynphiidae)
© James Keith Lindsey

Nyugat-Spitzbergákon. A pókok vízszintes hálókat szőttek, amelyekbe elsősorban árvaszúnyogok (Chironomidae) kerültek, amelyek a közeli olvadék eredetű tavakban fejlődtek. A zsákmány száma/nap erősen korrelált a pókok száma/nap értékkel és a középkorú (60 évesre becsült) morénákon volt a legtöbb, amelyeken már egy vékony cianobaktérium borítás is jelen volt.



21/32. kép. Arvaszúnyog (Chironomidae) nőstény
Fotó: Deli Tamás

21.TA.6.2 Növényi guildék

A növényi guildekkel azért foglalkozunk röviden, mert – ha ilyenek vannak – nemcsak a növényi társulások kialakulását, hanem a herbivor rovar guildék szerveződését is befolyásolhatják. A növényfajok közösségeibe sorolásának, csoportosításának egyik legismertebb módja a Raunkiaer-féle (1934) életforma típusok, vagyis a tartós,

áttelelő képlet helyzete a talajfelszínhez képest. Ismét mások a vízhez való adaptáció, vagy virágzás alapján hoztak létre csoportokat. Mindezek azonban a guildék megállapításánál nem segítenek.

Az állatfajok által képzett guildékhez képest sokkal több ellentmondás övezi a **növényi guildéket**. Egyes vélemények szerint ilyenek nincsenek, mások szerint a növényeknél is megtalálhatók ezek a természetes egységek. Kimutatásuk azonban nehezebb, mint az állatok esetében. A bizonytalanság alapja az, hogy minden növény ugyanazokat a forrásokat igényli, valamint ezek megszerzésének módja sem nagyon eltérő. Ezzel azt is állítjuk, hogy a forrásfelosztás nem lehet lényeges strukturáló erő (Simberloff és Dayan 1991), vagyis nincs olyan kiemelkedően fontos faktor, mint a legtöbb állati guild esetében. A növények élőhely, fényviszonyok, növekedési formák, életmenet és reprodukív típusok stb. szerinti guildékbe sorolása mögött is valójában a versenyviszonyoknak való megfeleltetés igénye rejlik. Egyes szerzők inkább a környezeti heterogenitást és a korlátozott diszperziót tartják fontosabbnak. A növényi guildék azonban nem válnak el élesen, mert életmenet típusaik kontinuumokat képeznek és ezek mentén rendeződnek el (pl. fényigény) (Boutin és Keddy 1993). Ezek a szerzők tocsogósokban élő 43 növényfaj 27 tulajdonságát mérték, majd klaszteranalízissel elemezték. Ennek alapján három fő funkcionális csoportot és azokon belül összesen hét alcsoportot különítettek el. A „funkcionális kép” nagyon vegyes volt: ruderáliák (obligát és fakultatív évelőkkel), „mátrix fajok” (klonális stressztoleráns és domináns fajokkal) stb. Klimes és mtsai (1995) a fentiekhez hasonlóan, csak nagyon gyenge bizonyítékot találtak növényi guildékre nézve a *Bromus erectus* és *Carex montana* fajok által dominált kaszálóréteken.

Azonosíthatunk azonban a fenti problémákat nem tükröző „valódi” guildéket is, például azon növények csoportjait, melyek a beporzás különböző formáira specializálódtak. Ebből a nézőpontból a pollinátorok egy csoportja (a *Bombus*-fajok) jelentenek forrásokat a növények számára. Mások (de Kroon és Olf 1995) szerint a látszólag egyforma források valójában jelentős variabilitást mutatnak, ezért **osztályokra** és **dimenziókra** bonthatók. Így a földfelszíni, vagy -alatti források és az előbb említett pollinátorok is osztálynak tekinthetők, míg az egyes tápelemek, vagy a különböző szájszerv-hosszúságú *Bombus*-fajok már dimenziókat alkotnak. Bár a vélemények jelentősen eltérnek abban, hogy melyik partner részéről mutatkozik esetlegesen „koevolúció” (17. fejezet) a növény és pollinátora közötti kapcsolatban, a pollinátorok oldaláról mutató szűrőhatás a növényi közösség szerveződésének indirekt kényszerfeltétele lehet (Sargent és Ackerley 2008). Ez úgy értendő, hogy a lokálisan előforduló hasonló igényű növényfajok segítik egymást, vagy éppen versenyeznek egymással a hatékonyabb pollináció elérésében, hasonló színű, hasonló időben



21/33. kép. Dél-afrikai madársóskafaj (*Oxalis purpurea*, Oxalidaceae)
© PlantZAfrica-SANBI

nyíló, hasonló virág szerkezetű fajok együtteseként. Ezt erősíti meg az alábbi tanulmány is.

A pollinációval összefüggő biotikus szűrőhatást vizsgált de Jager és mtsai (2011) Dél-Afrikában 210 *Oxalis*-faj és beporzójuk, a fokföldi méh (*Apis mellifera capensis*) bevonásával. Azt a kérdést tette fel, hogy a madársóskafajok vajon random szerveződnek-e virágszín tekintetében? A fokföldi méh nem egyedüli beporzó, de valamennyi *Oxalis*-faj közös beporzója. A virágszínnek fehér és rózsaszín között változtak. A vizsgálat során 24 madársóskaközösségben, 420 km-es transzekt mentén, legalább kettő vagy több virágzó madársóskafaj volt jelen.



21/34. kép. Fokföldi méh (*Apis mellifera capensis*, Apidae)
© SANBI

Mérték a szirmok reflektanciáját, a pollinátorok, és specifikusan a fokföldi méh látogatásának számát, a látogatási szekvenciát színek alapján, annak időtartamát, valamint, hogy szállítanak-e pollent és ha igen, akkor annak mennyiségét. Ellenőrizték azt is, hogy történt-e kon- és allospecifikus pollen átadás, sikeres volt-e a magfogás és ezt mesterséges beporzással hasonlították össze.

Az madársóskafajok obligát kikeresztezők. A virágok színe a közösségeken belül szignifikánsan aggregált volt, ami a várttal éppen ellentétes volt, ez azonban nem a lokálisan együtt élő fajok filogenetikai rokonságával függött össze, mert ebből a szempontból véletlenszerűen szerveződtek a közösségek. A pollinátorok látogatásának intenzitása növekedett a növényfajok közötti virághasonlósággal, és emiatt annak is növekedett a veszélye, hogy az interspecifikus virághasonlóság a rátermettség csökkenését okozza. Ezzel ellentétben jelentős mértékű fajspecifikus virághűsítést tapasztaltak a pollinátoroknál és ez az extrém hasonlóság esetén is fennmaradt. Ez nyilván arra utal, hogy – bár a virághasonlóságból az egész közösségnek előnye származik és egy megbízható pollinátorhoz való alkalmazkodás szervezi a közösséget –, a pollinátorok rendelkeznek a képességgel, ami a fajok megkülönböztetését még nagyfokú virágszín hasonlóság esetén is lehetővé teszi. A közösség tehát nem random, hanem a pollinátorok biotikus szűrőjén keresztül szerveződik.

21.TA7 A NEUTRÁLIS ELMÉLET SPECIÁLIS VONÁSAI

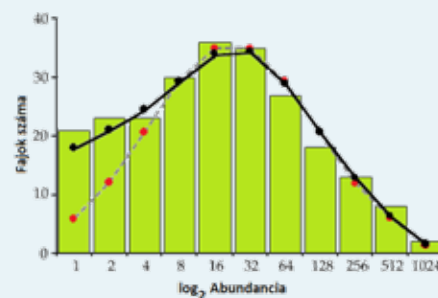
Az **ökológiai sodródás** a neutrális elmélet fontos részévé vált, bár korábban ezt Hubbell (2006) **zéró-összegű** (kimenetelű) **dinamikának** nevezte, amelyben – a fajok diszperziója limitált, ezért az immigrációt a születés, az emigrációt a mortalitás helyettesíti. (Ahol nincs korlátozva a diszperzió, ott az egyensúly a fajok immigrációja és kihalása között jön létre.) A demográfiai variabilitás a közösség méretét konstans állapotban tartja (és feltéve, hogy nem történik speciáció), mert ha egy faj

egyedszáma növekedik valamilyen okból, akkor az összes többi faj abundanciájának csökkennie kell, így a változások kiegyenlítik egymást. [Ernest és mtsai (2008) a zéró-összegű dinamikát közösségsszintű eltartóképessegnek nevezik, azt feltételezve, hogy valamilyen limitáló forrás a közösség egészére, az összesített egyedszámra hat úgy, hogy annak maximális értékénél a születés és mortalitás azonos.] Az egyedszám viszont lineárisan növekedik a mintázott terület méretével. A relatív abundanciák egy ún. „**lognormálhoz hasonló**” (azaz egy jobbra torzult lognormál) eloszlást adnak. Ezt az eloszlástípust Hubbell elnevezte zéró-összegű multinominális eloszlásnak. Hasonlóan a lognormál eloszláshoz, ebben az esetben is a ritka fajok alulreprezentáltak (21.TA7/1. ábra). Ha a környezeti sztochaszticitást is figyelembe vesszük, akkor a neutrális elmélet jól leírja a faj-abundancia eloszlásokat (Kalyuzhny és mtsai 2015).

A neutrális elmélet azt is feltételezi, hogy lokális léptéken állandó méretű közösségek léteznek, amelyek szintén állandó méretű regionális fajkészletből kapnak bevándorló fajokat. Az állandó méret konstans limitáló források is jelent. A lokális jelenségek kevésbé befolyásolják a regionális folyamatokat, ahol fajképződés is zajlik. A regionális populációméretet és a fajképződés mértékét **fundamentális biodiverzitás** értéknek nevezik és θ -vel jelölik.

(A θ paraméter a speciációs ráta és a metaközösségi forrásterület méretének kombinációja.) Érdeemes azt is figyelembe venni, hogy a neutrális elmélet csak egyetlen táplálkozási szintre érvényes, például csak növények, vagy csak növényevők, de a kölcsönhatásokra már nem. Felvetődik az is, hogy miként alkalmazható olyan, például állatközösségek, esetében, ahol a diszperzió nem limitált.

A neutrális elmélet minden egyszerűsége ellenére, vagy éppen azért, jelentős pozitív és negatív **kritikai észrevételeket** gerjesztett. Többen dicsérik, hogy természetes módon összekapcsolja az ökológiát és evolúciót, a módszerei egyszerűek és elegánsak, valamint a fajgazdagság okainak átgondolására készített. Például Holyoak és Loreau (2006) kiemeli, hogy a neutrális megközelítéssel pontosan olyan következtetésekre juthatunk, mint a tradicionális determinisztikus (niche-alapú) modellekkel. Mások, például Wootton (2005), a Hubbell (2001) által közölt modell újraértékelésével és egy kísérlet segítségével



21.TA7/1. ábra. A Barro Colorado szigeten (Panama) a trópusi fafajok abundancia szerinti eloszlása. Az ábrán a Preston-féle \log_2 „oktávok” (zöld oszlopok) és a hozzájuk illesztett lognormál görbe (piros pontok és szaggatott vonal), valamint a neutrális modell alapján rajzolt görbe (fekete pontok és vonal) látható. Míg a lognormál összefüggés a ritka fajokat nem reprezentálja kellően, a neutrális igen. Az ilyen közösségekben az abundancia eloszlását csak „lognormálhoz hasonlóan” tekintik [Hubbell (2001) nyomán módosítva].

bizonyította, hogy a neutrális elmélet nem elég hatékony a várható eredmények megjósolásában, és ennek az a háttere, hogy – a már említett – a fajok közötti kölcsönhatásokat nem veszi figyelembe. Chase (2005) szerint a neutrális elmélet nem tud válaszolni néhány olyan problémára, amire a niche-elmélet képes. Ilyenek az inváziós fajok megjelenése, a fragmentáció, a környezeti változások, vagy a fajok szerepe az ökoszisztéma funkciókban. Rosindell és mtsai (Hubbell-t is beleértve, 2012) összegyűjtötték a neutrális elmélet körüli problémákat és kísérletet tettek tisztázásukra. Megállapították, hogy egy sor szemantikai probléma is van: például senki nem gondolja komolyan, hogy a világ neutrális, vagy az egyedek (fajok) valóban ekvivalensek (ez egy ún. koherencia problémát vet fel). Ezek egyszerűsítések, amit más tudományos területeken is alkalmaznak. Legnagyobb értékének az ökológiai sodródást tartják, amely – szerintük – a négy legfontosabb ökológiai folyamat egyike (a másik három a diszperzió, szelekció és speciació). A neutrális elmélet a szelekció kivételével valamennyit használja. A neutrális modell által megjósolt egyedszámeloszlás rendkívül robusztus. A niche- és neutrális modellek egyaránt létrehozhatják ugyanazt a mintázatot, a folyamat mégis más. A niche-modellek több predikcióra képesek, mint a neutrálisak. A környezeti sztochaszticitás azonban neutrális megoldásokat kíván és kínál, mint ahogy azt Kalyuzhny és mtsai (2015) egy egyszerű modellel bizonyították.

Zhou és Zhang (2007) azt a helyzetet modellezte, amikor az Allee-hatás következtében a populációméretek a kihalás körüli kritikus pontra esnek. Ez a hatás lokális, és a kérdés az, hogy a metapopuláció szintjén a diszperzió limitáltsága képes-e kompenzálni az Allee-hatást. Szintén Hubbell (2001) modelljéből indultak ki és azt az eredményt kapták, hogy a fajszám radikálisan csökkent a közbülső gyakoriságú fajok esetében, de nem változott meg a ritka és gyakori fajoknál, amit a rang-abundancia görbék is kifejeztek (vesd össze a 21/12. és 21.TA7/1. ábrákkal). A limitált diszperzió pedig nem képes ellensúlyozni az Allee-hatást. Azt a következtetést vonták le, hogy a neutrális modell éppen a fajok ekvivalenciája következtében érzékeny erre és stabilizáló mechanizmusokra van szüksége.

Érdemes megemlíteni, hogy a mikrobiális közösségek szerveződése speciális problémákat vet fel és ebben is a neutrális modell képezhet egy megközelítést. Curtis és mtsai (2009) nem veszik figyelembe a niche-alapú modelleket, mert a mikrobiális közösségeket alkotó fajok száma alapján lehetetlen a kapcsolatok részletes feltérképezése és kvantifikálása. Ugyanakkor, nemcsak faj-abundancia görbék nem állnak rendelkezésre, de néha még az sem világos, milyen fajok képezhetnek egy mikrobiális közösséget. Másfelől, a mikrobiális közösségek szerveződésének elsődleges okozója a fajképződés, ami a 16S rRNS szekvencia vizsgálatok alapján évente kb. 65 új fajt jelent. Ez azt jelenti, hogy nem az immigráció, hanem a lokális közösség fajgazdagsága határozza meg a fajgazdagság változását.

A neutrális elmélet és a szigetbiogeográfia összefüggését lásd részletesebben a 23.TA2-ben.

21.TA8 KIEGÉSZÍTÉSEK AZ ALTERNATÍV KÖZÖSSÉGI ÁLLAPOTOKHOZ

21.TA8.1 Alternatív közösségi állapotok modelljei

A modellezések szempontjából világos különbséget kell tenni állapotváltozók és állapotparaméterek között. Például az algaterdők–tengerisün rendszerben változók lehetnek az algabiomassa, a tengerisünök egyedszáma, az utóbbiak ragadozó és lárvautánpótlása. A paraméterek az állapotváltozók viselkedését és kölcsönhatásait írják le, például a tengerisünök legelési intenzitása, a *per capita* ragadozás, a tengerisün lárvák letelepedési rátája stb. A paraméterek az állapotváltozóktól függetlenül változhatnak, vagy a rendszer állapotából származó visszacsatolásokra reagálhatnak.

A 21/23. ábra félreérthetetlenül jelzi, hogy az alternatív közösségi állapotok keletkezését, a matematika **katasztrófaelmélete** alapján lehet magyarázni (7.TA4). A közösség állapotváltozásait a következő egyszerű modellel írhatjuk le (Scheffer és mtsai 2001). A **hiszterézis** során az adott állapotot x -szel jelöljük. Ennek változása:

$$\frac{dx}{dt} = a - bx + rf(x), \quad (1)$$

ahol a egy környezeti paraméter, az egyenlet többi része a belső dinamikát írja le: b azt az intenzitást jelenti, amellyel x állapot lecseng a rendszerben, r pedig azt, amivel x visszatér ismét, mint f függvénye.

Például tavak esetében x lehet az az állapot, amikor a fitoplankton a vízben zavarosságot okoz, a a tápanyag mennyisége, amely a tóba jut és x állapotot kiváltja, b a tápanyag eltávolításának intenzitása, és r pedig a belső tápanyag reciklizálódása a tóban. Ha sivatagosodásra gondolunk, akkor x úgy értelmezhető, mint a csupasz talaj felülete, a mint a vegetáció pusztulása, b a csupasz talaj növények általi újra kolonizálása és r pedig az erózió mértéke a vízfolyások és szél következtében.

$r=0$ esetére a modellnek egyetlen egyensúlyi állapota van $x = a/b$ -nél. Az utolsó tényező $[f(x)]$ azonban alternatív stabilis állapotot okozhat, ha például $f(x)$ egy olyan függvény, amely meredeken emelkedik egy adott b küszöb esetén, amint az a Hill-függvény esetében történik:

$$f(x) = x^p / (x^p + b^p), \quad (2)$$

ahol a kitevő p paraméter határozza meg a változás meredekségét, ami b környezetében bekövetkezik. A fenti (1) egyenlet csak akkor rendelkezik többszörös stabilis állapotokkal, ha a maximum

$$\{rf'(x)\} > b. \quad (3)$$

Meredekbb Hill-függvény erősebb hiszterézist okoz.

21.TA8.2 Alternatív közösségi állapotok sajátosságai

Az alternatív közösségek felvetése (amelyek alternatív állapotokat vesznek fel) Lewontinhez (1969) kapcsolható. Szerinte abban az esetben létezhetnek többszörös stabilitási állapotok, ha a rendszer dinamikáját leíró egyenletek nemlineárisak. Elméletileg annyi stabilis pont lehetséges, ahány faj van jelen. Egyben hangsúlyozta a történetiséget, azaz a fajok adott élőhelyre kerülésének sorrendjét, ezek ui. a „**stabilis határpontok**”. Ennek nyomán Sutherland (1974) próbálkozott azzal, hogy az észak-karolinai tengerparton kb. 30 cm mély tengervízbe csempelapokat helyezett és időről-időre figyelte a fajok megtelepedését ezek alsó felületén. Elsősorban polipok, zsákállatok, mohaállatok és szivacsok telepedtek meg. A közösségek fejlődése és összetétele rendkívül változó volt. Világosan elkülöníthető szezonális és éves mintázatok keletkeztek faj és egyedszám tekintetében egyaránt. A csempéken szukcesszió zajlott egyértelmű „megálló pontokkal”, amelyeket a kutató többszörös stabilitási állapotoknak tekintett. Rendszere azonban csak egyetlen nemzedéken át volt stabilis.

Petraitis és Dudgeon (2004) szerint az alternatív stabilis állapotok (pontosabban: többszörös stabilis állapotok) leegyszerűsített lineáris esete a Lotka–Volterra interspecifikus verseny azon helyzete, amelyben a rendszer instabil, de két stabil állapot lehetséges (egyik vagy a másik faj győz), amelyeket a kiindulási populációméret határoznak meg (12.4). Az ilyen állapotoknak a feltételei:

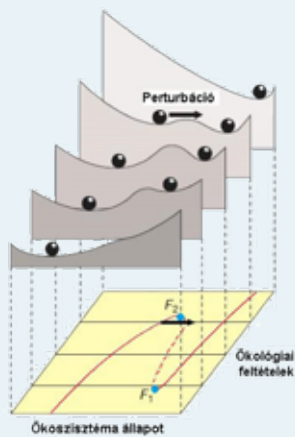
- ugyanabban a környezetben vagy élőhelyen keletkeznek,
- a bolygatásoknak lökészerűeknek kell lenniük, hogy az egyik állapotból a másikba átvigyék a rendszert, és
- elegendő idő álljon rendelkezésre a megfigyelésre (több generáció az érintett élőlények esetében).

A 21.TA9/1. ábra egy közös-ség reziliencia/rezisztencia állapotát mutatja be a perturbációs hatások alatt. Amikor a közösség a fordított S-alakú görbe felső részén található (a képen a legközelebbi golyó és felület), mindkét tulajdonság erőteljes és a rendszer nemcsak ellenáll, de gyorsan vissza is tér korábbi állapotába (globális egyensúly). Ahogy, azonban a környezeti tényezők változnak és a közösség az F_2 pont felé halad,

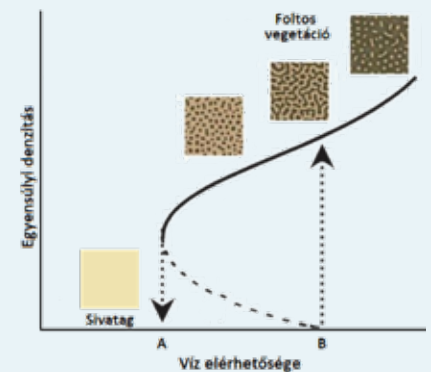
egyre kisebb ellenállást kell a perturbációs erőknél legyőzniük és a reziliencia is csökken. Ekkor már létezik egy attraktor, ami felé a rendszer mozog. Amint a rendszer átjut az egyre kisebb méretű „dombon”, miközben visszafelé mutató pályája is fokozottan meredekebb lesz, visszaállásának lehetősége megszűnik és átesik a fordított S-alakú görbe alsó részére. A korábbi állapotába sem automatikusan jut a rendszer, hanem a viszonylagos stabilitás dominál mindaddig, amíg egy újabb elég erős perturbáció nem jelentkezik. Az állapotváltozások tehát egyensúlyi érvényességi területek (stabilis „völgyek”) és a környezetükben álló dombok sorozatából állnak. A lényegesen különböző állapotok (az attraktor medencék) közötti mozgás a **fázisváltás** (más fogalmazással: nemlineáris rendszerek kritikus küszöbön való áthaladása). A fázisváltások küszöbértékei valamilyen paraméter tekintetében nem állandóak, például egy tónál a „tisztaság” és „turbulens” állapotoknak megfelelő foszformennyiségek függnek a tó méretétől.

Ökoszisztémák több lépésben, alternatív állapotok sorozatán mehetnek át, míg végül egy nehezen, vagy már nem változó helyzetbe kerülnek. Például a foltos vegetációjú (6/4. és 21.TA9/2. ábrák) ökoszisztéma kialakulása a forrás (jelen esetben a víz) elérhetőségével függ össze. Ha a víz kevés, akkor az egyre kisebb és távolabb lévő foltokban jelenlévő vegetáció végül a homogén (sivatagi) alternatív állapotba vált át. Egy ökoszisztéma állapota, ti., hogy merre tart, így akár megjósolhatóvá is válik, mert a példánkban a foltképződés fokozódása előre jelzi az állapotváltást.

Felvetődhet, hogy az alternatív stabilis állapotok mennyiben vonatkoznak a táplálkozási hálózatokra. Több cikk is foglalkozik például az életciklus omnivoria alternatív állapotokat keltő hatásával. Amennyiben egy részletesen ismert táplálkozási hálózatról van szó, akkor az lényegében egyenlő a közösséggel, ezért az eddigi megállapítások változtatás nélkül vonatkoztathatók rá. Viszont, ha csak az életciklus-omnivoria jelentősége a kérdés (pl. Abrams 2011), akkor – véleményünk szerint – már csak egy táplálkozási láncra korlátozódik a vizsgálat és nem érinti a közösség egészét. Emiatt alternatív állapotokról is csak egy lánc esetében beszélhetünk.



21.TA9/1. ábra. Egy többszörös stabilitási állapotú ökoszisztéma rezilienciáját a külső tényezők befolyásolják. Az alsó ábra a közösségi állapot mozgását mutatja. A stabilitási táj (felül) mutatja az egyensúlyi állapotokat és az attraktor területeket öt különböző helyzetben (ezek tulajdonképpen metszetei az alsó görbének). A stabilis állapotok a „völgyek”, az instabilak (az alsó fordított S-lakú görbe szaggatott vonallal rajzolt részének megfelelően) a „dombok”. Ha az attraktor területeket (völgyeket) elválasztó domb magassága alacsony, még egy mérsékelt bolygatás is átlöki a rendszert egy alternatív állapotba. (További magyarázatot a szövegben.) [Scheffer és mtasai (2001) nyomán módosítva].



21.TA9/2. ábra. A víz elérhetőségétől (az ábrán az A és B pontok közötti szakasz) függően vegetáció nélküli (sivatag) vagy vegetációval rendelkező alternatív stabilis állapotok alakulnak ki. Az A és B pontok stabilis egyensúlyi pontok, amelyekből az elmozdulás a víz elérhetőségének a függvénye. Amennyiben a csapadék mennyisége elegendő, foltos vegetáció keletkezik. Ha a csapadék kevesebb, a vegetációs foltok közötti nyílt felület növekedik, a növényállomány kisebb foltokba szorul vissza. Az A pontban átesik a sivatagi állapotba. A kétféle állapot megvalósulása azonban hirtelen (katasztrofális) változással történik (szaggatott vonallal jelzett nyilak) [Rietkerk és mtasai (2004) nyomán módosítva].

21.TA8.3 Mikroszervezetekkel végzett kísérletek

A megtelepedési sorrend szerepét kísérletesen is tanulmányozták laboratóriumban fenntartott mikroszervezetekkel. A kolonizációs sorrend döntötte el, hogy milyen összetételű közösség alakult ki (Price és Morin 2004). Egy mikrokozmosz kísérletben egysejtű és baktérium fajok szolgálták táplálékul két ragadozó csillós egysejtűfajnak (*Blepharisma americanum* és *Tetrahymena vorax* egy változata). Amennyiben a *Tetrahymena* előbb volt jelen a tenyészetben, mint a *Blepharisma*, akkor együttélés alakult ki, azonban ha a sorrend fordított volt, akkor a *Tetrahymena* nem tudott megtelepedni és más összetételű közösség jött létre. A kísérlet azt bizonyítja, hogy a populációs kölcsönhatások hatékonyan képesek alakítani az alternatív stabilis állapotokat.

Egy másik hasonló kísérletben Long és Karel (2002) megfigyelte, hogy ha táplálékként csak baktériumok voltak jelen, akkor a *Paramecium tetraurelia* és *P. caudatum*, *Tetrahymena thermophila* és *Colpidium striatum* egysejtűfajok közül mindig az utóbbi vált dominánssá, függetlenül attól, hogy mikor juttatták a tenyészetbe. Ha azonban *Clamydomonas* algákat is adtak a kultúrához, akkor a *Paramecium*-fajok is sikeresen versenyeztek, mert az algákkal több táplálékhoz jutottak, ezeket ui. a *Colpidium striatum* nem fogyasztotta. Minden helyzetben, érkezési sorrendtől függetlenül, a *Tetrahymena thermophila* halt ki először, mert a legkevésbé versenyképes fajnak bizonyult. A fenti egysejtűközösségek kialakulása verseny formájában történt és összetételük függött a fajok érkezési sorrendjétől.

21.TA9 KORRELATÍV VIZSGÁLATOK ÉS A GUILDEK SZERVEZŐDÉSE

A vizsgálatok egy másik nagy csoportjában kísérletes kizárás nem történt, csak megfigyeléseken és az eloszlási adatokat használó null-modelleken alapultak, ezért a versenyt vagy annak hiányát csak valószínűsítik. Például a 21.4.1.3-ban leírt *Bombus*-vizsgálatot Európában is megismételték, hasonló körülmények és faji sajátosságok mellett, azonban csak a fajok viráglátogatási mintázatát vizsgálták. A fajok nem mutattak jól körülhatárolható virágpreferenciát, ezért valószínűleg verseny sem volt közöttük (Lundberg és Ranta 1980). Szentesi és mtsai (2006) hasonlóan nem találtak versenyt a keskenylevelű bükköny (*Vicia tenuifolia*) termésében élő négy szorosan rokon, egy taxonguildet alkotó magpredátor bogárfaj között null-modellek alkalmazásával. Valószínű, hogy a specialista fajok, például oligofág herbivor rovarfajok, guildbe szerveződésének legerősebb kényszere a tápnövény. A trópusi növényevő (gyümölcs- és nektárfogyasztó) denevér guildek szezonális fajösszetételét és abundancia változásait szintén a helyi táplálékforrások határozták meg Brazília atlanti erdősegeiben (Mello 2009). A görög szigetvilágban végzett felmérés és null-modell analízis alapján nem volt verseny kongenerikus ikerszelvényesfajok között sem (Sfenthourakis és mtsai 2005). Rathcke (1976) az észak-amerikai prérin kilenc fűfajban 13 herbivor rovarfajt mutatott ki szárfelvágással. Niche-átfedés számítások alapján csak két esetben talált interspecifikus kompetícióra utaló jeleket. Ebből arra következtetett, hogy a guildeket nem a verseny alakította ki.

A közösségek szerkezetét, fajösszetételét és fajgazdagságát alakító hatások

22.1 Bevezetés	596
22.2 Abiotikus hatások és a közösségek	597
22.2.1 Természetes tüzek	598
22.3 Biotikus hatások és a közösségek	601
22.3.1 Interspecifikus verseny	601
22.3.2 Ragadozók, parazitoidok és herbivorok	602
22.3.3 Parazitizmus	604
22.3.4 Mutualizmus	605
22.3.5 Detritivoria és dekomponálás	606
22.3.6 Együttes és indirekt hatások	606
22.4 A kulcsfaj	608
22.5 A fajgazdagságot fenntartó mechanizmusok: „a közepes gyakoriságú zavarás”	609
22.6 Élőhelyek feldarabolódása és eltűnése	610
22.6.1 Az élőhely-feldarabolódás hatásai	611
22.6.2 Az ökológiai folyosók	613
22.7 A nem kívánt kolonizáció: biológiai invázió	614
22.7.1 Az inváziók lehetséges okai	614
22.7.2 Az idegenhonos fajok hatásai	615
Támogató anyagok	
22.TA1 Kiegyenlítő hatás	617
22.TA2 A tűz szerepe a füves puszta–erdő alternatív állapotok létrejöttében	617
22.TA3 A tűzhatás mint feltétel	620
22.TA3.1 A Mutch-hipotézis	620
22.TA3.2 A Gulliver-hatás	620
22.TA4 Élőhely-feldarabolódás és tájökológiai modellek	620
22.TA5 A „közepes gyakoriságú zavarás” elméletének kísérletes vizsgálata	621
22.TA6 Viták a „közepes gyakoriságú zavarásról”	622
22.TA7 A herbivoria mint „zavarás”	623
22.TA8 Tüzek gyakorisága és a fajgazdagság	625
22.TA9 Foltképződés és foltdinamika	625
22.TA9.1 Hiányfoltok keletkezése	625
22.TA9.2 Foltdinamika	626
22.TA10 Abiotikus és biotikus bolygatások léptékfüggése	627
22.TA11 Minimális szerkezet és a hierarchikus hatás koncepció	628
22.TA12 Kulcsfaj indexek	629
22.TA13 Inváziós modellek	629

22.1 BEVEZETÉS

A közösségeket folyamatosan érik külső és belső hatások melyek egy része megjósolható gyakoriságú és erősségű, mások – a többség – nem az. Periodikusan vagy rendszertelenül tüzek, nagy esőzések hatására árvizek és földcsuszamlások, vagy súlyos, évekig tartó szárazságok tizedelik a populációkat. Ezek képezik az **abiotikus** vagy **fizikai hatásokat**. Valamennyi, már megismert, populációs kölcsönhatás egyidejűleg és több résztvevővel zajlik. Fajok versenyeznek forrásokért, átalakítják az élőhely egy részét, összekötnek kompartmenteket, idegenhonos fajként lépnek be közösségekbe, kisebb vagy nagyobb predációs nyomást fejtenek ki más fajokra, élőhelyfoltokat népesítenek be, vagy kedvezőtlen hatásokra onnan elvándorolnak, időszakos (pulzáló) forrásokon gyors populációnövekedést mutatnak vagy azok időleges hiánya miatt a kihalás szélére sodródnak. Ezek a **biotikus hatások**. Természetesen mindkettő, bár más-más gyakorisággal, folyamatosan, mindenütt és egyidejűleg jelen van. Ebből a semmiesetre sem teljes felsorolásból is látható, hogy a közösségben történő események megváltoztathatják a populációk méretét, a táplálkozási hálózat szerkezetét, az idegen honos fajok jelenlétét vagy akár az őshonos fajok kihalását is eredményezhetik.

Ebben a fejezetben azt vizsgáljuk, hogy milyen hatások, milyen körülmények között és milyen mértékben változtatják meg, vagy éppen tartják fenn a közösség szerkezetét és fajgazdagságát. Mielőtt fontos részletekre térnénk, tisztáznunk kell a közösségszerkezet és fajgazdagság közötti különbséget. A **közösség szerkezete** a különböző faji minősítésű populációk egymással és az élettelen környezettel létrejött kölcsönhatási rendszerét jelenti, amelynek csak egy vetülete a fajösszetétel. A szerkezet részét képezik a táplálkozási hálózatok, a fajok pozíciója a szinteken, más fajokhoz való kapcsolódásuk módja, a kötés „szilárdsága” stb. (19. fejezet). A **közösség fajgazdagsága**, ezzel szemben a közösséget alkotó különböző faji minősítésű populációk számát jelenti (**egyszerűbben a fajok száma**). A hatások mindkettőt, akár egyszerre is, megváltoztathatják. (Az angol nyelvű irodalomban gyakran használt „strukturálás” kifejezés, szerkezetre és fajgazdagságra egyszerre utal, bár lefordítva ez csak szerkezetet jelent.) Hozzátehetjük, hogy a változások a **fajösszetételre** is vonatkozhatnak, mert ugyanolyan szintű fajgazdagság eltérő fajösszetétellel is megvalósulhat. Azonban az utóbbira irányuló vizsgálatok száma kevés. A szerkezet akkor változik meg, amikor egy populáció mérete lényegesen kisebb vagy nagyobb lesz vagy eloszlása foltos jelleget vesz fel, a kapcsolatok száma vagy jellege megváltozik verseny, ragadozás, betegség, valamilyen kataklizma vagy szélsőséges hatás következtében. A fajgazdagság pedig akkor változik, ha a hatások miatt a fajok száma csökken (pl. kihalás) vagy növekedik (pl. invázió). A verseny csak limitált populáció méreteket enged meg, a ragadozás pedig a kevésbé egészséges, fiatal vagy idős egyedek eltávolításával tart fenn szerkezetet, de egy populációt is kipusztíthat (pl. behurcolt ragadozó egy szigeten). Mindeközben a hatások súlya, az interakciós erők változnak, egyik populációról a másikra tevődnek át. A nagyon erős hatások (pl. az ember környezetet befolyásoló tevékenysége) populációk,

esetleg fajok kipusztulásához vezetnek. Például az észak-amerikai vándorgalamb (28/1. ábra) a vadászat következtében halt ki. A jelentősen eltérőnek tartott hatások közös fejezetben való áttekintését az indokolja, hogy egyetlen populációs kölcsönhatás vagy fizikai hatás sem izoláltan, önmagában zajlik, hanem gyakran ellentétes előjelekkel rendelkező kapcsolatok együttesében.

A közösségszerkezetet, fajösszetételt, illetve a fajgazdagságot megváltoztató abiotikus és biotikus hatásokat Grime (1979) összefoglalóan „zavarásoknak” nevezte. Az angol nyelvű, és utóbb a nemzetközi irodalom is, a „diszturbancia” (disturbance) kifejezést használja a természetes és emberi hatásra bekövetkező „zavarásra” egyaránt, alkalmanként megkülönböztetve az embertől származó hatásokat „perturbancia” néven. A magyar növényökológiai terminológia a diszturbancia megfelelőjeként a **bolygatás** kifejezést alkalmazza. Ebben a fejezetben a **fizikai (abiotikus)** és **biotikus hatások** szinonimájaként használjuk a „zavarás” kifejezést (idézőjelben), de le kell szögeznünk, hogy a nem emberi „zavarások” többsége olyan természetes folyamat, amely szerves része a közösség evolúciós kialakulásának és jelenlegi működésének. Ugyanakkor az emberi hatásokat valóban zavarásoknak tekintjük, mert a civilizációs fejlődéssel jelentek meg és legtöbbször kibékíthetetlen ellentétben állnak a természetes folyamatokkal (27. fejezet).

A közösségek működését vagy szerkezetét megváltoztató hatásokra nézve több definíció is található. Sousa (1984) így határozta meg: **nem gyakori, irreguláris események, melyek szerkezeti változásokat okoznak és a természetes közösségeket az egyensúlyhoz közeli állapotukból kimozdítják**. Az egyik leggyakrabban használt definíció White és Pickett (1985) munkájából származik: **minden relatíve diszkrét idejű esemény, mely megváltoztatja a közösséget, ökoszisztémát vagy az egyes populációk szerkezetét, a források és anyagok elérhetőségét, valamint a fizikai-kémiai környezetet**. Ugyanezek a szerzők a „zavarást” és a perturbációt elkülönítik; az utóbbit egy teljes rendszerre vonatkoztatják, annak minden meghatározó paraméterére és elsősorban az emberi behatásokkal hozzák összefüggésbe. A definíciók elkerülhetetlenül mesterségesek és szubjektívek, ugyanis **két** olyan **elemet tartalmaznak (a hatás gyakorisága és erőssége)**, melyek meghatározása nagyon nehéz.

Az abiotikus és biotikus hatások a tér-időbeli heterogenitás fő forrásai, melyek a természetes közösségek szerkezetét, fajgazdagságát és dinamikáját egyaránt alakítják (Sousa 1984). Fizikai hatások lehetnek: tűz, jég mozgása, vihar (tájfún, hurrikán, tornádó), villámcsapás, árvíz, szökőár, szárazság, szél, földcsuszamlás, hó- és sárlavina, erős hullámverés stb. Biotikus hatások: ragadozás, legelés, verseny, más élőlény (pl. hód, földikutya) által megváltoztatott környezet. A biotikus hatások zavaró tényezőként való értelmezése különösen enigmatikus pont: valamennyi faktor, amely a biológiai rendszereket arra kényszeríti, hogy válaszoljanak, a természetes folyamatok részeként értelmezhető (Karr és Freemark 1985).

Nem indokolt az abiotikus és biotikus hatásokra mint csak negatív, destruktív erőkre gondolni. Még ha egyedeket

távoltanak is el egy közösségből, a nyomukban keletkezett hiányfoltok (lék, rés, gap) a feltételét jelentik az újabb sikeres megtelepedéseknek. A szabad hely „hiányfolt” formájában jelenik meg, az érkező propagulumok ott megtelepedhetnek, vagy a már ott található propagulumok a gátlás alól felszabadulva csírázhatnak. A 22/1. táblázat áttekintést ad a fizikai és biotikus hatások elemeiről.

22/1. táblázat. Az abiotikus és biotikus hatások jellemzői [White és Pickett (1985) nyomán módosítva].

Fogalom	Meghatározása
Eloszlás	A hatás térbelisége, geográfiai, topográfiai, környezeti eloszlása
Gyakoriság	Az események átlagos száma per időegység
Ciklus	Az események közötti átlagos időtartam
Rotáció	Az esemény visszatérési ideje ugyanarra a területre
Megjósolhatóság	Az események közötti átlagos időtartam varianciája
Méret	A terület mérete, amelyet az esemény érint időegység alatt
Intenzitás	A fizikai erő (pl. hőmennyiség), amely az esemény következtében időegység és területegység alatt felszabadul
Súlyosság	Az élőlényekre, közösségre, ökoszisztémára gyakorolt hatás mértéke
Egyidejűség	Több hasonló esemény (pl. tűz és szárazság) együttes hatása

A hatások jelentkezhetnek **periodikusan**, például évente vagy 2-5 évenként, mint a préri-, szavannatüzek, vagy erdőtüzek 50-100 éves intervallumokban. A periodikusan jelentkező hatások szelekciós faktorként működhetnek és olyan fajokra korlátozzák az együttélést, melyek az ilyen eseményeket „genetikai memóriájukban” őrzik, ezek hatásaira felkészültek. Például az árapály mozgás bekövetkezésével jelentkező elöntés pontosan megjósolható és sajátos alternáló ökoszisztémákat alakított ki a tengerparti mangrove mocsarakban, ehhez alkalmazkodott élőlényekkel. Mások igen ritkán, **szabálytalan** időintervallumokban, akár néhány millió évenként csak egy-egy alkalommal fordulnak elő (nagy földrengések, meteor becsapódások, vulkáni tevékenység), ezért ezeket nem lehetséges olyan eseményként elraktározni egy populáció életében, amire fel lehet készülni. Az egyszeri előfordulásuk és ennek következménye egyaránt fajok kipusztulását és/vagy elvándorlását eredményezi. Az **időlépték** tehát azért nagyon fontos az abiotikus és biotikus hatásokban, mert a közösséget alkotó populációk adaptációjának lehetőségét szabja meg.

Az abiotikus és biotikus hatások mérete, **kiterjedtsége** azok **térbeli léptékét** jelenti. A térbeliséget globális (pl. a Mexikói-öblöt

kialakító meteor becsapódás a kréta-tercier korszak határon), kontinentális, regionális vagy lokális léptéken (pl. mennyiben változtatja meg a talajfelszíni közösségek szerkezetét a taposás) értelmezhetjük. A vizsgálódás léptéke (melynek meghatározása nagyrészt önkényes) eltérhet a hatás érvényesülésének léptékétől.

Az abiotikus és biotikus hatások **ereje** azt méri, amit fizikai vagy ökológiai változásként okoz. Jól szemléltetheti ezt a szukcesszió. Ha a hatás olyan mértékű egy közép-szukcessziós állapotú vegetációban, hogy az összes fajt elpusztítja és a talaj szerves anyag rétegét is eltávolítja, akkor a folyamat a **primer** fázisba esik vissza. Amennyiben a talajban megtalálható szaporító képletek (magvak, gyöktörzsek, gyökérgumók) megmaradnak, akkor **szekunder** szukcessziós fázisba kerül vissza. A hatás mértékét **gyakorisága** is meghatározza, ezért például az ún. „közepes gyakoriságú zavarás” kérdésének tárgyalásakor mindkettőt figyelembe kell venni.

A közösségek általában többféle módon válaszolhatnak a hatásokra: (1) változik a populációk eloszlási és kölcsönhatási mintázata, (2) változik a fajgazdagság. Az abundanciákat tekintve az összes populáció mérete szinkron emelkedhet vagy csökkenhet, esetleg kompenzatorikus dinamikát mutatnak, amelyben a teljes biomassa relatíve konstans marad. A fajok populációinak mérete ellentétes fluktuációkat mutathat (Keitt 2008). Feltételezik, hogy a közösségeken belül, a táplálkozási láncok hosszának megrövidülése a hatás egyik mutatója (19.4.2), azonban egy metaanalízis (Takimoto és Post 2013) erre nézve nem talált bizonyítékot. Fontos kompenzációs mechanizmus az ún. „kiegyenlítő hatás” (22.TA1).

A hatásokra adott válaszok egyike a **reziliencia**, ahogy azt a 20. fejezetben már megismertük. Ez lényegében a visszatérési időt jelenti a hatások által megváltoztatott állapotból a hatás előttibe vagy ahhoz hasonlóba. A hatásra a rendszer egy **újraszerveződési fázisba** lép, ami visszavezeti az eredeti, vagy a korábbihoz hasonló állapotba. A reziliencia függ attól, hogy milyen típusú fajokat érint a hatás, például egy **kulcsfaj** ragadozó (22.4) kihalása egy közösségből nem teszi lehetővé a visszatérést az eredeti állapotba. Várható, hogy a kulcsfaj szákmánypopulációi között felerősödik a verseny és szerepet játszik a közösség kialakulásában. A reziliencia magában foglalhat „ökológiai memóriát”, amely evolúciósan rögzült stratégiák manifesztálódását eredményezi periodikus hatásokat követő ismételt szerveződéshez, például tűzciklusok esetében, ahol a tűz hatása egyben „ingert” is jelent a magvak csírázásához.

22.2 ABIOTIKUS HATÁSOK ÉS A KÖZÖSSÉGEK

A ritkán bekövetkező katasztrófák közösségeket semmisítenek meg, mint például az indonéziai Krakatau vulkán kitörése (23.TA18). Amennyiben környezetükben vulkáni hamuval borított steril terület keletkezik, ezen lassan primer szukcesszió indul el. Az evolúciós időben gyakori események,

mint például a tüzek, viharok, árvizek stb. azonban fontosabbak, mert folyamatosan változtatják a közösségek fajgazdagságát és térbeli szerkezetét, valamint alternatív stabilis állapotokat képesek létrehozni. Alább ezek közül csak a tüzesetek hatásait tárgyaljuk.

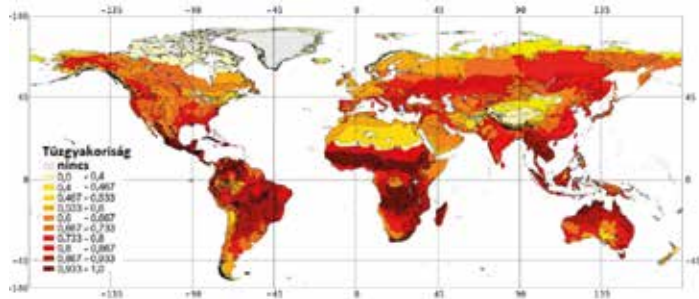
22.2.1 Természetes tüzek

Hosszú időn át általában negatívnak tekintették a **tüzek** keletkezését és hatását különféle biომokban. A geológiai vizsgálatok szerint az első szárazföldi növények megjelenése óta rendszeresen előfordulnak (Bowman és mtsai 2009). Egyes biómokban (szavanna, préri, tajga) létfontosságúak, mert mintázatokat tartanak fenn, folyamatokat és anyageloszlást határoznak meg valamint biztosítják a stabilitást. A C-ciklusra és klímára gyakorolt hatásuk is jelentős. A földi környezet különösen hajlamos tüzekre oxigén tartalmú légkör, a szénben gazdag vegetáció és a szezonálisan száraz klímák



22/1. kép. Szavannatűz Brazília síkvidéki biómjában, a Cerrado-n. ©NCSU Hoffmann Lab

következtében. Mesterséges holdak segítségével végzett megfigyelések alapján a természetes tüzek előfordulása több földi biómában különösen gyakori (22/1. ábra). Egyes kutatók szerint



22/1. ábra. A tüzek globális eloszlása és gyakorisága egy relatív mutatószám, az ún. „tűz aktivitás index” alapján. Az index tartománya 0 és 1 között van. Az index kialakításában figyelembe veszik az adott régióra jellemző átlagos tüzesetszámot és a régió területének méretét is [Pausas és Ribeiro (2013) nyomán módosítva].

például a szavannák megjelenését éppen a tűzzel összefüggő klimatikus visszacsatolás segítette. A foszfor és a nitrogén ciklusára is jelentős hatással van a tűz, mivel ezek az anyagok nagy mennyiségben szabadulnak fel a szerves anyag égésekor (25.2.2)

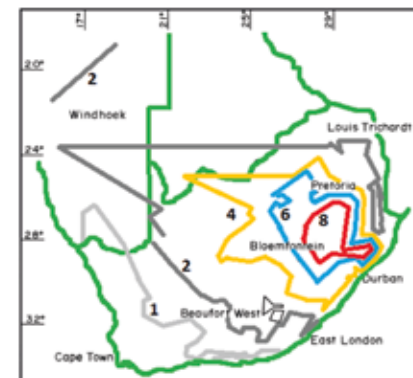
A tüzek általános sajátosságai

A tüzeket jellemezhetjük gyakorisággal, szezonálissal, intenzitással és kiterjedéssel. Általában az égés során keletkező hőmennyiség 18-21 ezer joule/g, a terjedési sebesség 1-100 m/perc, a felemészített éghető anyag (növény) mennyisége 200 g/m² (füves pusztta) és 20 ezer g/m² (nyitvatermők koronátüze)

között van. ÉNy-Kanadában és Alaszkában kiterjedtségüket tekintve 60-80%-uk öt hektárnál kisebb, azonban súlyos esetben kiterjedésük elérheti a 200 ezer ha-t is. Az USA Minnesota államában egy-egy tűz alkalmával felégő erdei terület tipikusan 400-4000 ha. 2019 végén és 2020 elején Ausztráliában 50 millió hektár vált a tomboló tűz martalékává, főleg Új-Dél-Wales tartományban.

Tüzek keletkezése és fennmaradása

A természetes tüzek leggyakrabban villámlás, ritkábban vízcseppek napsugarak gyújtóképességét erősítő hatása következtében keletkeznek. 1963-64-ben Dél-Afrikában keletkezett összes tűz 20%-át villámlás, a fennmaradó 80%-ot viszont emberi tevékenység okozta (de V. Booysen és Tainton 1984). A villámlások eloszlása térben és időben korántsem egyenletes (22/2. ábra). Egyes területeken 1/km²/év, másutt több mint 10/km²/év a gyakoriságuk és a nagy villámlás-gyakoriságú helyeken a tüzek 50-70%-át villámok okozzák. A tűz feltétele az éghető biómassza és a már nem élő, de éghető anyag mennyisége. A tűz hatásossága szempontjából az éghető anyag (élő vagy nem élő) mennyisége lényeges, például a fakoronák sűrűsége vagy az avarréteg vastagsága. A trópusi esőerdők bizonyos mértékben ellenállóak



22/2. ábra. Villámlások izovonali Dél-Afrikában 1975 és 1978 között. A zöld vonal az országhatárokat jelöli. A zöldtől eltérő színű vonalak által közre zárt területekhez azonos számú villámlás/km²/év értékek tartoznak [de V. Booysen és Tainton (1984) nyomán módosítva].

a tüzekkel szemben, nemcsak a nedvesség, hanem a lombzat térbeli elrendezése miatt is, továbbá azért, mert az avar gyors lebomlása miatt nincs sok éghető anyag a talajon. Ugyanakkor az erdőterületek fragmentálódása elősegíti a tüzek keletkezését, sőt esőerdők széli területeit folyamatosan égetik fel a gazdálkodók, újabb és újabb megművelhető földekért.

A tűz intenzitását egyszerű összefüggés adja meg: $I = Hws$, ahol I a tűzvonal intenzitása (kW/m), H az égő anyag hőmennyisége (joule/g), w az éghető anyag tűz által felemészített mennyisége (g/m²) és s a tűz terjedési sebessége (m/sec). (Zárójelben a mérési egységek.)

Tüzek típusai

A tüzek **talaj** (pl. tőzeg égése), **talajfelszíni** és **fák koronája szintjén** pusztító (pl. fenyők), valamint **lassú** és **gyors** tüzekbe sorolhatók (Cochrane és mtsai 1999). Mindegyikük jelentős vegetációváltozást okozhat. A **lassú** tüzek 50 kW/m-nél kevesebb energiát szabadítanak fel. Rendszerint csak száraz

leveleket égetnek el, mivel azonban a fatörzs kambium része is sérül a vékony kéreg következtében, az egy cm átmérő körüli fák jelentős része elpusztul. A nagyobb átmérőjű, vastagabb kérgű fák túlélnek. A tűz után igen sok további éghető növényi rész kerül a talajra, a széltörés és egyéb sérülés gyakoribbá válik még legalább 2 évig, a nyitottabb lombozaton (50-70%-os borítás) keresztül nagyobb napsugárzás-mennyiség lép be, fokozódik a légmozgás, száradás és ezekkel ismét növekedik az újabb tüzek lehetősége. A korábban már égett erdők nagyobb valószínűséggel égnek ismét. A **gyors** tüzek sebessége az előbbinél nagyobb, hő kibocsátásuk 50-7500 kW/m², de ismétlődésük esetén ennek 10-szerese is lehet. A lángok tovább vannak jelen a gyorsabb terjedés ellenére és több fa esik áldozatul a nagyobb fák közül is. Az erősen felnyílt lombozat (10-40%-os borítás) következtében még erősebb a száradás, ami újabb tüzek keletkezését segíti elő. Az erdős területeken a koronatüzek gyakrabban fordulnak elő, mint a talajfelszíniek.

Tüzek periodikussága

A tűzciklusok (tűzrezsimek) igen fontosak a fennálló állapot megőrzésében. A szavanna- és préri tüzek megátolják a beerdősülést (22.TA2). A tüzek periódusa széles intervallumban változik, általában 1 és 100 év között, de például Észak-Amerikában a ciklusok 50-200, Svédországban 50-270 évesek. Fenyőállományokban a talajfelszíni tüzek átlagosan 30 évenként, súlyos lombozattüzek 180 évenként fordulnak elő. A trópusi szavannatűz a száraz évszakban keletkezik, amikor a nitrogén visszaszívódik a levelekből a gyökérzetbe, farészbe és a tápanyag nagy része is a földalatti részekben tárolódik. A tűz miatti veszteségek ezért nem jelentősek.

Hatás az élővilágra

A tűz az adott élőhelyen előforduló legtöbb növény- és állatfajt érinti, azonban különböző mértékben (Bond és van Wilgen 2012). A lágyszárú növényeket és a vékony kéreggel rendelkező fákat elpusztítja. A fák túlélési esélyét befolyásolja a kéregvastagság, a fa magassága, a tüzet elősegítő száraz részek mennyisége és kémiai anyagok jelenléte (pl. terpének), a fűféléket pedig a talajszint közelében található növesztő szövet. A tűz vagy a füst elősegítheti a magbank csírázását és olyan új egyedek növekedését is, amelyeket korlátozott a verseny vagy a mikroélelőhely tulajdonságai (lásd alább). A talajfelszínen és az avarrétegben tartózkodó gerinctelenek, valamint a lassabb mozgású kisebb méretű gerincesek általában elpusztulnak a tüzekben. A nagyobb



22/2. kép. Felföldi bibic (*Vanellus melanopterus*, Charadriidae)
Fotó: Török János

testű, mozgékony gerincesek elmenekülnek. Több madárfaj, például a dél-afrikai felföldi bibic (*Vanellus melanopterus*), a frissen felégett területeken fészkel és táplálkozik. Tollazatának, tojásainak és fiókáinak színével és mintázatával kiválóan alkalmazkodik ehhez az élőhelyhez. Sok tanulmány kimutatta, hogy a

herbivorok szeretnek a leégett területen legelni, mert a szavanna tüzeket követően az újrachajtott növények levelei (mintegy 4 hónapig a tűz után) magasabb nitrogén, réz, magnézium és kálium tartalommal rendelkeznek (Eby és mtsai 2014). Mára általánossá vált az a vélemény, hogy nagyszámú növény- és állatfaj számára egyenesen feltétel a tűzhatás, mert életfeltételeiket ezeken az élőhelyeken találják meg. Például sok rovarfaj (cincérek, díszbogarak) lárvája a tüzek következtében elhalt fákból fejlődik, amelyek az ehhez az élőhelyhez



22/3. kép. Feketehátú höcsik (*Picoides arcticus*, Picidae) tűz által elpusztított fenyőfán
© Richard Hutto

adaptálódott harkályfajok, például az észak-amerikai feketehátú höcsik (*Picoides arcticus*) szinte kizárólagos tápláléka.

Pastro és mtsai (2014) összefoglaló munkájukban biombokban és nagyléptékű élőhelyeken előforduló tüzek gerincesek (kételtű, hulló, madár, emlős) közösségeire gyakorolt hatását elemezték. A természetes tüzeknek nem volt általános fajgazdagságot (alfa-diverzitást) csökkentő vagy növelő hatása. Sőt, a tüzek súlyosságának változékonysága nagyobb fajgazdagságot tartott fenn. Nem meglepő módon az égett és tűzzel nem veszélyeztetett élőhelyek közötti hasonlóság (Sørensen indexszel számolt béta-diverzitás) csökkent (18.TA4.1).

A dél-afrikai Krüger Nemzeti Parkban több mint 50 éve végeznek égetési kísérleteket, általában 3 évenként. Coetsee és mtsai (2010) szerint a tűz nem változtatta meg a talaj összes N- és szerves C-tartalmát. A lombozat alatt emelkedett a teljes N- és szerves C-szint a talajban. Ennek okát egyelőre nem ismerjük. A finom gyökérzet aránya a nem égett területen 42%, az égetteten 9-17% volt. A tüzek miatti N-veszteséget a légkörből bemosódó N képes kompenzálni, bár az égett területen megtelepedő cianobaktériumok is hozzájárulnak az N-szint emelkedéséhez.

A tűz hatását a növényekre több kutató is a herbivorok hatásához hasonlítja. Ennek egy példája a sóskaborbolyafajok (*Berberis* spp.) tűzhatásra adott válasza, amelyek a tüzesetet követően nagyobb denzitásban és hosszabb töviseket képeztek, mint a nem égett kontroll területen (Gowda és Raffaele 2004). Az analógia elfogadható, mert a jelenség az indukált védelemmel (15.TA4) azonos és azt bizonyítja, hogy nem specifikus válaszról van szó mindkét esetben.

Adaptáció tüzekhez

A tűz élővilággal való kapcsolata sok szempontból még nem ismert. Feltételezhetjük, hogy számos tulajdonság (tüzzel szembeni ellenállóság, gyúlékonyság, elkerülés, újranoelkedés, magszétszórás, csírázás stb.) a tűz szelekciós hatását tükrözi. A tűz ugyanis potenciális szűrőfeltétel (21.1), mely a biomasszát, a vegetáció eloszlását és a tűznek ellenálló fajokat szelektálja. Egy sor életmenet-tulajdonság kapcsolódhat hozzá: mikor szaporodjon a növény, hány szaporodási esemény legyen, mennyi és

milyen méretű magot hozzon létre, ezek mikor csíráznak (22. TA3). Például Nyugat-Ausztrália mediterrán térségében honos két pillangósvirágú-faj igen eltérő életmenet-stratégiát alkalmaz az ott gyakori bozóttüzek alkalmával. A *Bossiaea ornata* hosszú



22/4. kép. *Bossiaea ornata* (Leguminosae) pillangósvirágú-faj, amely a tűz elhaladtával újra kihajt © MargaretRDonald

életű, „újrahajtó” cserje, amely egy magas intenzitású tüzet követően néhány héten belül gyökérsarjakról újra kihajt,

amelyhez jelentős mennyiségű tartalék tápanyagot használ, lassan növekedik és igen alacsony a magtermelése. A további, alacsony intenzitású tüzeket túléli, magtermelése azonban csak három tüzciklus

után éri el az ugyanott megtalálható *B. aquifolium*-ét. Az utóbbi faj minden egyes tűz alkalmával elpusztul, de magvai ellenállók és a tüzet követően gyorsan kicsíráznak. Növekedése gyors és biomassza termelése jelentős. Két tűz esemény közötti 6 év alatt 18-szor több magot hozott létre a *B. ornata*-hoz képest (Hansen és mtsai 1991). A tűzrezsimek által uralt biomokban az „újrahajtó” regenerációs stratégiát tekintik elterjedtebbnek és



22/5. kép. *Bossiaea aquifolium* (Leguminosae) pillangósvirágú-faj, amely a tűz elmúltával magról növekedik új növényé © J. T. Johansson

ősibbnek. A mediterrán régiókban a tűz a késő-pleisztocén óta rendszeresen előfordul és a növényi közösségek ilyen feltételek alapján szerveződnek és mutatnak adaptív sajátosságokat, azonban a talaj sajátosságai is fontosak. Egy vizsgálat, amelyet Spanyolország déli részén végeztek, fenotípusosan hasonló és filogenetikailag is rokon 72 növényfajt két csoportba osztották az alapján, hogy tápanyagban szegény (savas) vagy gazdag talajon növekedtek, amely meghatározta a gyűlékonyságukat is. A tápanyagszegény talajon a növények több fenolgyületet tárolnak, ami növeli ezt a tulajdonságot (Ojeda és mtsai 2010). Másutt, például a tajga biomban, a tűlevelű fák felhalmozódó, lassan lebomló tűlevelű avarja és az abban található vegyületek (terpenoidok és fenolok) elősegítik a tüzek kialakulását és fennmaradását. Ismétlődő tüzek egyre nagyobb (15-140 t/ha) biomasszát pusztíthatnak el egy-egy alkalommal. Az *Acacia karoo* (Leguminosae) talajfelszínre szóródott magjainak mortalitása attól függött, hogy a tűz melyik évszakban keletkezett. A szeptemberi tüzekben a magvak több, mint 90%-a elpusztult (ha valamennyi talajréteg fedte őket, akkor túléltek a tűzhatást). Ezzel szemben az októberi tüzekben szignifikánsan több mag maradt meg és ezek csírázási képessége sem különbözött a kontroll magokétól (O'Connor és mtsai 2010).

A tűz alternatív stratégiákat szelektált a fenyőfélék között is. Schwilk és Ackerly (2001) szintén kétféle stratégiát különböztetett meg 38 *Pinus*-faj filogenetikai vizsgálatában:

(a) **tűzben túlélő**, melyhez olyan tulajdonságok tartoznak, mint vastag kéreg, magas termet és az elhalt ágak ledobása (önconkitás), valamint (b) a **tűzben elpusztuló**, mely során a növény csak csekély energiát fektet a túlélést elősegítő tulajdonságokba: növekszik a gyűlékonyságuk, a tűz, mint inger segíti a magvak tobozokból való kijutását, majd a magoncok megtelepedését.

Tüzek ökoszisztéma-szintű hatásai

A tüzek az ökoszisztémákat, melyekben előfordulnak, „nem-egyensúlyi” állapotban tartják. A tajgaerdők florisztikai diverzitásának nagy része és a vegetáció mozaikossága az ismétlődő tüzek eredménye. A tűz befolyásolja a talajnedvességet, talajhőmérsékletet, a szerves anyag akkumulációját és a fagenerációt, de szabályozza a tápanyag ciklust, energiaáramlást és produktivitást is. Nincs egyértelmű kapcsolat a tüzek előfordulása és az állományok kora között. Más vélemény szerint a gyűlékonyság növekedik az állomány korával. A tűz valószínűsége az eltelt idő hatványkitevős függvénye az utolsó tüzeset követően (Bonan és Shugart 1989). A tajgaerdők legtöbb faja nem tűzrezisztens. Csak a Banks-fenyő (*Pinus banksiana*) és az erdei fenyő (*P. sylvestris*) kérge elég vastag a hőség elviselésére. Más fajok a koronatüzekre érzékenyek, a lombhullató tűlevelűek esetében pedig inkább a száraz avar a tüzek tápanyaga. Sok tüzeset a talaj fagyott vagy nedves állapotában fordul elő, emiatt kevésbé ismert a talajra gyakorolt hatásuk. Az állandóan fagyott talajréteget (permafroszt) érintő változások is ismeretlenek. A talajon található szerves anyag elége utáni állapotokra jellemző a termális viszonyok megváltozása, a talaj lúgosság (hamu), a foszfor és nitrogéntartalom növekedése mérsékelt intenzitású tüzeket követően. Azok az ökoszisztémák, melyekben a tüzek gyakorisága magas, pozitív visszacsatolásokat mutatnak (pl. elhalt biomassza halmozódik fel), melyek elősegítik a tüzeket és lehetőséget adnak alternatív stabilis állapotok kialakulásához (21.5 és 22.TA2). Ezen a helyen csak emlékeztetünk arra, hogy a tüzeknek a közösségek szerveződésében játszott szerepe lényegében a szukcesszió különböző fázisaival azonos, amely a hatás erősségétől függően akár primer szukcesszióig visszanyúlhat. de általában a szekunder állapotból indul. Ez a folyamat természetesen magában foglalja az összes trofikus szint újraépülését.

Tüzek hatása a vízi élőhelyekre

Bármennyire is meglepő, a vízi ökoszisztémák és a tűzrezsimek kapcsolata igen lényeges a vízgyűjtő területekre gyakorolt hatások által. Nemcsak, a már többször említett, az égés következtében jelentkező anyagi változások (tápanyagok mennyiségének emelkedése vagy csökkenése, szilárd égéstermékek bemosódása stb.), hanem a tüzeket követő vegetációhiány miatti katasztrófális árvizek, eróziók megjelenése miatt is. A patakokban és tavakban a jelentős üledékterhelés hatással van a turbiditásra és drasztikus, bár rövid időtartamú kémiai változásokat okozhat. Ezt láthatjuk manapság az esőerdők „slash-and-burn” módszerrel (18.5.3 pont és a 18/7. kép) végzett mezőgazdasági területté alakítása során is.

A tűz mint a magszóródás és a magvak csírázásának indukálója

Egyes növény taxonokban, például a Dél-Afrikában és Ausztráliában honos Proteaceae családba tartozó *Banksia* és *Hakea* genusokban, de a nyitvatermők között is (*Pinus pungens*, *P. muricata* stb.) gyakori az ún. **lombozati-** vagy **levegőmagbank** (szerotínia). Az érett termésekből, tobozokból – akár éveken át – sem hullanak ki a magvak, kivéve, ha megfelelő erősségű külső hatás, például magas hőmérséklet éri egy átvonuló tüzesemény miatt. A két tűzciklus között a magoncok megtelepedése szünetel vagy jelentősen lecsökken. A szerotíniában mutatkozó fajok közötti eltérések jelentősek, az említett *Banksia* és *Hakea* genusokban az említett időtartam 5-10 évet, más Proteaceae genusokban (*Leucadendron*, *Protea*) csak 1-4 évet jelent. Egy hipotézis szerint mindez (hasonlóan a masting jelenséghez, 3.TA2) a magpredátor szervezetek tevékenységét csökkenti, illetve bizonyos időtartamokra korlátozza.

Több növényfaj csak a tűzhatást követően **virágzik**. Azokban a biotikumokban fordulnak elő, amelyekben gyakoriak a tüzek, mint a dél-afrikai fynbos, vagy a kaliforniai chaparral. Vizsgálatok szerint (Keeley és Bond 1997) a konvergens evolúció két fő típusát alakította ki a tűz előfordulásával kapcsolatos stratégiáknak: (a) a faszénből származó anyagokra és füstre, és (b) a hő hatására indukált csírázás vagy fejlődés. Az elsőbe az Amaryllidaceae, Hydrophyllaceae, Papaveraceae és a Scrophulariaceae, a másodikba a Leguminosae, Rhamnaceae és Sterculiaceae családokból tartoznak fajok. Ilyen például



22/6. kép. *Cyrtanthus ventricosus* (Amaryllidaceae) virágzó egyede
© Callien Cohen

a fynbosban élő „tűzliliom” (*Cyrtanthus ventricosus*), amely 7-12 nappal a területen átvonult tűz után már virágzik. Virágzása kizárólag a tűz előfordulásához kötött, ezért estenként 10-20 évente egyszer kerül erre sor, ellenben az nem ismeretes, hogy ténylegesen milyen folyamat/ok váltják ki a virágzás megindulását.

22.3 BIOTIKUS HATÁSOK ÉS A KÖZÖSSÉGEK

22.3.1 Interspecifikus verseny

A 21. fejezetben részletesen foglalkoztunk az interspecifikus verseny közösségek szerveződésében játszott szerepével (21.3.1). Megállapítottuk, hogy lényeges kölcsönhatás lehet ugyanazon forrást használó szervezetek között, azonban a verseny koránt sem olyan gyakori, mint korábban gondolták, és bizonyítása is alapos kísérletező munkát igényel. Ebben a fejezetben azt vizsgáljuk, hogy a közösségek szerkezetének és fajgazdagságának fenntartásában van-e jelentősége?

Mindenekelőtt tisztáznunk szükséges a populációk közötti verseny és a külső hatások viszonyát. Az egyszerűség kedvéért két populációt veszünk csak figyelembe (7/6. ábra). Az egyik magas szaporodási rátával, ellenben alacsony egyensúlyi populációmérettel, a másik alacsony szaporodási rátával, de magas egyensúlyi populációmérettel rendelkezik. Az ábra versengésük kimenetét mutatja be először egyensúlyi (7/6a. ábra), majd nem-egyensúlyi (7/6b. ábra) körülmények között (Huston 1979). Az első esetben a populációk gyorsan elérik az egyensúlyi állapotot és a magas szaporodási rátával, azonban alacsony környezeti eltartó képességgel rendelkező populáció kihal. Nem-egyensúlyi körülmények között külső, denzitásfüggetlen hatások (alacsony hőmérséklet, szárazság stb.) periodikusan csökkentik a populációk méretét, azonban a magas szaporodási rátával rendelkező populáció sikeresen kompenzálja ezeket, míg a másik erre nem képes és kihal. Ha ezt az összefüggés most közösségekre alkalmazzuk, látható, hogy a modell támogatja Hutchinson (1961) ún. „plankton paradoxonját”, amely azt kísérli megmagyarázni, hogy azonosnak vehető környezeti paraméterek között hogyan képes magas fajgazdagság fennmaradni az óceáni plankton szervezetek körében. Miért nem történik kizárás a verseny következtében, holott valamennyi faj azonos forrásokat használ ugyanabban a térben? Hutchinson feltételezte (és ez utóbbi bebizonyosodott), hogy a mikrotopográfiai viszonyok olyan gyorsan változnak (hullámlás, áramlás, nagyobb testtömegű fajok mozgása stb. következtében), hogy a fajoknak nem adódik lehetőségük akkora populációméret elérésére, amely más fajok kizárásához vezetne.

A nem-egyensúlyi rendszerekben a hosszabb-rövidebb idejű koegzisztenciát valószínűleg a környezet gyors változása teszi lehetővé, a külső hatások gyakorisága és ereje szabja meg a populációméreteket és nem a versengés szabályozza a populációk egyedszámát. Hutchinson érvelésével szemben Chesson és Huntly (1997) modellekkel bizonyította, hogy erős külső hatások alatt álló, alacsonyabb méretű populációk is versenyezhetnek és előfordulhat kizárás. A környezet negatív hatásai nem teszik a koegzisztenciát könnyebbé, vagyis a verseny jelentősége a közösségek szerkezeti és fajgazdagságbeli módosításában fennállhat.

Mindezekkel szemben Dayton (1971) kísérletekkel bizonyította, hogy a tengeri árapály zónában a *Mytilus*, *Semibalanus*, *Chthamalus*, *Pisaster*, *Thais* genusok fajainak és algáknak az együttélése lehetséges. A közösség fennmaradását a folyamatos fizikai (pl. hullámlás, sodródó tönkök, kiszáradás) és biológiai hatások (pl. ragadozás) együttesen tartják fenn. Ez természetesen nem zárja ki, hogy egyes fajok ne versenyeznének egymással (pl. *Semibalanus* spp. és *Chthamalus stellatus*).

Általános vélemény szerint a herbivor rovarok különlegesen abban, hogy a forrásaikat ritkán merítik ki és az interspecifikus verseny is ritka közöttük (21.3.1 és 21.TA4). Több szerző (Morris és mtsai 2005, Condon és mtsai 2014, Godfray 2014) véleménye szerint a populációk közötti forrásversenyt a predátorok hatása helyettesíti, amely éppen olyan módon alakítja a közösség szerkezetét, mint a forrásokért folytatott verseny.

22.3.2 Ragadozók, parazitoidok és herbivorok

Ragadozók és parazitoidok hatása

Természetes folyamatok révén a ragadozók és a parazitoidok is befolyásolják a közösségek szerkezetét és fajgazdagságát. Egyedeket távolítanak el egy populációból és ezzel megváltoztatják annak kor- és méretstruktúráját és ezen keresztül más ragadozókra és azok herbivor zsákmányállataira is hatnak. A ragadozás térbeli mozaikosságot is okoz, mert a zsákmányállatok eloszlása is foltos.

Közismert a tengeri korallpadok fajgazdagsága és bonyolult ökoszisztémája. Lenihan és mtsai (2011) öt éven keresztül vizsgálták azt, hogy a korábban az Acroporidae családba



22/7. kép. *Acropora retusa* (Acroporidae) kókorall
© MDC Seamarc Maldives

tartozó korallfajok, azok között is az *Acropora retusa* kókorall által dominált korallpadok, milyen hatásokra váltottak át Pocilloporidae és Poritidae családokba tartozó fajokkal jellemezhető élőhelyekké. A vizsgálatokat Francia Polinézia Moorea szigetének lagúnáiban végezték. Az abiotikus (meget-

lepedési aljzat minősége, áramlás, anyagok ülepedése) és a biotikus faktorokat (a korallakat fogyasztó csigák és halfajok, a verseny és a töviskoronás tengeri csillag szerepe), valamint kölcsönhatásaikat, egyaránt figyelembe vették. Egy másik kókorallfaj, a *Pocillopora verrucosa*, és a már említett *Acropora retusa* demográfáját (a juvenilis alakok



22/8. kép. Féregcsiga (Serpulorhis siphon, Vermetidae) háza
© Des Beechey

túlélését és megtelepedését) tanulmányozták. Kizárásos kísérletekkel megállapították, hogy a kókorallok közösségében végbement szerkezeti változásért elsősorban a **korallfogyasztó halfajok** és a Vermetidae családba tartozó **ragadozó csigák** a felelősek. A juvenilis alakok 20-60%-át fogyasztották el, és korlátozták a már megtelepedett korallok növekedését. A hatalmas méretű töviskoronás tengeri csillag



22/9. kép. Töviskoronás tengeri csillag (*Acanthaster planci*, Acanthasteridae) kókorallon
© Michel Dammeron

csak gradációi alkalmával mutatott jelentős biotikus hatást.

A tritrofikus ökológiai hálózatok esetenként rendkívül bonyolultak és egyben dinamikusan változók is. Rott és Godfray (2000) négy, azonos élőhelyen megtalálható fafajon [reketyefűz (*Salix cinerea*), kocsányos tölgy (*Quercus*

robur), molyhos nyír (*Betula pubescens*) és enyves éger (*Alnus glutinosa*)] leveleiben élő („aknázó”) 12 sátorosmolyfaj (*Phyllonorycter* spp., Lepidoptera, Gracillariidae) főként az Eulophidae (Hymenoptera) családba tartozó parazitoidjainak több alkalommal felvett, majd összegzett kvantitatív táplál-



22/10. kép. Tölgyfajokon élő közösséges sátorosmoly (*Phyllonorycter quercifoliella*, Gracillariidae) lárvája
Fotó: Csóka György



22/11. kép. A közösséges sátorosmoly (*Phyllonorycter quercifoliella*) mezophyllumban történő „aknázása” jól látható foltként jelenik meg levélelmezen
Fotó: Csóka György

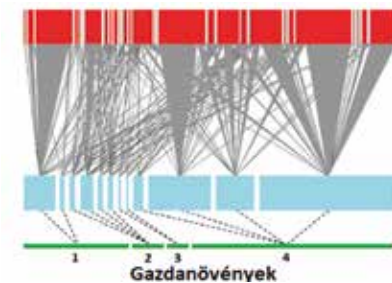
Az adott időpontban regisztrálható kapcsolatok és így a közösség fajgazdagsága rendkívül dinamikusan változik, mert nemcsak **primer parazitálás**, hanem jelentős mértékű **szekunder**, azaz a már fejlődő parazitoid felüparazitálása (hiperparazitizmus) történik.

Egy további, invazív ragadozó hatását tárgyaló példa leírását lásd a 22.7 pontban.

Herbivorok hatása

A nagytestű herbivorok hatása analóg a ragadozókéval, mert teljes növény egyedeket (mag és magonc) is elpusztítanak, a biomasszát csökkentik, azonban egyéb, kevésbé destruktív hatásaik is vannak, amelyek jelentősen befolyásolják a közösségek szerkezetét és fajgazdagságát. A hatások megjelennek **közvetlen** és **közvetett** módon. Közvetlen a zöld biomassa fogyasztása, közvetett a tápanyag reciklizálása (salakanyagok kijuttatásával), talajszerkezet megváltoztatása (taposás által), az ugyanazt az élőhelyet használó herbivor rovarok közösségeinek megváltoztatása stb. A herbivorok hatása komplex, ezért semmiképp nem

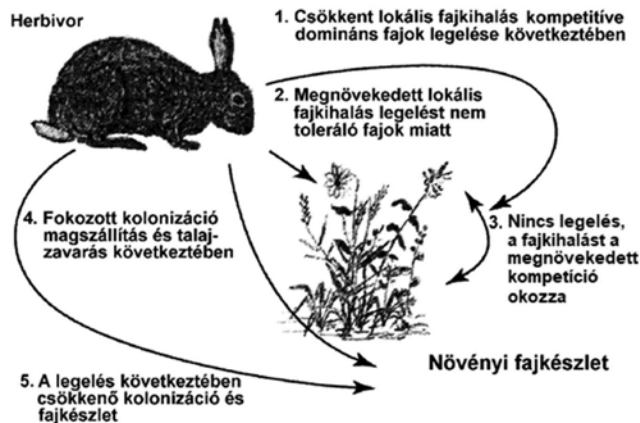
közösi hálózatát készítette el (22/3. ábra). A felvételezéseket Dél-Angliában 2 év alatt végezték. Valamennyi sátorosmoly specialista és egy bizonyos tápnövényen él, ellenben a parazitoidok nagyrészt generalistáknak tekinthetők. A sátorosmolyok lárvái a mezophyllumban táplálkoznak és gyakran ott is bábozódnak.



22/3. ábra. Négy gazdanövény (1 = *Salix cinerea*, 2 = *Quercus robur*, 3 = *Betula pubescens* és 4 = *Alnus glutinosa*) leveleiben aknázó 12 gazdaspecifikus sátorosmolyfaj (*Phyllonorycter*) 27 parazitoid (nagy részét a Hymenoptera rend Eulophidae családjába tartozó) fajának kvantitatív táplálkozási hálózata. Az egyes oszlopok szélessége arányos az adott faj abundanciájával. A sátorosmolyok abundanciái kékekkel, a parazitoidokéi pirossal jelölve [Rott és Godfray (2000) nyomán módosítva].

mérhető le pusztán például a levelek eltávolításával (defoliáció). A defoliáció fontos a növények közötti verseny kimenetelében, azonban nem ez látszik a közösségszerkezetet befolyásoló fő mechanizmusnak, hanem a herbivoriából eredő **differenciális túlélés** (Hulme 1996b). A herbivor ugyanis alapvetően a magvak, csíranövények, magoncok és fiatal növények fogyasztásával képes befolyásolni a fajgazdagságot. A herbivorok növényi közösségekre gyakorolt hatását jelentősen módosítja specializáltságuk. A nagytestű herbivorok között sok a generalista, a herbivor rovarok többsége azonban specialista. A preferencia mértékétől függően képesek a fajgazdagságban és a fajösszetételben változásokat létrehozni, többek között alternatív **szukcesszionális** változásokat indukálni (Hidding és mtsai 2013).

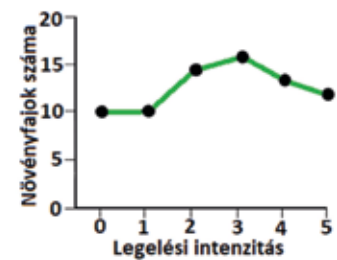
A propagulumok képezik a növényi közösség **regenerációjának** alapját, biztosítják a **megelőző helyfoglalást** és így befolyásolják az interspecifikus versenyt. Ezek a hatások azonban csak kisebb jelentőségűek lesznek, ha a növények vegetatív szaporodásra, sztolonizációra képesek, vagy ha limitált a **magszám vagy a mikroélelőhely elfoglalhatósága** (10.5.1.4). Egy vizsgálat kimutatta, hogy 400 növényfaj közül 20% regenerálódott kizárólag vegetatív úton, 30% kizárólag maggal, és a maradék 50% mindkét módon. Emiatt is, a herbivoriának a közösségre gyakorolt hatása igen változatos lehet. Kevés a bizonyíték arra is, hogy a növények érzékenysége és versenyképessége összefüggésben lehet a herbivorok hatásaival. A magpredátorok közösségszintű hatása egyes növényfajok csökkent populációnövekedésében akkor jelenik meg különösen erőteljesen, ha a növény aktív magdiszperzióra szorul. Ami a taposást illeti, meglepő, hogy a testtömegnek csak csekély jelentősége van a taposás mértékében, fontosabb a talajszerkezetre gyakorolt hatás. Főként a vízivó helyeken jelentős, egyéb területeken kevésbé. A talaj a taposásra egy ún. ásványi kérget képez, amely a vízháztartást, a talaj mikroflórát és -faunát megváltoztatja (Hobbs 2006). A vegetáció szerkezetében jelentkező hatás az is, hogy a foltszerűség erőteljesebb lesz a táplálkozás következtében, mert a foltosság a herbivorok által kedvelt helyeken növekedik a nem kedvelt helyekhez képest.



22/4. ábra. A herbivorok sokrétű befolyása a vegetáció állapotára [Olff és Ritchie (1998) nyomán módosítva].

Fontosak még a „dagonyázó” és fekvőhelyek, a trágyahalmok és elhalt testek által indukált változások (14. fejezet).

Elsősorban a nagytestű herbivorok legelnek, de hasonló hatást fejtenek ki a kisebb (pl. nyúl) méretűek is, ezért hatásuk általában a vegetáció változásán keresztül mérhető. Számptalan egyéb funkciót közvetítenek vagy befolyásolnak, melyek közül csak az egyik a legelés (22/4. ábra). Minden, a vegetáció állapotát befolyásoló tevékenység: salakanyagok ürítése, propagulumok szállítása, taposás, üregek készítése stb. változtat a környezeten. Egyedszámuk egy adott területen meghatározott legelési nyomást jelent, amit a 22/5. ábra érzékeltet. Az ábrán látható kezdeti alacsonyabb fajgazdagság a növények közötti verseny, a végső pedig a túlzott legelés hatása miatt áll elő. Az alacsony legelési nyomás lehetővé teszi egyes növényfajok dominanciáját, a nagyon erős legelés esetén azonban már fajok is kihalhatnak. A legtöbb faj a közepes legelési nyomás mellett marad meg. Azt a megnövekedett fajgazdagságot, melyet ilyenkor észlelünk, a **ragadozók és herbivorok által elősegített, közvetített együttélésnek** nevezzük. Ennek



22/5. ábra. A növényi fajgazdagság változása a legelési intenzitás függvényében. A kezdeti alacsonyabb fajgazdagságot a növényi verseny, a végsőt a túlzottan nagy legelési nyomás alakítja ki. A legelési intenzitás egyaránt jelentheti a herbivor egyedek és fajok számának növekedését. A pontok átlagértékek [Zeevalking és Fresco (1977) nyomán módosítva].

egy másfajta megfogalmazása a **látszólagos vagy apparens verseny** (12.5.4), ami nagytestű (legelő) herbivorok közvetett hatásának egyik megnyilvánulása. Ekkor két vagy több – egyébként közvetlen kölcsönhatásra képes – növényfaj versengése a herbivor közvetítésével valósul meg. A különbséget a verseny kimenetelében a herbivor egyes növényfajok iránti kedveltsége (preferenciája) vagy elutasítása határozza meg. Észrevehető a jelenség kapcsolata a „közepes gyakoriságú zavarás” elvével (22.5).

A generalista ragadozó vagy herbivor együttélést fenntartó hatása nemcsak a szárazföldön, hanem a tengerekben is érvényesül. A korallpadok diverzitását szintén herbivorok tartják fenn. Egy kizárásos kísérletben kimutatták (Burkepile és Hay 2008), hogy a



22/12. kép. Holdfény doktorhal (*Acanthurus leucosternon*, Acanthuridae) © H. Zell

Sparisoma, *Acanthurus* és *Scarus* genusok növényevő halfajai 54-76%-kal csökkentették a makroalga abundanciát, míg a korallak felületén bevonatot alkotó, szimbiózisban résztvevő vörösalfajok (Corallinales) rendelkezésre álló felületet 52-64%-kal, a korall kiterjedtségét pedig 22%-kal növelték.



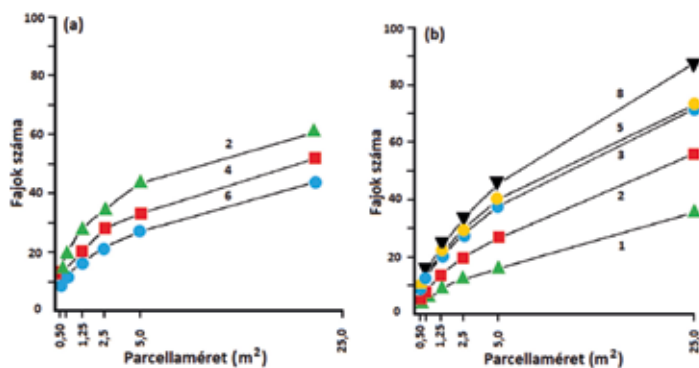
22/13. kép. Zöldes papagájhal
(*Sparisoma viride*, Scaridae)
© Laszlo Ilyes

Természetesen a hatás mértéke, egyáltalán kialakulása, nagyban függ a ragadozó vagy herbivor táplálkozási specializáltságától és preferenciájától, valamint a növényfajok sajátosságaitól (pl. produktivitás). Teljes mértékben generalista herbivor nincs, valamennyi mutat valamilyen mértékű preferenciát. Abszolút generalista hatás csak az ember által alkalmazott kaszálástól várható. A fajgaz-

dagság fenntartásának nem véletlenül ez volt a módja a hagyományos paraszti legelő-gazdálkodásban és ma is ezt alkalmazzák a természetvédelmi területeken. Mégis, jelentős különbség van egy rendszeresen kaszált legelő és az egyszeri alkalommal levágott erdő újranépesedési (szekunder szukcessziós) folyamatában kialakuló fajgazdagság között. Nemcsak a fajok számában, a növekedés gyorságában, hanem a „végeredményben” is. A legelőkön – egyensúly felé haladva – a fajgazdagság csökken egy szintig, mert elsősorban a vegetatív módon visszánövekedő fajok kerülnek előnybe. Az erdőben azonban folyamatosan növekedik a fajgazdagság főként olyan fajok magkeelésével, amelyek csírázása gátolva volt (22/6. ábra).

22.3.3 Parazitizmus

Egy másik fejezetben részletesebben kifejtettük a paraziták szerepét a közösségökológiai folyamatokban (11.4.4). Külön is felhívjuk a figyelmet a 11.TA10/3. ábrára, amely a táplálkozási hálózat egy tritrofikus modulját mutatja be, egy fitopatogén



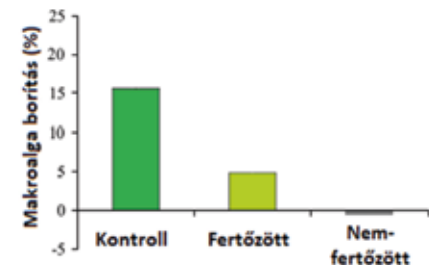
22/6. ábra. (a) Kaszálást és (b) erdőirtást követő szekunder szukcesszió során mért fajgazdagság. A kaszálást minden évben elvégezték 7 éven át, az erdőirtást csak egy alkalommal, majd 8 hónapon át figyelték a fajok megjelenését. Látható, hogy amíg a rendszeres kaszálás alacsonyabb szinten és egy éven belül (a leolvadási hónapokat számok jelzik) csökkenő módon befolyásolta a fajgazdagságot, addig az erdei parcellákon az folyamatosan növekedett. A kaszálás lényegében egy egyensúlyt alakított ki, amelyben a vegetatív módon visszánövekedő fajok vettek részt, az erdőben ezzel szemben a növények magról keltek, amelyek eddigi csírázásukban gátoltak voltak. A vízszintes tengelyek logaritmikus beosztásúak [Denslow (1985) nyomán módosítva].

gombafaj direkt és indirekt hatásait felvázolva. Például a növényi patogén gombának közvetlen hatása lehet a herbivor rovarrá, ha az a spórákat vagy a gomba toxinjait elfogyasztja a növényi szövetekkel együtt. A gombafaj közvetlenül és közvetve (növényen keresztül) befolyásolhatja egy parazitoid faj magatartását is a herbivorral szemben. Nagyon sok hasonló példát ismerünk. A paraziták direkt hatása a gazda rátermettségére analóg a ragadozó által fenntartott koegzisztenciával, mert a versenyző gazdákra vonatkozik. Vagyis a paraziták is szerepelhetnek mint ún. **kulcsfajok** (22.4), lehet lényeges hatásuk a közösség szerkezetre. Például a makroalga mezők fontos fogyasztója a közönséges parti csiga (*Littorina littorea*), amely köztigazdója a *Cryptocotyle lingua* trematoda parazitának. A végső gazdák tengeri madarak, melyek a csigát fogyasztják. A fertőzött parti csiga egyedek szignifikánsan kevesebb makroalgát (*Ulva lactuca*, *Porphyra* sp., *Neosiphonia harveyi*) fogyasztanak, mint nem fertőzött társaik (Wood és mtsai 2007). A csökkent alga fogyasztás, amit a borítási százalékkal fejeztek ki (22/7. ábra), más algafajok elszaporodását segíti elő, ami együtt jár a közösség összetételének további megváltozásával.

A paraziták hatásának jelentőségét bonyolítja az, hogy a paraziták túlnyomó többsége gazdaspecialista. Elméleti modellek (Fenton és Brockhurst 2008) azt mutatják, hogy a specialista paraziták elősegíthetik fajok együttélését, ellenben a generalista paraziták nem. Ez függ a virulencia mértékétől és a parazita típusától is, ui. a makroparaziták (pl. laphosférgek) kevésbé képesek erre, mint a mikroparaziták (baktériumok, vírusok). A generalista paraziták destabilizálhatják a közösséget. Ez a hatásuk aggregatív vonásukkal függ össze, ami foltszerű populációcsökkenést eredményez. A specialisták egyrészt elősegíthetik a koegzisztenciát az erősebb kompetítor megbetegítésével, ami megakadályozhatja a kizáródást. Szintén elősegíti a koegzisztenciát, ha a specialista parazita relatíve avirulens (15.TA10.1 és 17.TA3). Másrészt, egy endemikus specialista parazita egy invazív faj közösségbe lépését támogathatja is azzal, hogy a közösség tagjait legyengíti, így azok csökkent ellenállóságot mutatnak.

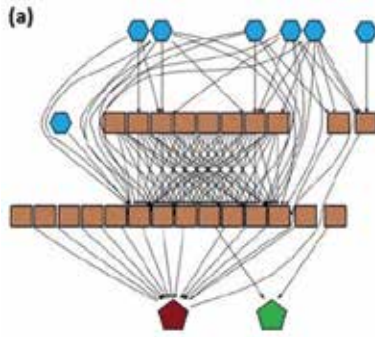


22/14. kép. Közönséges particsiga
(*Littorina littorea*, Littorinidae)
© Claude Nozères



22/7. ábra. Makroalga borítottság változása trematodával fertőzött és nem fertőzött parti csigák (*Littorina littorea*) táplálkozását követően. A kísérlet tengeri árapály zónában végezték. A parazita csökkentette a csigák táplálkozási aktivitását. A kontroll olyan területet jelent, ahonnan kizárták a csigákat [Wood és mtsai (2007) nyomán módosítva].

A parazita csökkentette a csigák táplálkozási aktivitását. A kontroll olyan területet jelent, ahonnan kizárták a csigákat [Wood és mtsai (2007) nyomán módosítva].



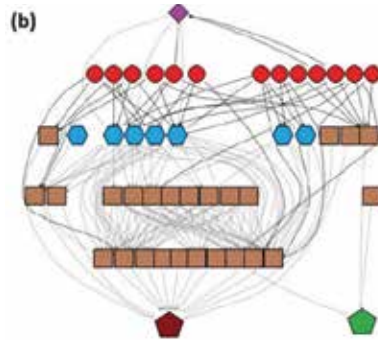
22/8a. ábra. Egy új-zélandi patak táplálkozási hálózata tavasszal. A halebő madárfajok és halfajok belső parazitái nincsenek ábrázolva. A barna négyzetek makrogerincteleneket, a kék hatszögek halfajokat, a sötétbarna ötszög detrituszt és a zöld ötszög algákat jelöl [Hernandez és Sukhdeo (2008) nyomán módosítva].

határozták meg a kapcsolataikat és mennyiségi viszonyaikat.

A hal- és makrogerinctelen fajok egy része egyaránt köztigazda volt. Két táplálkozási hálózatot állítottak össze: az egyikben figyelembe vették a parazitákat és a halakat fogyasztó madárfajokat, a másikban nem. Lényeges eltérések voltak a hálózatok szerkezetében, mert a paraziták szerepeltetése növelte a kapcsolatszámot (22/8. ábra). Az eredmény azért tanulságos, mert a táplálkozási hálózatoknak jelenleg nem részei a paraziták (19.TA5).

Az egyedi és közösségi sajátosságok egyaránt lényegesek a parazitaterhelés kialakulásában. A Lyme-betegség hordozóinak, az *Ixodes ricinus* kullancsfaj lárváinak a gyakorisága az egyes gazdák denzitásával korrelál. Amennyiben az amerikai csíkosmókus (*Tamias striatus*) denzitása növekedik, a lárvák száma csökken a fehér lábú egéren (*Peromyscus leucopus*) (11/11. ábra). Egy további példa az egész közösséget közvetve érintő parazitáltság hatására a jávorszarvas (*Alces alces*) jelentős mortalitását okozó, akár 10 cm-t is elérő amerikai metyely (*Fascioloides magna*). A jávorszarvas nemcsak a tajga régióban, hanem a Kanadával szomszédos Minnesota prérijein is előfordul nagy számban. Ezek a populációk a metyelyfertőzést a fehér farkú szarvas (*Odocoileus virginianus*) nyomán kapják meg. Ha a két szarvasfaj

A paraziták jelentős mértékben befolyásolhatják a táplálkozási hálózat szerkezetét. Egy új-zélandi patak 30 méteres szakaszán gyűjtött halfajokban összesen 14 belső élősködő, az *Acanthocephalus*, *Phyllostomum*, *Crepidostomum* stb. genusba tartozó laposféregfajt találtak (Hernandez és Sukhdeo 2008). A halegyedek kb. 88%-a fertőzött volt 1-3 fajjal. Két éven keresztül szezonálisan



22/8b. ábra. A 22/8a. ábrán látható hálózatban elhelyezték a halak belső parazitáit is (ezek a piros színű körök). A lila, csúcsára állított négyyszög a madárfajokat jelképezi. Figyeljük meg a szerkezet és a kapcsolatok számának változását. A jelmagyarázat mint a 22/8a. ábrán [Hernandez és Sukhdeo (2008) nyomán módosítva].

együtt fordul elő, a metyely prevalencia a jávorszarvas populációban kb. 4%-os mortalitást okoz, míg, ha csak a jávorszarvasok vannak jelen, a mortalitásuk elérheti a 87%-ot, amelyhez más faktorok (klimatikus, tápláltsági, további paraziták stb.) is hozzájárulnak (Murray és mtsai 2006). A teljes közösségre gyakorolt hatás azonban jóval jelentősebb, figyelembe véve ragadozóikat (farkas, medve) és a versenytárs fajokat (hócipős nyúl, hód). [A parazita Európában az 1960-as évektől kezdett terjedni a szabadon élő gím- (*Cervus elaphus*) és dámszarvas (*Dama dama*) populációkban.]

Egyre nyilvánvalóbbá válik az is, hogy egy gazdaegyeden belül a mikro- és makroparaziták közössége él, amelynek tagjai a közösség működését és újabb paraziták bejutását, esetleg mások kiesését (pl. verseny formájában) eredményezhetik (Poulin 1999). A többszörös parazitizmus lényegesen befolyásolja a paraziták virulenciáját.

A növényi közösségek szerkezetét és a vegetáció dinamikáját is megváltoztatják a növényi paraziták, például a tengerparti sós mocsarak domináns sziksofűfaján (*Salicornia virginica*) egy parazita arankafaj (*Cuscuta salina*) élősködik és jelentős hatással van a közösségre. A *Salicornia* denzitásának csökkentésével más növényfajok (*Limonium californicum* és *Frankenja salina*) jutnak előnyhöz és ez befolyásolja a herbivorok közösségeit is (Pennings és Callaway 1996).

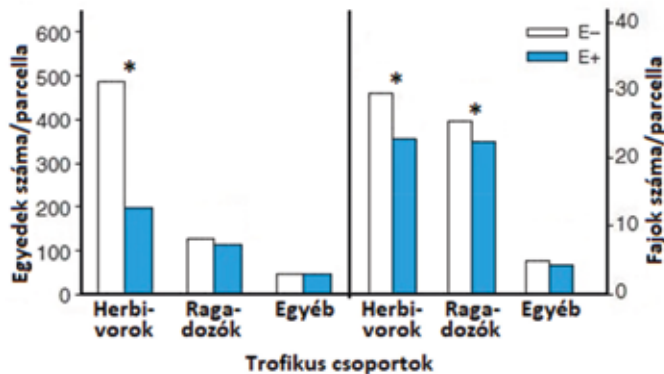


22/15. kép. Növényi ektoparazita, *Cuscuta salina* (Convolvulaceae), a tengerparti sós mocsarak domináns növényfaján, a *Salicornia virginica* fajon (Amaranthaceae)
© Gordon Leppig és Andrea J. Pickart

22.3.4 Mutualizmus

A tradicionális szemlélet szerint a közösség szerkezetét befolyásoló elsődleges hatások az interspecifikus verseny, a predáció és a herbivorია. Egyre több kutatás bizonyítja azonban, hogy a kölcsönösség lényegesen megváltoztatja a táplálkozási hálózat struktúráját. Például ismert, hogy a pillangósvirágúak jelenléte egy területen alapvetően más közösségszerkezetet eredményez az N-szint növekedése következtében, mint pillangósvirágúak nélkül. Egyes szimbionta gombák (13/29. kép), például az endofita *Neotyphodium coenophialum* [jelenleg *Epichloë coenophiala*] gomba genomja a gazdáival együtt nemzedékeken át öröklődik. A gomba kapcsolata a perjefélék (Poaceae) családjával kb. 40 millió éves. A gomba a nádképző csenkesz (*Lolium arundinaceum* [jelenleg *Festuca arundinacea*]) egész földfeletti növényi testében megtalálható és a maggal öröklődik át. A gazdanövény szárazságtűrését, táplálékfelvételét és versenyképességét növeli. A herbivorok maguk is befolyásolják a gazda és a gomba kapcsolatának dinamikáját, mert azokon a helyeken, ahol a herbivorok jelen voltak, 30%-kal nőtt azon növények gyakorisága, amelyekben az endofita előfordult. A növényi közösségben jelentkező változások összefüggtek az endofita gombával rendelkező növények gyakoriságának

emelkedésével, amely viszont az emlős herbivorokhoz kapcsolódott, ezek ui. növelték az előbbieket biomasszáját (Clay és mtsai 2005). A gomba ergot alkaloidokat termel, melyek egyes herbivorok ellen hatásosak. Az endofita szimbionta gombával együtt élő *Lolium* növényeken 70%-kal kisebb abundanciában voltak jelen ízeltlábúfajok, 20%-kal csökkent a fajszám, valamint növényfajok biomasszája és fajgazdagsága is csökkent (22/9.



22/9. ábra. Az ízeltlábúfajok és egyedszámok átlagos száma endofita szimbionta gombával együtt élő („fertőzött”, E+) és mentes (E-) *Lolium arundinaceum* [jelenleg *Festuca arundinacea*] (Poaceae) egyedeken. A csillagok szignifikáns kapcsolatot jelölnek E- és E+ között [Rudgers és Clay (2008) nyomán módosítva].

ábra, Rudgers és Clay 2008). A herbivorok abundanciájának és fajszámának csökkenése indirekt következménye volt a növényi fajgazdagság alacsonyabb szintjének.

A 13.1.2 pontban részletesen tárgyaltuk hangya- és növényfajok kölcsönösségi kapcsolatait, amelyek jelentősen befolyásolják nagytestű herbivorok viselkedését. Érdeemes azt is megemlíteni, hogy hangyafajok mutualisztikus szerepe a magdiszperzióban rendkívül fontos, például a dél-afrikai fynbos flórájának 30%-át négy hangyafaj terjeszti, és ezáltal befolyásolja az összetételét és fajgazdagságát.

A modellek azt mutatják, hogy míg a kétrésztvevős elemi modellekben a mutualista kapcsolat destabilizáló, a bonyolultabb négyrésztvevősökben (két mutualista, két ragadozó–zsákmány) stabilizáló hatást eredményez (Ringel és mtsai 1996).

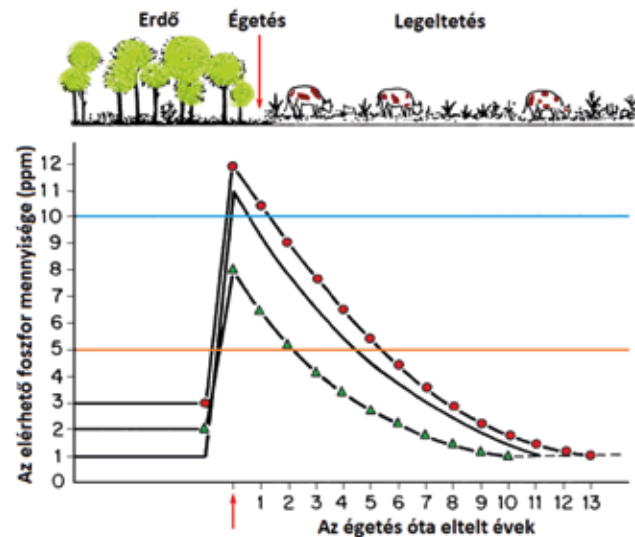
22.3.5 Detritivoria és dekomponálás

A szerves anyag lebontását végző hálózatok az újabb kutatások szerint szoros kapcsolatban vannak a táplálkozási hálózat többi részével, annak mintegy tagjai. A lebontási hálózatból származó anyag és energia közvetlen módon fontos a táplálkozási hálózat többi tagja számára és jelentősen befolyásolja a hálózat szerkezetét (19.TA5).

Podgaiski és mtsai (2014) a braziliai campos füves pusztán (a szavanna egy változata) égetett és kontroll parcellákon hasonlították össze a lebontó faunát és az avar lebontás sebességét. Egy hónappal a tűz után még nem voltak jelen lebontó szervezetek

lényeges számban, azonban 6-7 hónap elteltével már nem volt különbség az égetett és kontroll parcellák között.

Az esőerdők antropogén eredetű égetése fontos változásokat hoz a talaj tápanyag készleteiben is. A módszer lényege, hogy a frissen égetett területet először pihentetik, majd néhány éven át használják mezőgazdasági művelésre. Ezalatt a korábban égetett területet szintén pihentetik, nem művelik. Az égetéssel nyert területet a termelés hatékonysága évről-évre csökken, melynek több oka is lehetséges, például gyomok betelepődése (verseny), a Ca és K kimosódása és az N légtérbe jutása. A nem égetett területeken a raktározott P (kb. 300 kg/ha) 83%-a talajban található, ez a mennyiség a mezőgazdasági termeléshez szükségesnél kevesebb. Az égetés után rövid ideig pihentetett és kitisztított területen kialakított legelőn a farmerek avart szórnak szét, amiből a kioldódó szerves savak megakadályozzák a P-kelátok keletkezését Fe és Al atomokkal, ami a P felvételét megakadályozná a növények számára. A szerves anyag bomlása által keletkezett P-csúcs azonban rohamosan csökken és talajtípustól függően 3-6 év alatt a minimálisan szükséges szint alá süllyed (22/10. ábra, Montagnini és Jordan 2005).

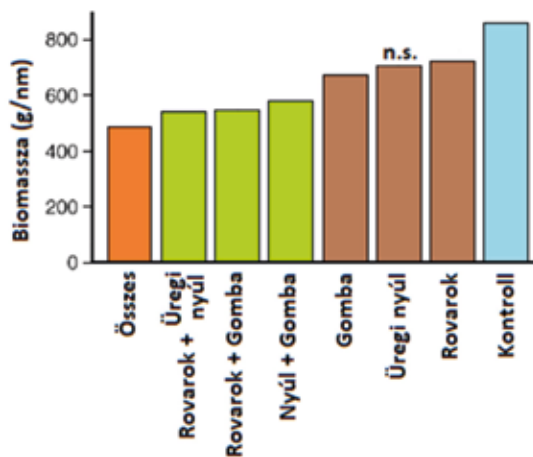


22/10. ábra. A trópusi esőerdők felégetésével nyert mezőgazdasági területeken a talaj foszfortartalma folyamatosan csökken. A fenntartható legeltetéshez szükséges foszfor mennyiségét a kék, a kritikusan alacsony mennyiséget a narancssárga vízszintes vonal jelzi (a zöld háromszögek, a folytonos fekete vonal és a piros telt körök három talajtípust jelölnek) [Montagnini és Jordan (2005) nyomán módosítva].

22.3.6 Együttes és indirekt hatások

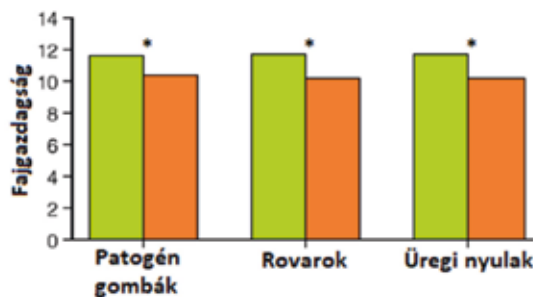
A fenti pontokban többségében olyan eseteket ismertettünk, melyek a ragadozó vagy herbivor közvetlen hatását mutatták a zsákmány vagy növény populációra. A valóságban nincsenek „tisza”, egyetlen szereplőnek tulajdonítható hatások, mert a ragadozót, parazitát és a zsákmányt vagy a gazdát is egyidejűleg több más közösségtag is befolyásolja. Egyetlen faktor hatását csak kontrollált kísérletekben lehet felmérni. A kísérletes megközelítés

fontos, ha háttér mechanizmusokat szeretnénk tisztázni, egyben rávilágítanak a természetes folyamatok összetettségére. Allan és mtsai (2010) egy kísérletben a préri vegetáció összetételének, fajgazdagságának és biomasszájának változását vizsgálták egyes faktorok jelenlétében és hiányában. Kizárásos vizsgálatokkal a fűfélék levelein található patogén gombák, herbivor gerinctelenek (puhatestűek és rovarok) valamint a gerinces herbivor (üregi nyúl) hatását próbálták felmérni. A patogén gombákat fungicidekkel, a gerinctelen herbivorokat molluscicidekkel és rovarölő szerekkel, az üregi nyulakat mélyen a talajba lenyúló kerítésekkel zárták ki. A kísérletezők azt tapasztalták, hogy a szereplők együtt, külön-külön és különböző kezelési kombinációkban [az üregi nyúl és puhatestűek kivételével (az utóbbi az ábrán nem szerepel)] szignifikánsan csökkentették a biomasszát (22/11. ábra), ugyanakkor



22/11. ábra. A növényi biomassza csökkenése egy préri vegetációban. Kizárásos kísérlet segítségével a herbivorok és patogének különböző kombinációit („kezeléseket”) állítottak elő. Valamennyi kezelés az üregi nyúl (n.s. = nem szignifikáns) kivételével szignifikánsan különbözött a kontrolltól. Az „Összes” valamennyi faktor (gomba + üregi nyúl + rovarok + puhatestűek, az utóbbi külön nem szerepel) együttes hatására utal [Allan és mtsai (2010) nyomán módosítva].

szignifikánsan növelték a fajgazdagságot (22/12. ábra). A patogén gomba elsősorban a pillangósvirágú növényfajok terjedésének



22/12. ábra. Fajgazdagság növekedése egy préri vegetációban. Kizárásos kísérlet segítségével a herbivorok és patogének különböző kombinációit állították elő. A zöld oszlopok a gombák, herbivor rovarok és az üregi együttes jelenlétét (kontroll), a sárgák a vízszintes tengelyen jelölt csoport kizárásakor mért fajgazdagságot mutatják. A csillag az egymás melletti oszlopok közötti szignifikáns különbséget jelzi [Allan és mtsai (2010) nyomán módosítva].

kedvezett a fűfajok rovására. A munka arra hívja fel a figyelmet, hogy a kevésbé látványos hatások, mint amilyen a patogéneké, mennyire fontosak az egész közösség szempontjából.

Napjainkban globális problémaként jelentkezik a növényeket beporzó szervezetek fajsámának csökkenése, amely közösség-szintű következményekkel is jár. Ezek között élőhely degradáció, növényi fajgazdagság csökkenés, újabb patogének és paraziták megjelenése, idegen honos fajok behurcolásával keletkező versenyhelyzet, tájtalakítás stb. szerepelnek bizonyítva a hatásokat (Potts és mtsai 2010). Közismertek azok a komplex átalakulások is, amelyek a tengeri élőhelyeken zajlanak abiotikus (pl. klimatikus) változások következtében. Ilyen például a korallpadok „kifehéredése” a tengervíz hőmérsékletének emelkedése miatt.

A kapcsolatok igen nagy, talán nagyobb része azonban közvetítőn keresztül, **indirekt** módon valósul meg. Ez azt jelenti például, hogy egy herbivor táplálkozásának hatását megmérhetjük egy másik, ugyanazon a növényen táplálkozó herbivoron, mert a közös gazdanövény közvetítheti ezt a hatást. A közvetítés azért lehetséges, mert a növény az első herbivor táplálkozása miatt megváltozik, például úgy, hogy újabb másodlagos növényi anyagokat termel, melyek esetleg fokozott mértékben befolyásolják a második herbivor viselkedését.

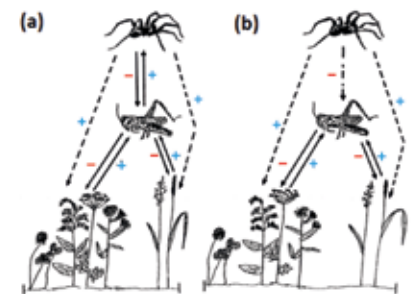
Ugyanígy megvizsgálható egy ragadozónak a növényi közösségre gyakorolt hatása is, amelyet a herbivorok fogyasztásuk (vagy a talaj trágyázása) révén fejtenek ki. Schmitz (2006) egy mikrokozmosz kísérletben gyepeket vizsgálva azt tapasztalta, hogy az „utánjáró” (aktív zsákmánykereséssel vadászó) (16.4.3) észak-



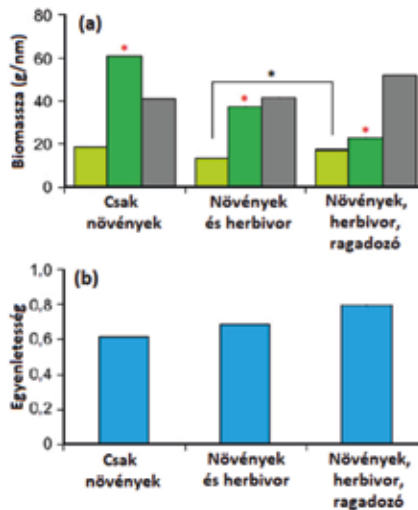
22/16. kép. *Phidippus clarus* (Salticidae) ugrópók © Thomas Shahan

amerikai ugrópókfaj (*Phidippus rimator* [jelenleg *clarus*]) csökkentette a növényi diverzitást és növelte a földfeletti nettó primer

produkción, az „ül és vár” stratégiát (passzív vadászási módszer, a mozgékony, a zsákmányt jellemző) alkalmazó csodáspók (*Pisaurina mira*) (29/17. kép) viszont éppen az ellenkező hatást váltotta ki. Mindezt elsősorban a vörös lábú sáskára (*Melanoplus femurrubrum*) gyakorolt hatások eredményezték: egyrészt a pókfajok direkt populációcsökkentő zsákmányolásán keresztül, másrészt jelenlétük miatt a herbivor sáska táplálékszerzési **magatartásában** a nagyobb predációs kockázatu helyek elkerülése



22/13. ábra. Egy hipotetikus trofikus kaszkád vázlat, amelyben a sáská táplálkozási magatartása megváltozik, mert a fokozottan veszélyes helyeket elkerülik, ezért kevesebb táplálékot vesznek fel. A folytonos vonalak közvetlen, a szaggatott vonalak indirekt interakciókat jelölnek. A pontozott szaggatott vonal nem letális hatást jelöl. (a) A trofikus kaszkádot direkt hatások hozzák létre. (b) A trofikus kaszkád indirekt hatás eredménye [Schmitz és mtsai (1997) nyomán módosítva].



22/14. ábra. A kulcsfaj ragadozó, a csodáspók (*Pisaurina mira*) indirekt módon befolyásolja a vegetáció összetételét és közösségi paramétereit. Zsákmánya a *Melanoplus femurrubrum* sáska a pók ragadozása miatt a réti perje (*Poa pratensis*) fogyasztásáról átvált az aranyvesszőre (*Solidago rugosa*). Ezzel megváltoztatja (a) a közösségen belüli biomassza eloszlást és (b) a közösség egyenletességét. A világos zöld szín a *P. pratensis*, a sötétzöld a *S. rugosa* fajt, a sötétszürke az egyéb növényfajokat jelöli. Az (a) ábrán a fekete csillag a *P. pratensis*, a piros csillagok a *S. rugosa* biomasszáik közötti szignifikáns különbségeket jelölik. A (b) ábra a Shannon index alapján számolt egyenletesség értékek szignifikánsan különböznek [Schmitz (2006) nyomán módosítva].

egyedek és hangyák mutualizmusa, amely igen széleskörű indirekt hatással rendelkezik abban a közösségben, ahol jelen vannak. Nemcsak a növény állapotát, hanem más herbivor rovarokat, és parazitoidjaiknak, ragadozóiknak tevékenységét is befolyásolja az a kapcsolat. A levéltetvek, pajzstetvek és kabócák ürüléke (mézharmat) fontos cukorforrás sok hangyafaj számára. Folytonos jelenlétük a kisebb kolóniák hatékony védelmét biztosítja, emiatt ezeken és más, ugyanazt a forrást használó, fajokon a ragadozó hatás vagy a parazitáltság csökken (22/15. ábra).

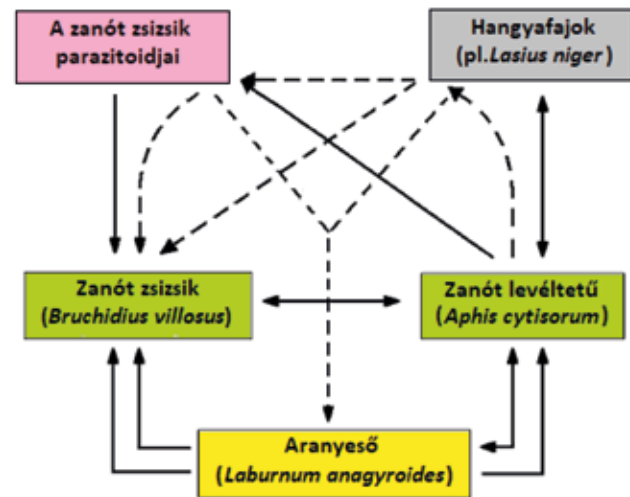
22.4 A KULCSFAJ

Az eddig leírtakból is levonható a következtetés, hogy egyes fajok különösen fontos (kulcs)szerepet tölthetnek be közösségekben. Befolyásolják a kapcsolatok számát, az áthaladó anyag és energia mennyiségét, kölcsönhatások jellegét és intenzitását. **Az olyan fajokat, melyek képesek az egyedszámokat, eloszlást, összetételt és a fajgazdagságot meghatározni, valamint az anyag és energia nagy részét meghatározott irányba terelni, kulcsfajoknak** (keystone species) nevezzük. A kulcsfaj kifejezés nemcsak a ragadozókra, vagy a csúsrágadozóra vonatkozhat. A fentiekből láthatunk, hogy herbivorok is betölthetik ezt a szerepet. A mai

mutatkozott (22/13. ábra). A *Pisaurina mira* egyben kulcsfajnak tekinthető, mert megváltoztatja a vegetáció szerkezetét azzal, hogy zsákmány sáskafajt az elsődlegesen kedvelt réti perje (*Poa pratensis*, Poaceae) fogyasztásáról a kompetitív domináns aranyvesszőre (*Solidago rugosa*, Asteraceae) kényszeríti, ami által a közösség „egyenletessége” növekedik (22/14. ábra).

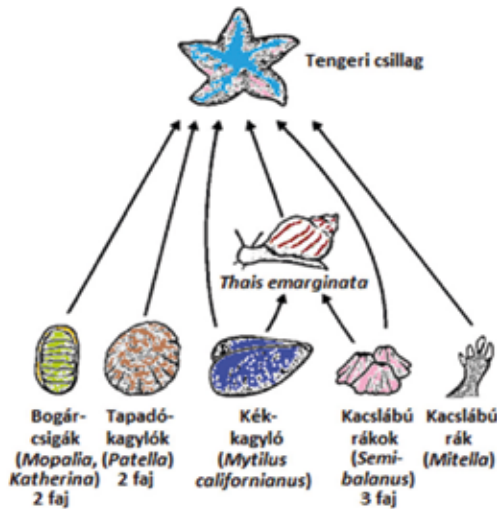
De ide kell sorolnunk azokat a hatásokat is, amelyek a csúsrágadozó elvesztése, illetve új fajok belépése miatt keletkező kaszkádokban jelentkeznek, ahogy azt korábbi fejezetekben láthattuk. Valamennyi esetben jelentős változások következtek be a közösség szerkezetében.

Egy másik nevezetes és gyakori kapcsolat a levéltetvek, pajzstetvek,



22/15. ábra. Egy interakciós hálózati modul rajza direkt (folytonos vonalak) és indirekt (szaggatott vonalak) kapcsolatokkal. A levéltetvek kolóniái fokozatosan növekednek az aranyeső (Leguminosae) hajtásvégéin és a virágfüzérekben. A levéltetveket folyamatosan látogatják hangyafajok. A fiatal termésekre rakják tojásaikat a zanót zsiszikek, melyek a növekvő levéltetű kolóniák valamint a hangyafajok agresszivitása miatt elkerülnek a *Triaspis thoracicus* (Braconidae) általi parazitáltságot. A levéltetű kolóniák méretétől és az egész fára vonatkozó kiterjedtségüktől függ a hangyafajok általi védelem, ezért a zanót zsiszikek lárvá/báb állapotban többnyire sikeresen parazitálják fémfűrészfajok (*Dinarmus acutus*, Chalcidoidea), amikor a levéltetvek száma még alacsony. A kizárásos kísérletekben kapott eredmények szerint a levéltetvek és a hangyák jelenléte szignifikánsan növelte a zanót zsiszikek túlélését [Szentesi és Schmeta (2011) nyomán módosítva].

felfogás szerint bármilyen táplálkozás hálózati helyzetben található faj lehet kulcsfaj. A kulcsfaj elnevezés Paine (1966) nevezetes munkája nyomán keletkezett, aki a Mukkaw-öböl (Washington állam, USA) tengeri árapály zónájában két 8x2 méteres területen vizsgálta a ragadozó bíbor tengeri csillag (*Pisaster ochraceus*) viselkedését. Az egyik területről rendszeresen eltávolította a tengeri csillagot 1 éven át. A makrogerinctelenek fajszerkezetét és denzitását, valamint a bentikus algafajokat random transzektekkel mérte fel. A kontroll területen 15 puhatestű és rákfajtalál. Azon a területen, ahonnan a tengeri csillagot eltávolította, csak nyolc faj maradt, mert egyes fajok [először a *Semibalanus cariosus* kacslábú rák, majd ezeket kiszorítva a kaliforniai kékkagyló (*Mytilus californianus*)] (12/9. kép) domináns helyzetet értek el (22/16. ábra). A lábán álló biomassza (24.3) is az utóbbi faj felnövekedése miatt emelkedett. Paine a kulcsfaj fogalmát az általa vizsgált ragadozó tengeri csillagra értette és azt a funkciót rendelte hozzá, hogy ragadozóval képes volt megakadályozni egyik vagy másik zsákmányállat dominanciáját és koegzisztenciát tartott fenn. A **herbivor kulcsfajra** példa az arizonai sivatagban élő rágcsálóguild egyik faja, a Merriam-kengurupatkány (*Dipodomys merriami*) (21/19. kép). Mesterséges kizárása egy területről azt eredményezte, hogy a vegetáció összetétele és a többi rágcsálófaj versenykapcsolata megváltozott (Ernest és Brown 2001b). Ez a legnagyobb testű faj, amely kb. 46%-át teszi ki az egész magfogyasztó rágcsálóguild aktivitásának és a legtöbb magot fogyasztja, amivel versenyre kényszeríti a guildtagokat. Látható a két példából, hogy a kulcsfajok szerepe nem pontosan egyezik: az első esetben a kulcsfaj a verseny kialakulását akadályozta, a másodikban éppen a verseny kiváltója volt.



22/16. ábra. Az árapály zóna tipikus ragadozóinak és zsákmányfajainak kapcsolata. A *Pisaster ochraceus* tengeri csillag kulcsfajnak minősül, mert fenntartja a koegzisztenciát a zsákmányfajok között [Paine (1966) nyomán módosítva].

A kulcsfaj koncepció, vonzó gondolatisága ellenére, ellentmondásosnak bizonyult. Egyesek túlságosan szűk, mások túlzottan széles értelmezést adtak, továbbá a táplálkozási hálózatokról szóló ismeretek bővülése miatt is többen javasolták elhagyását, nem kis részben a **trofikus kaszkád** körül kialakult vita eredményeként (19.5). A szárazföldi és vízi rendszerekben egyaránt alacsony gyakoriságú kaszkád nem indokolja a kulcsfaj megkülönböztetést. A ragadozók jelentőségét, tekintettel generalista jellegükre és a diffúz közösségi hatásukra, szintén nehéz megítélni. A fogalom kellően operatív jellegének hiánya miatt Mills és mtsai (1993) javasolták az elhagyását, mert szerintük bármely faj, parazita vagy zsákmány is lehet kulcsfaj, például az utóbbi úgy, hogy magas abundanciája következtében sok ragadozót vonz, amelyek más zsákmányfajokra is megnövekedett hatással lesznek. Holt (1977) szerint azt, hogy egy zsákmányfaj kulcsfajjává válik-e, azt az R/a arány, azaz a zsákmánypopuláció növekedési rátájának (R) és a ragadozónak áldozatul esett egyedek számának (a) hányadosa dönti el. Ha az arány magas, akkor a zsákmány kulcsfaj. Megint mások a kulcsfaj megnevezés helyett a „funkcionális jelentőség” kifejezést javasolják, ami pusztán más szavakkal való leírása annak, amit mindenki a kifejezőbb „kulcsfaj”-on ért. A fajok, így a kulcsfaj jelentősége is, változik időben és közösségenként. Például a tengeri árapály zónákban folyamatosan újra képződő homokpadok mérete és mozgása határozza meg a rajtuk kialakuló közösség összetételét, így a kulcsfaj szerep is dinamikusan változhat.

A kulcsfaj jelentősége különösen érzékeny kérdés a természetvédelmi biológiában, mert a fajok „fontosságát” veti fel, ami fogós kérdés. Figyelembe kell venni azt is, hogy a kulcsfaj meghatározása általában inkább a közösségbeli **energia** áramlásának befolyásolása és nem elsősorban a fajgazdagság növelése vagy fenntartása alapján történik. A ragadozó vagy a herbivor alapvetően az **együttélés** lehetőségét teremti meg a domináns faj egyedszámának csökkentésével. Ez megtörténik a

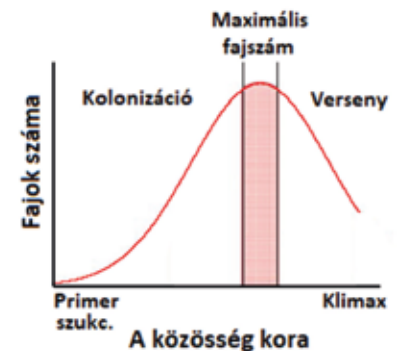
tengerisün–alga kapcsolatban is, ui. az eddig a versenyben alul maradt és a sün által nem kedvelt algafajok megjelenhetnek és elszaporodhatnak, ami fajgazdagság növekedést jelent.

A kérdés változatlanul nyitott, mert a szempontok, melyek alapján egy kulcsfaj meghatározható, szintén nehezen körvonalazhatók. Ilyen szempont a **kölcsönhatási erő**, amely azonban meglehetősen variabilis. Menge és mtsai (1994) megismételték Paine vizsgálatait és megállapították, hogy a *Pisaster* valóban kulcsfajnak tekinthető, azonban szerepe nem univerzális. Hatása a tér–időbeli léptéktől függ, ami mögött a kölcsönhatási erő variabilitása áll. Véleményük szerint a fogalom szükséges, azonban szélesebb kontextusba kell helyezni.

22.5 A FAJGAZDAGSÁGOT FENNTARTÓ MECHANIZMUSOK: „A KÖZEPES GYAKORISÁGÚ ZAVARÁS”

A fajgazdagság fenntartásában **természetes (abiotikus vagy biotikus) hatások** szerepelnek, amelyeket ebben az alfejezetben – a szakmai irodalomban meghonosodott kifejezés miatt – „**zavarásoknak**” nevezünk (de lásd még a Bevezetést). A természetes rendszereknek „szükségük van” a természetes hatásokra, melyek a diverzitást befolyásolják! Connell (1978) kiinduló állítása az, hogy a „**közepes gyakoriságú zavarás**” (KGyZ) a legnagyobb fajgazdagságot tartja fenn. A fajgazdagság változása szempontjából a KGyZ nagyon fontos jelenség, mert nemcsak a tényleges ragadozó, herbivor, vagy emberi tevékenységhez köthető, de a háttere is jóval gazdagabb, mint maguk a létrehozó erők. Shea és mtsai (2004) olyan eseményként határozza meg, amely megszünteti vagy eltávolítja a biomasszát és forrásokat szabadít fel. Ezek együttesen a niche-viszonyok megváltozását eredményezik. A hatás, ami létrehozza a „zavarást”, két elemet tartalmaz egyidejűleg: a hatás **ismétlődését (gyakoriságát)** és **erejét (intenzitását)** (Hall és mtsai 2014). A szerzők mikrokozmosz kísérletekkel kimutatták, hogy a KGyZ diverzitást eredményező hatása **a két összetevő kölcsönhatásától függ**.

Az általános folyamatot kiválóan szemlélteti a szukcesszió, de más közösségi jellemzőkkel (biomassza, produkció, fajszám) is bemutatható (22/17. ábra).



22/17. ábra. Az elmélet szerint a „közepes gyakoriságú zavarás” az ábrán látható lefutású görbét jósol a fajok számának változására (folytonos piros vonal). A fajok száma a hiányfoltok újra-kolonizációja során először növekedik, majd az interspecifikus verseny következtében csökken. A nem túl gyakori és nem túlságosan erős bolygatások eredményezhetik a maximális fajszámot [Osman (2008) nyomán módosítva].

A szukcesszió során a közösség valamilyen paramétere (pl. a fajok száma) tipikusan unimodális görbe szerint változik. Az elmélet azt jósolja, hogy a gyenge és ritkán ismétlődő hatások nincsenek lényeges befolyással a fajok ritkának növekedésére. A nagyon gyakori és erős bolygatások pedig megakadályozzák a szukcessziós folyamatot. Kell tehát lennie egy olyan gyakoriságú és intenzitású hatásnak, amely lehetővé teszi a legnagyobb számú faj jelenlétét. A koncepció szerint ez a közepes gyakoriságú és erejű bolygatások mellett jelenik meg, mert a szukcesszió későbbi fázisaiban már az interspecifikus verseny hatása is közrejátszik, ami csökkenti a fajok számát. Természetesen a klimax társulást is éri bolygatás, azonban ennek ellenálló képessége nagyobb a „zavarásokkal” szemben. A KGyZ-hatás elsősorban a populációk **megtelepedését** és a **versenyt** befolyásolja, és ezek által a fajgazdagságot.

A közepes gyakoriságú zavarás koncepciója és a hozzá kapcsolt maximumot mutató fajgazdagsági görbe szinte dogmaként rögzült az ökológiában. A kísérletes bizonyíték azonban kevés. Egy 116 közleményt – melyek a diverzitás és „zavarás” kérdésében nem szükségszerűen a KGyZ-re koncentráltak – áttekintő vizsgálatból (Mackey és Currie 2001) kitévő, hogy a legtöbbször nem mutatott semmiféle összefüggést a két tényező között, unimodális kapcsolatot pedig a tanulmányok 46%-a tartalmazott. További bonyolalmakat jelentettek Hubbell és mtsai (1999) eredményei, akik a Barro Colorado szigeten végzett felvételezéseik alapján (21.3.2) a **korlátozott diszperzió alapuló sztochasztikus szerveződést** tartották a diverzitást fenntartó folyamatnak és nem a KGyZ-t. Nem vonták kétségbe a hiányfoltok keletkezését vagy szükségességét a diverzitás fenntartásában, amit mások (Wilson 1994) alapfeltételnek tekintettek, de nem látták bizonyítottnak, hogy a fajgazdagság fenntartásáért a KGyZ (versenyt fenntartó szerepe) lenne felelős, és helyette inkább a propagulumok véletlenszerű odajutásának valószínűségét tartották fontosnak. Tilman (1999c) szerint Hubbellék vizsgálata valóban nem támogatja a KGyZ hipotézist, mert a leírt körülmények között nem, vagy csak csekély mértékben történik szukcesszió! Egy széles körben elismert vizsgálat, melyet hasonló körülmények között Francia Guiana-ban Molino és Sabatier (2001) folytatott, a közepes gyakoriságú zavarás és a hiányfoltok jelentőségét bizonyította a diverzitás fenntartásában. Kimutatták, hogy a nagyon alacsony és nagyon magas intenzitású egyelű fakivágás alacsonyabb fajgazdagságot eredményezett, mint a közepes. A hatást transekttek mentén kijelölt 40x40 m-es kvadrátokban talált lékek méretével mérték, amelyek 0 és 25 m² között változtak.

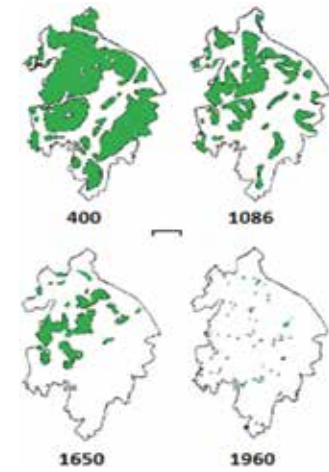
Napjainkba sok kutató úgy véli, hogy a KGyZ egy jóval bonyolultabb, komplex jelenségsorozat, amely különböző jellegű koegzisztenciális mechanizmusokból tevődik össze. A hosszú távú koegzisztencia viszont csak úgy lehetséges, ha a résztvevők különböző hatásokra válaszolnak és nem csak kompetitív hierarchiában különböznek. A korábbi felfogással szemben a foltszintű „zavarás” nem feltétlenül szükséges a nagyobb diverzitás fenntartásához, mert foltokon belül és foltok között is ugyanazok a mechanizmusok működnek. További fontos faktorok az időbeli és térbeli lépték, valamint a diszperzió. Például a nagy léptékű és erős hatások is képesek egycsúcsú fajgazdagság görbét létrehozni,

ha valamennyi foltot egyszerre érintik (Chesson és Huntly 1997). Alapvető hiányossága a KGyZ tesztelésével kapcsolatban, hogy nehéz a folyamatot számszerűsíthető, vagyis jól mérhető változókkal jellemezni, mind a „zavarás” gyakoriságát, mind az erősségét tekintve.

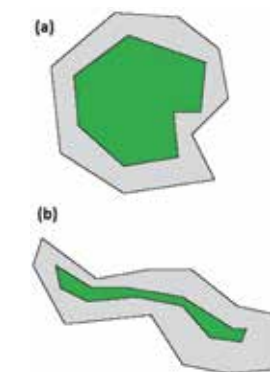
22.6 ÉLŐHELYEK FELDARABOLÓDÁSA ÉS ELTŰNÉSE

A természetes folyamatok (pl. lávaömlés, tektonikai mozgások, száradási és jégesedési időszakok), valamint a rövidebb periódusokban visszatérő események (pl. szezonális áradások) évmilliók óta darabolják az élőhelyeket, így az ott élő populációkat is, elősegítve az allopatrikus fajképződés folyamatokat. Az élőhelyek feldarabolódása napjainkban azért került a figyelem középpontjába, mert a humán népesség növekedésének ez lett egyik legszembetűnőbb következménye (22/18. ábra, lásd még 27.2.1.1). **Az élőhely feldarabolódása** (fragmentáció) **olyan fizikai változás**

egy ökoszisztémában, amely az élőhelyek izolációját eredményezi és egyben megváltoztatja a terület és a kerület,

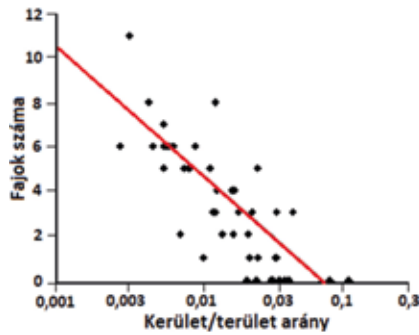


22/18. ábra. Az erdőállomány feldarabolódása az angliai Warwickshire területén Kr. u. 400-tól 1960-ig. A zöld foltok az erdőrészeket jelölik. A lépték 10 km-t jelent [Thorpe (1978) nyomán módosítva].



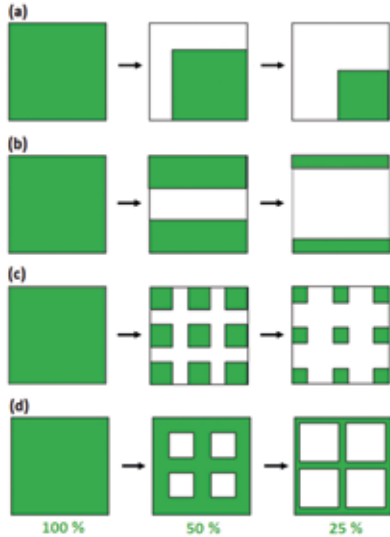
22/19. ábra. Fragmentált élőhelyek (zöld szín) és az ökoton (szürke szín) területének közelítő arányai. (a) Magas terület/ökoton arány, (b) alacsony terület/ökoton arány. A két terület, a szürke részeket is beleértve, közel azonos méretű, azonban a (b) – alakja következtében – sokkal erőteljesebben ki van téve a széli hatásoknak [Bruna (2004) nyomán módosítva].

vagyis a belső részek és a szegélyek arányát. A feldarabolódás kisebb területeket hoz létre egy nagyobból és a kisebb területekhez relatíve nagyobb kerület tartozik (22/19. és 22/20. ábrák). Vízi élőhelyeken a térfogat és a víztest szárazfölddel határos kerülete (felszíne) változik. A természetes foltképződéssel ellentétben – ahol a hiányfoltok **belüli** kolonizációs, verseny stb. folyamatok érdekeltek bennünket –, a fragmentációban keletkező részek **intakt élőhelyek** maradnak, melyek mérete és leszakadása a nagyobb, összefüggő területekről,



22/20. ábra. A madárfajok száma függ a feldarabolódott élőhely kerület/terület arányától és élesen csökken, ha az arány növekedik. A vizsgálatot Nebraska államban (USA), a Platte-folyó árterületén, egy mozaikos tájban, kaszálórétten végezték, 2 év alatt, 41-45 foltban, melyek mérete 0,1 és 440 ha között változott. A kerület/terület arányokat légi felvételek alapján számították. Transzekt felvételekkel összesen 13 költő madár fajt mutattak ki. A vízszintes tengely logaritmusos beosztású [Helzer és Jelinski (1999) nyomán módosítva].

invazív fajok jelennek meg, amelyek eddig a homogén állományba nem voltak képesek belépni. Ennek az ún. **szegélyhatásnak** számtalan velejárója van. A fragmenseket általában más típusú ökoszisztémák kötik össze, melyet **mátrixnak** nevezünk (22/23.



22/21. ábra. Az élőhelyvesztés elméleti típusai. Az (a) és (d) nem fragmentált, a (b) és (c) fragmentált területeket jelent. (a) A „zsugorítás” egyetlen, homogén területet hoz létre. (b) A fragmensek szétválasztással keletkeznek, közöttük átjárhatatlan mátrix van. (c) Felosztással keletkező fragmensek, mátrixszal elválasztva. (d) A „perforálás” nem képez fragmenseket, mert a megmaradó rész változatlanul összefügg. A zöld területek a kiindulási és megmaradó vegetációt, a szármok a vegetáció százalékos csökkenését jelzik. A fehér területek a mátrixot jelölik [Collinge (2009) nyomán módosítva].

valamint az így keletkezett új közvetlen környezetük teremt sajátos ökológiai állapotot (22/21. ábra).

A fragmentálódott tájnak jellegzetes szerkezete van, mely a folyamatokat értelmezhetővé teszi. A fragmens széli része ún. **ökotont** képez, amely a **vegetációban mutatkozó, rendszerint éles fajösszetélteli és abundanciális változást** jelent (22/22. ábra). A fragmens széli részén az eredeti állományt alkotó vegetáció megszűnik és opportunistá, efemer, esetleg agresszívan

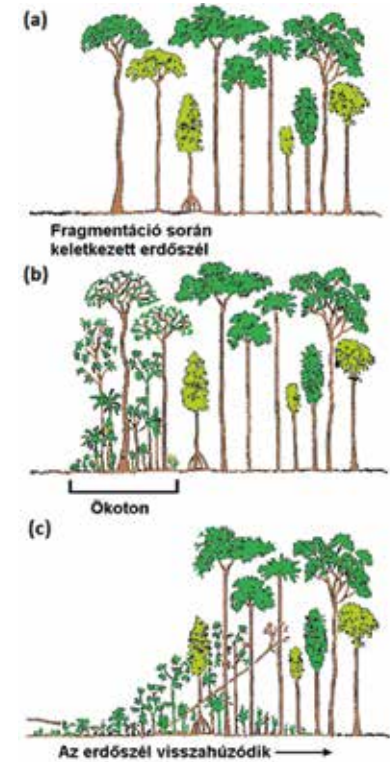
ábra). A mátrix minősége és kiterjedtsége fontos a fragmensek közötti diszperzió mértéke szempontjából. Az **ökológiai folyosó** (korridor) nem azonos a mátrixszal, hanem a fragmensekkel megegyező vagy ahhoz hasonló élőhelysávot jelent, amely a fragmenst összeköti egy másik fragmensekkel, vagy egy nagyobb összefüggő élőhellyel. A folyosó csökkenti az izoláltságot és segíti az egyik fragmensből a másikba való átjutást. Ez a pozitív vonása. A negatív az, hogy útvonalat szolgáltathat invazív fajok kolonizációjához. A fragmentáció során a táj jellege is megváltozik és új típusú élőhelyek jelenhetnek meg. A folyamat tehát egyszerre hoz létre kétféle állapotot: az **élőhely**

területi veszteségét és az **élőhely izolációját** (Wu 2009). Ezeket azért célszerű megkülönböztetni, mert a vizsgálatokat minimum kétféle tényezőssé teszik, bár sokszor csak az egyik tényezőt vizsgálják. A tapasztalat szerint az élőhelyvesztés sokkal nagyobb hatással jár, mint az élőhely izoláció. Az utóbbi akkor válik súlyossá, amikor egy adott típusú élőhely mennyisége csekélyé válik a tájban. Különösen fontos ez, ha az izolálódott fajok diszperziós képessége rossz. Míg az élőhelyvesztés mindig negatív hatású, az izoláció lehet pozitív és negatív egyaránt. A biodiverzitás vizsgálatokban különösen fontos a területi és izolációs hatás elkülönítése, mert a biodiverzitás csökkenése alapvetően az élőhelyvesztés eredménye.

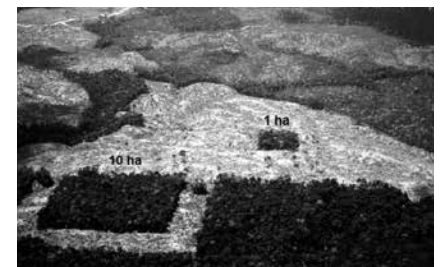
22.6.1 Az élőhely-feldarabolódás hatásai

Az „élőhely-feldarabolódás” kifejezés magában foglalja a természetes és az emberi tevékenység következményeként megjelenő fragmentálódást (foltosodást) egyaránt. A természetes folyamatok okozta feldarabolódással összefüggő tanulmányok száma elhanyagolható az emberi hatással foglalkozókhoz viszonyítva.

Az élőhelyek feldarabolódásának ökológiai következményei



22/22. ábra. (a) Erdő fragmentációja miatt kialakuló erdőszél, amely egy következő fázisban (b) másodlagos regenerációban fényigényes és invázióra képes fajokból ökoton jön létre, amely idegen növény- és állatfajok megtelepedésére ad lehetőséget. A harmadik (c) fázisban az ökotonba beépült idegen növényfajok behatolnak az erdőbe, miközben az erdőszél is visszahúzódik [Gascon és mtsai (2000) nyomán módosítva].



22/23. ábra. Fragmentált trópusi esőerdő a brazíliai Manaus környékén. A világos folytonos terület (a mátrix), amely lehet vegetáció nélküli, vagy másfajta vegetációval borított, a két élőhely-fragmentumot körülvevő minőségileg más felület. A 10 ha-s terület sarkainál látható egy-egy vegetáció foltot folyosónak nevezünk. Ezen keresztül még ki- vagy beléphetnek olyan fajok, amelyek nagyobb vegetációmentes felületeken nem képesek áthaladni [Bruna és Oli (2005) nyomán módosítva].

sokréteűek. Az élőlényeknek méretüktől és mozgékonyaságuktól függően eltérő terület igényük van. A lebontási folyamatokban résztvevő ugróvillások (*Collembola*) néhány cm²-nyi bomló szerves anyagot igényelnek, a jegesmedve táplálkozási területe azonban több ezer km² is lehet. A foltosodással csökken a mozgáskörzet, a megfelelő mennyiségű és minőségű táplálék megszerzésének, pártalásnak, áttelelő és utódnevelésre alkalmas biztonságos helyek találásának lehetősége, viszont növekedhet a verseny vagy a parazitáltság a zsúfoltság következtében stb. Korábban úgy gondolták, hogy a generalista fajokat kevésbé sújtja az élőhely-feldarabolódás. Azonban éppen az ellenkezője igaz, mert ezeknek a fajoknak a diszperzióval kapcsolatos mátrixbeli mortalitása jelentősen megnövekedik, szemben a specialistákkal, amelyek valószínűleg nagyobb mértékben helyhez kötöttek. A fragmentáció megváltoztathatja a táplálkozási hálózat szerkezetét, például rövidítheti a trofikus lánc hosszát. Az ökoszisztémák dinamikájára is hatása van, mert megváltoztatja a készletek, fluxusok (energia, tápanyag) térbeli eloszlását, befolyásolja az anyag és energia laterális áramlását (hidrológiai utak, erózió), módosítja a mikroklímát (albedo és besugárzás változása, talajhőmérséklet és -nedvesség, szélprofil) és mindez visszahat a populációkra. A fragmentációnak hatása van az összes kölcsönhatásra, azonban különösen jelentős a ragadozó–zsákmány kapcsolatban, a beporzási tevékenységben, valamint az ürülékben vagy állati tetemekben fejlődő fajokra nézve. A terület feldarabolódásnak még a szerves anyag lebontására is van hatása. A fragmentáció szelektíven is érinthet méretükből következően különlegesen fontos közösségalkotó elemeket, mint például magas fák a trópusi erdőségekben. Több mint 64 ezer fatest többszöri lemérésével Laurance és mtsai (2000) kimutatták, hogy a 60 cm törzsátmérőnél vastagabb fák az amazóniai erdőfoltok 300 méteres széli sávjában kb. kétszer nagyobb gyakorisággal pusztulnak el parazita liánok, szélterés, száradás következtében, mint kisebb átmérőjű társaik (szegélyhatás). Egy metaanalízis (De Carvalho Guimarães és mtsai 2014) a herbivor rovarok fajgazdagságának és egyedszámának alakulását tekintette át ökotonokban. Megállapította, hogy a biomasszafogyasztás 70%-kal, a herbivor rovarok abundanciája 16%-kal, a fajgazdagság pedig 65%-kal volt magasabb az ökotonban. Ennek az a magyarázata, hogy a belső területekhez képest az ökotonokban jelentősen magasabb növényi fajszám és abundancia tapasztalható, ami értelemszerűen megnöveli a herbivor rovarok jelenlétét és hatását (Brown 1997).

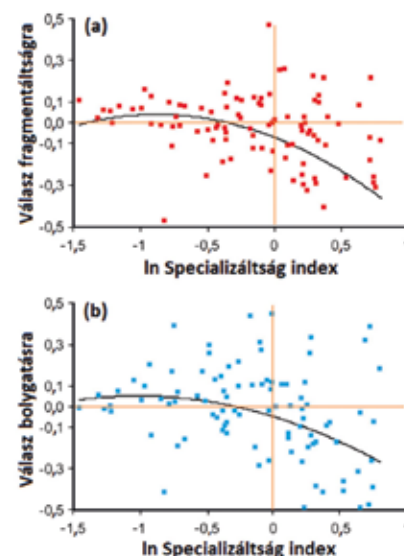
Az élőhely-feldarabolódás legszembetűnőbb hatásának a **fajgazdagság csökkenését** (kihalás) tartják. Ebben az esetben is mindkét tényező szerepelhet okként, az **élőhelyvesztés** és az **izoláció**. Yaacobi és mtsai (2007) szerint az izoláció (kontrollálva a területvesztésre) nincs hatással a fajszámra. A foltosodás és fajgazdagság negatív kapcsolatában a ritka fajok érzékenysége is megjelenik. Valószínű, hogy először ezek tűnnek el. A vizsgálatok (akár természetes, akár kísérletes körülmények között) általában azt mutatják, hogy a kisebb foltokban a fajgazdagság alacsonyabb, mint a nagyobb méretűekben. Azonban a fajgazdagság értékek függnek a szóban forgó állat- vagy növényfajok sajátosságaitól, a

közösségek jellegétől, az élőhelyek sajátosságaitól, évszakos hatásoktól stb. Nem meglepő az a tapasztalat sem, hogy az élőhelyspecialista fajokat súlyosabban érinti a terület-feldarabolódása és az élőhelyet ért bolygatások, mint a generalistákat (22/24. ábra).

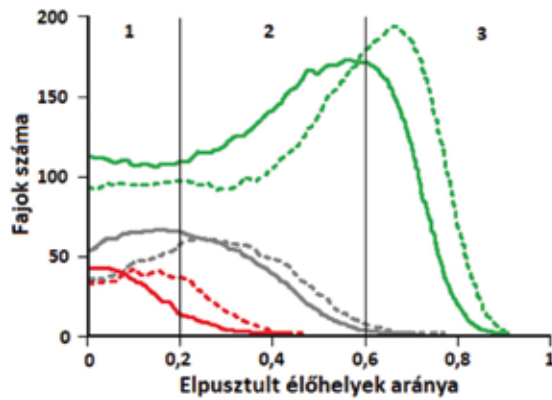
A keletkezett foltok mérete a legtöbb esetben nem azonos, hanem nagymértékben variál, ami átvevődik a fajgazdagság térbeli variációjává, így azt éppen emiatt egy sor sztochasztikus és determinisztikus hatás befolyásolja. A fajvesztés dramatikus példája a ragadozó fajok nélkül maradt fragmentumokban figyelhető meg (a folyamatot „ökológiai leolvadás” szlenggel jelölik az atomreaktorok leolvadási katasztrófájának analógiájaként). Ebben az esetben a zsákmányfajok egyedszáma aránytalanul megnövekszik. Ha mindezt egy

tritrofikus rendszerben modellezzük (22/25. ábra), az élőhelyvesztés mértékétől függően más-más fajszám viszonyok alakulnak ki. Először a ragadozók halnak ki, ezután a herbivorok, végül egyes növényfajok a közöttük fokozódó verseny következtében. Ha a növényfajok kolonizációs rátája megemelkedik, akkor kihalás sebessége csökken (Solé és Montoya 2006).

A foltok mint szigetbiogeográfiai egységek kezelése, ahol a populációdinamika lineáris összefüggésben van a „sziget” méretével, sok bírálatot váltott ki. Főként azért, mert MacArthur és Wilson egyensúlyi szigetbiogeográfiai hipotézisében (23.2.4) szó sincs populációdinamikáról. Fajok települnek be a szigetekre, melyek populációméretei csökkenhetnek a verseny következtében. Emiatt alakult ki a vélemény, hogy a folt (fragmens) nem sziget, mert nem funkcionál igazi szigetként. Ezt megerősíti, hogy meglepő módon gyakran emelkedik a populációdensitás a kisebb fragmentumokon (Tscharnitke és mtsai 2002). Ezért a fordított összefüggésért az immigrációt tartják elsősorban felelősnek (Bowman és mtsai 2002). Összhangban van ez Kareiva (1987) kísérleteinek eredményeivel is, aki az *Uroleucon nigrotuberculatum* levéltetűt és ragadozóját, a hétpettyes katicabogár (*Coccinella septempunctata*)



22/24. ábra. Az élőhelyspecialista fajokra erőteljesebben hat a terület feldarabolódás, mint az élőhely-generalistákra. A fragmentáció magában foglalja az élőhelyvesztést és a fragmens izolációját is. Az (a) ábra madárfajok térbeli eloszlását mutatja az élőhelyek fokozatos fragmentációjára, a (b) ábra pedig az időben ismétlődő bolygatásokra. A hatásokat ugyanazokon az élőhely részleteken, 10 év alatt bekövetkezett változással mérték, 81 változót használva. Az ábrákon látható narancssárga vízszintes és függőleges vonalak a nulla-pozícióra hívják fel a figyelmet. Az ehhez képesti pozitív értékű változás utal a specialistára, a negatív a generalistára. Az élőhelyspecialisták érzékenyebbek mindkét fajta változásra, mint a generalisták [Devictor és mtsai (2008) nyomán módosítva].



22/25. ábra. Az ábra egy modellezés eredménye, amelyben azt vizsgálták, hogy az élőhelyek fokozott mértékű pusztulása miként befolyásolja egy tritrofikus rendszerben a fajok számát az egyes szinteken. A piros folytonos és szaggatott vonalak ragadozókat, a szürkék herbivorokat és a zöldek növényfajokat jelentenek. Csak növényfajokra vonatkozik a kolonizáció, amely alacsony (zöld folytonos vonal) és magas (zöld szaggatott vonal) lehet. Az ábra három térfélre oszlik: (1) gyenge, (2) közepes és (3) erős élőhelyvesztést jelent. Az 1-es régiót a ragadozó fajok számának gyors csökkenése, a herbivor populáció növekedése és a növényfajok csökkenése jellemzi, lényegében egy kaszkád keletkezik. A 2-es szakaszban a ragadozók kihalnak, azonban a növényfajoknak a 3. szakaszban elkezdődő csökkenése miatt a herbivor fajok száma is csökken. A 3-as szakaszban a növényfajok száma jelentősen lecsökken a nagy élőhelyvesztés miatt. Ha a magas növényi kolonizációs ráta felől nézzük, a többi (szaggatott vonallal jelzett) szinten is lassul a csökkenés mértéke, ezért a csúcok eltolódnak [Solé és Montoya (2006) nyomán módosítva].

populációk dinamikáját vizsgálta aranyvesszőn (*Solidago canadensis*).

A fragmentált élőhelyeken négy év alatt 26 esetben tapasztalt populációrobbanást a levéltetveknél. A nem fragmentált aranyvessző állományokban azonban csak 9 esetben észlelte ezt. A fragmensekben tapasztalt nagyobb populációfluktuációk és stabilitáshiány ellentmond annak a felfogásnak is, hogy a foltosság stabilitást kölcsönöz a ragadozó-zsákmány kölcsönhatásnak. Ez az állítás nyilván csak akkor érvényes, ha nem veszik figyelembe a foltméretet és a ragadozó testméretét.



22/17. kép. Aranyvessző levéltetű (*Uroleucon nigrotuberculatum*, Aphididae) © Pollinator

Sok vizsgálatot végeztek arra vonatkozóan is, hogy a fragmensekbe szorult populációk genetikai változékonysága milyen mértékben marad meg. Ahogy láttuk, alapvető probléma az egyedek számának csökkenése, amely egyben az allélok számának csökkenését is jelenti (**genetikai sodródás**). További következmény a **beltenyésztés** veszélye. Ezen segíthet az immigráció más foltokból, amennyiben nincs diszperziós korlátozás, valamint, ha nem működött a fragmenseken olyan gyors szelekció, ami valamilyen vonatkozásban inkompatibilitáshoz vezetett az immigráns egyedekkel. Növények vonatkozásában ezért fontos a rovarok általi pollináció, amiről már tudjuk, hogy szintén negatívan befolyásolja a fragmentáció, például a látogatások gyakorisága csökken. A réti tarkalepke

(*Melitaea cinxia*, 6/22. kép) egy már kihalt fragmens populációjánál (múzeumi példányok alapján) azt is sikerült kimutatni, hogy kipusztulásuk előtt gyors szelekció zajlott a hatékonyabb diszperzió irányába, ami azonban már nem óvta meg a populációt (Fountain és mtsai 2016).

22.6.2 Az ökológiai folyosók

Az **ökológiai folyosók** (korridorok) jogosultságát és jelentőségét elméleti ökológiai háttér támogatja. A szigetbiogeográfia szerint a fajok kolonizációs rátája fordítottan arányos a kolonizálandó sziget és a fajforrásként szereplő kontinens közötti távolsággal. A folyosó ezt a távolságot „lerövidíti” és biztonságosabbá teszi a fragmensbejutást. A metapopulációs elméleti háttér pedig a foltban található populációk fennmaradását látja biztosítva a folyosók miatt. A folyosók elméleti hátteréhez tartozik az is, hogy velük egy ún. „**mentőhatás**” valósul meg. Ez az immigráció útján megállítja a feldarabolódás miatti abundancia csökkenést vagy akár a kihalást is (González és mtsai 1998). Az ökológiai folyosók jelentőségével összefüggésben végzett kísérletek azonban több esetben sem támogatták a folyosók jótékony hatásáról szóló elméleti jóslatokat (Collinge 2000, Ims és Andreassen 1999).

A fragmentálódott tájban, amennyiben az egyes vegetációfoltok nincsenek egymástól nagy távolságra, az élőlények ezeket olyan „lépegető köveknek” (stepping stones) használják, amelyeken át más, esetleg nagyobb fragmensekre juthatnak. Különösen fontosak ezek olyan fajok esetében, amelyek röpképtelenek, mint például az új-zélandi barna kivi (*Apteryx australis*), vagy a kakapó (*Strigops habroptilus*) (7/6. kép). Egy vizsgálatban, amelyben 23 kivit jelöltek meg rádióadóval, a maximális távolság, melyet egyedek megtettek egyik kis erdőrésztől a másikig haladva, 1,2 km volt (Potter 1990).



22/18. kép. Északi-szigeti barna kivi (*Apteryx australis mantelli*, Apterygidae) © Maungatautari Ecological Island Trust

A fragmentált élőhelyeken élő populációk sajátosságai között nem minden esetben fedezhető fel a fragmensek hatása, ami nyilván számtalan tényező eredménye. A közönséges rétipocokkal (*Microtus pennsylvanicus*, 4/15. kép) végzett kutatás során a 0,06, 0,25 és 1 ha-os fragmenseken nem jelentkeztek változások a demográfiai mutatókban (denzitás, szaporodási ráta, túlélés és regruták száma) a fragmensek méretével összefüggésben (Dooley és Bowers 1998). Ez természetesen nem zárja ki, hogy a fragmentálódásnak önmagában is jelentős hatásai ne legyenek. Klasszikus megfigyelésnek számít, hogy sok madárfaj nem képes nagyobb nyiladékokon, kiterjedt erdőirtásokon (mátrix) áthaladni. Ezen segíthetnek az ökológiai folyosók.

A fragmentálódás folyamatát és élőlények mozgását a foltos tájban ún. **perkolációs modellekkel** tanulmányozzák (22.TA4).

22.7 A NEM KÍVÁNT KOLONIZÁCIÓ: BIOLÓGIAI INVÁZIÓ

A XX. század egyik kiemelkedő ökológusa, Charles Elton, nevezetes könyvében, *The Ecology of Invasions by Animals and Plants* (1958), „ökológiai robbanásnak” nevezi azt a jelenséget, amikor fajok túlszaporodnak (gradálnak) és óriási egyedszámban, vagy idegenhonos fajokként jelennek meg új területeken, esetleg más kontinenseket hódítanak meg. A mai ökológiai szemlélet külön kezeli a túlszaporodás és az invázió jelenségeit. A **biológiai invázió nem őshonos fajok megjelenése egy közösségben egy másik földrajzi területről.** Fajok közösségekbe lépése **mindig gyakori és alapvetően természetes folyamat volt az élővilág kezdete óta.** Ezért is tudománytalan eljárás egy idegenhonos faj megjelenését *a priori* egy közösségre nézve károsnak tekinteni. Slobodkin (2001) egy szellemes cikkben ezt a megtestesítés (reifkáció) tipikus esetének nevezi, vagyis valaminek empirikus jelentést kölcsönzünk, pedig kísérlet sem történt bebizonyítására. Amennyiben tényleg jelentős közösségszerkezeti változást tapasztalunk egy addig nem észlelt faj hatásaként, ott gyanakodhatunk invázióra, amely jelenleg az emberi tevékenység (fajok behurcolása) következtében kap nagyobb jelentőséget, mert olyan fajok is megjelennek más élőhelyeken, amelyek esetleg a saját diszperziós képességük alapján nem jutottak volna el oda. Látható, hogy a szempontok antropomorfak (Williamson 1996). Az idegenhonos faj egyedeinek megtelepedését segítheti a **facilitáció** jelensége. Callaway (2007) és Pugnaire (2010) a facilitációt a növényfajok közötti **egyirányú hatásnak** definiálják. Lényege, hogy egyes fajok olyan körülményeket hoznak létre, amelyek kedveznek egy másik fajnak. Nem azonos a kölcsönösséggel, de része lehet annak. Például az N-kötés elősegíti más fajok megtelepedését, vagy az ún. dajka-növények árnyékot és fizikai védelmet jelenthetnek idegen fajú magoncoknak a növekedés kezdeti szakaszában.

22.7.1 Az inváziók lehetséges okai

Új, idegenhonos fajok megjelenésének regisztrálása szinte mindennapos esemény, mióta a földrajzi felfedezések elkezdődtek a XV. század végén. Egyes betegségek „sikeres” inváziója emberi civilizációkat is kipusztított. Sokkal nehezebb növény- és állatfajok esetében az invázió okainak, egy új közösségbe való bejutás útvonalának (valamint az eredeti élőhelynek) felderítése, de legfőképpen azon mechanizmusok meghatározása, amelyek lehetővé tették a sikeres megtelepedést egy közösségben. Az invazív fajok sikerességét vagy sikertelenségét számtalan hipotézis magyarázza. Ezek közül említünk néhányat.

- Az egyik elmélet szerint az invazív fajok azért sikeresek, mert abiotikus vagy biotikus hatások „ablakot” nyitnak a közösségen (Mata és mtsai 2013). Az, hogy ténylegesen belépnek-e a közösségbe, egy sor további tulajdonságtól

függ, például állatfajok esetében a mozgékonyaságtól. A Grime-féle életmenet-stratégiák közül általában a ruderalissal hozzák összefüggésbe az invazibilitást. Egyáltalán nem bizonyos, hogy az invazív fajok versenyképesebbek a rezidens fajoknál, vagy hatékonyabban használják a forrásokat. Függ a sikerük a közösség méretétől is. A kis közösségekben túlnyomóan véletlenszerűek a hatások, a nagyokban inkább determinisztikusak (pl. verseny) működnek.

- Egy másik elmélet azt állítja, hogy az invazív fajok megváltoztatják az abiotikus és biotikus hatásokat, amelyek a közösségeket befolyásolják (Mack és D’Antonio 1998). Például növelik az egyébként is rendszeresen jelentkező tüzek erejét vagy gyakoriságát. Ilyenek a dél-afrikai fynbos-ba behurcolt ausztráliai eredetű *Hakea*-fajok (Proteaceae), melyek növelik a tüzekhez szükséges éghető anyag mennyiségét. De az ellenkezője is előfordul: a *Mimosa pigra* (Leguminosae) megjelenése előntési területeken csökkenti a tüzeket, mert csak csekély aljnövényzetet tűr meg. Az állatfajokat tekintve ebbe a kategóriába sorolhatók azok, amelyek életmódjuk vagy nagy testméretük következtében a rezidens közösségbe lépéskor nagymértékben megváltoztatják azt (pl. vaddisznó a túrásával, kecske a generalista táplálkozásával).
- A harmadik elmélet az inváziós faj szélesebb niche-tolerancia határai és **jobb versenyképessége** mellett érvel. Crawley (1986, 1987a) szerint az inváziós fajok ott telepednek meg elsősorban, ahol a rezidens fajok között a verseny gyengébb. Ez főként a herbivorokra vonatkozik és kevésbé a ragadozókra vagy a detritivorokra. Az invazív növényfajok pedig a legkisebb borítottságú területeken mutatkoznak. Ellenben a versenyképesség nem az egyedüli faktor, ami befolyásolja az invazibilitást: a **populáció bruttó növekedési rátája szintén fontos.** Sok biológiai védekezési program sikertelensége, amelyet a behurcolt idegenhonos fajok ellen folytattak, mutatja, hogy a generalista predátorok nem hatékonyak. A paraziták mint inváziós fajok, populáció növekedési rátájának jelentőségét hangsúlyozza Anderson és May (1986) is, amely központi szerepet játszik a megtelepedés, fennmaradás és terjedés valószínűségének meghatározásában (11. fejezetet). Azonban azt is kiemelik, hogy például az emberi betegségek terjedésében egyfelől a kulturális sajátosságok, másfelől a parazita gyors genetikai megváltozása (pl. influenza vírus) igen fontos szerepet játszik. Vannak azonban arra is példák, hogy nem az idegenhonos fajok versenyképessége, hanem a rezidensek korlátozott magyszáma, sőt a magméretekben mutatkozó különbségek segítik elő az invázió sikerét.
- Davis és mtsai (2000) azon a véleményen vannak, hogy az invazív faj akkor képes egy közösségbe lépni, ha elérhető fel nem használt források vannak. Ezekért ugyanis nem kell versenyezni. Ezt a „**fluktuáló forrás-elérhetőség**” hipotézisének nevezik. Lényege, hogy

az inváziós valószínűség akkor fog növekedni, ha az elérhető és felhasznált forrásmennyiség közötti különbség növekedik. Ilyen helyzet akkor áll elő, ha az abiotikus és biotikus hatások forrásokat szabadítanak fel lokálisan. Szerintük például P vagy N hozzáadása a környezethez ezt bizonyítja. Az elmélet nem alkalmazható állatfajok inváziójára.

- Egy további felfogás szerint az invazív fajok jelentős mértékben különböznek niche- és rátermettségi sajátosságaik tekintetében a rezidens fajoktól. Ezt az irányzatot elsősorban Chesson képviseli (Shea és Chesson 2002). Az inváziós faj populációnövekedési rátája növekedik, ha a faj kezdetben ritka és niche-elkülönülése a rezidens fajoktól hatékonyan segíti az egyedszámának növekedését.

22.7.2 Az idegenhonos fajok hatásai

A fentiek szerint is látható, hogy nem lehet egyetlen általános magyarázata az inváziós növény- és állatfajok sikerének. Ennek ellenére vannak olyan vonásaik, melyek közösek: a hiányhelyek elfoglalása (gyors növekedés és korai szaporodás), jó versenyképesség (tápanyagokért, szaporodási helyekért), valamint jobb túlélési arány stb. Az invazív földigilisztafajok például rövidebb élethosszal rendelkeznek, mint a rezidens fajok, viszont képesek parthenogenetikusan szaporodni, ami jelentős előnyt nyújt a terjedésükben (Csuzdi Cs., szóbeli közlés). Az invazív édesvízi halfajok széles tolerancia határokkal rendelkeznek a környezeti változókat illetően, agresszívak és jó a diszperziós képességük. Ilyen a 100 kg-nál is nagyobb tömegűre növekedő nílusi sügér



22/19. kép. Vándorkagyló (*Dreissena polymorpha*, Dreissenidae)
© Ontario's Invading Species Awareness Program

(*Lates niloticus*, Latidae), amelyet a közép-afrikai Viktória-tóba telepítettek, melynek eredményeként kb. 200-ra becsülik a kipusztult bölcsőszájúhalfajokat (Cichlidae). Egy másik közismert példa az eurázsiai eredetű vándorkagyló (*Dreissena polymorpha*), amely gyors szaporodása, intenzív fitoplankton fogyasztása következtében a makrofiták elterjedését, ezzel a vízi utak elzáródását segíti elő, egyben a pelagikus és bentikus zónák közötti energiacsere csökkenti. Az ökoszisztéma megváltoztatásához azonban elegendő egyes tápanyagok (pl. az N) felszaporodása is. A Hawaii-ra behurcolt *Myrica faya* (Myricaceae) a *Frankia* nitrogénkötő baktériumokkal képez szimbiózist, aminek eredménye akár 18 kg N/ha/év megkötése. Ebben



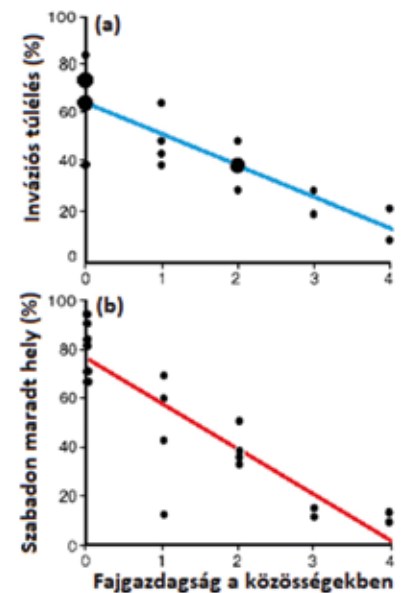
22/20. kép. Az Azori-, Madeira- és Kanári-szigeteken őshonos *Myrica faya* (Myricaceae) fát Hawaii-ra hurcolták be Leif & Anita Stridvall, www.stridvall.se

az esetben a magas N-szintet nem toleráló növényfajok kiszorulására lehet számítani. Az Európából Észak-Amerikába behurcolt kányazsombor (*Alliaria petiolata*, Cruciferae) (3/18. kép) gyorsítja az avar lebomlási folyamatokat, ezáltal a talajviszonyokat önmaga számára is kedvezőbbé teszi. Mindezt másodlagos növényi anyagcsere termékek kibocsátásával éri el, aminek következménye a magasabb N-, P-, Ca- és Mg-tartalom, valamint pH (Rodgers és mtsai 2008).

Az invazív fajok hatásai a közösségekben természetesen nemcsak hasonló életformájú fajokra korlátozódnak, hanem az egész közösséget érintik. Idegenhonos növényfajok belépése egy közösségbe jelentősen befolyásolja a rovarközösség fajgazdagságát és a fajok egyedszámát: az abundancia 29%-kal, a fajgazdagság 17%-kal csökkent (van Hengstum és mtsai 2014). Az idegenhonos fásszárú fajok súlyosabban hatottak a rovarközösségre, mint a lágyszárúak.

Általános az a felfogás, hogy a fajgazdagabb közösségekbe az invazív fajok nem, vagy csak nehezen képesek belépni azok **ellenálló képessége** következtében. Viszont kevés a bizonyíték erre. Stachowicz és mtsai (1999) olyan tengeri bentikus közösségben vizsgálta ezt, ahol a letelepedésre alkalmas hely korlátozott volt. Kerámia lapocskákon négy faj (*Mytilus edulis*, *Molgula manhattensis*/*Ciona intestinalis*, *Botryllus schlosseri* és *Cryptosula pallasiana*) véletlen kombinációiból különböző összetételű közösségeket hoztak létre, megállapították a fennmaradt szabad területek méretét, majd egy szintén szesszilis zsákállatfaj (*Botrylloides diegensis*) fiatal egyedét hagyták letelepedni, modellezve az inváziót. A nagyobb fajgazdagságú közösségekbe kevesebb inváziós zsákállat lépett

be és maradt életben (22/26. ábra). Növényfajokkal végzett kísérletekben Levine (2000) ugyanezt erősítette meg: a növekvő fajgazdagság nagyobb ellenállást mutatott az invázióra. (Lásd még 20.TA2 pont és 18.TA1/2. ábra.)



22/26. ábra. Tengeri bentikus szesszilis állatfajok közösségeiben a szabadon maradt helyek mennyisége határozza meg az inváziós fajok betelepülésének sikerét. Minél nagyobb a fajgazdagság, vagyis minél sokrétűbben használják ki fajok a rendelkezésükre álló forrást, annál kevésbé sikeres az inváziós faj. (a) Az inváziós faj túlélési százaléka csökken a közösség fajgazdagságának növekedésére. Egy adott fajkombinációhoz tartozó pont négy ismétlés átlaga. A nagyobb pontok két adatot jelentenek ugyanazon a helyen. (b) A nagyobb fajgazdagság kevesebb szabad helyet hagy invázióra. A pontok, mint (a)-n [Stachowicz és mtsai (1999) nyomán módosítva].

A kialakult képet tovább bonyolítja, hogy egyes vélemények (Catford és mtsai 2012) szerint az inváziós fajok jobban tolerálják az antropogén hatásokat. Az emberi hatás alatt álló élőhelyeken gyorsabb a populációnövekedésük, korábbi az ivarérettség, jobb a diszperziós képességük. Ezek a tulajdonságok segítik, hogy



22/21. kép. Magyarországon különösen a Dél-Dunántúlon elterjedt inváziós faj a magas aranyvessző (*Solidago gigantea*, Asteraceae)
© Pethan

sikeresek legyenek, különösen a korai szukcesszió fázisában.

Özönfajokról beszélhetünk, ha felszaporodásuk tömeges egy közösségben, vagy bolygatott élőhelyen. Ilyenek például a parlagfű (*Ambrosia elatior*), a magas aranyvessző (*Solidago gigantea*), a selyemkóró (*Asclepias syriaca*) a növényfajok, vagy például a lepkekabóca (*Melcalpha pruinosus*) (6/19. kép), a harlekin

katicabogár (*Harmonia axyridis*) (9/16. és 18/1. képek) és legújabban az ázsiai márványposloska (*Halyomorpha halys*) a rovarfajok között. Az invázió folyamata tehát egyben kolonizáció is. A sikeres fennmaradást egy közösségben legtöbbször nem a biotikus rezisztencia korlátozza, hanem az abiotikus környezet (Blackburn és Duncan 2001). Gyakori érv a sikerüket



22/22. kép. Ázsiai márványposloska (*Halyomorpha halys*, Pentatomidae)
© Alpsdake

illetően az is, hogy a természetes ellenségeik nem kerültek be velük az új élőhelyre. (Utalunk itt az invázió és kihalás által szabályozott közösségekre, 20.TA2.) A szigeteken kialakult közösségek – sok faj által mutatott speciális adaptációk (röpképesség a ragadozók hiánya következtében, vagy törpeség stb.) – rendkívül érzékenyek az ember által behurcolt inváziós



22/23. kép. Barna fakígyó (*Boiga irregularis*, Colubridae)
© Pavel Kirillov

fajokra. A nagyszámú ismert eset közül ilyen a Guam-szigetre bevitt barna fakígyó (*Boiga irregularis*), vagy Új-Zéland egyik természetvédelmi területére, a Little Barrier szigetre behurcolt ragadozó fajok, amelyek elsősorban az ott költő maori hojsza (*Pterodroma cookii*) populációkat tizedelték meg. Nevezetes emlős példa az 1900-as évek elején, értékes prémje miatt Európába betelepített, majd



22/24. kép. Maori hojsza (*Pterodroma cookii*, Procellariidae)
© AViBeda

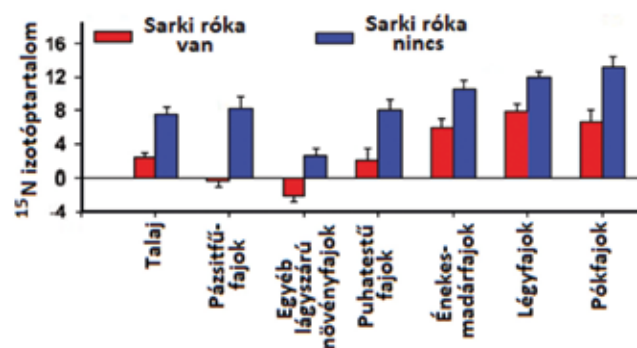
elterjedt pézsmapocok (*Ondatra zibethicus*), amely azóta eurázsiai fajjává vált. A szabályozott folyórendszerekben a faj kártevő, másutt nem. Esetenként jelentősen átalakította a vízi és vízparti közösségeket. Az egykor Argentína és néhány szomszédos állam területén élt és mára világszerte elterjedt invazív argentin hangya (*Linepithema humile*) teljes mértékben szétzilálja a helyi hangyaközösségek szerkezetét és ezzel sok indirekt hatást kelt. Kísérletekkel bizonyították, hogy a faj egyetlen hatalmas globális szuperkolóniát alkot.

Az Aleut-szigetvilág (Alaska, USA) szigetein a sarki róka (*Alopex lagopus*) korábban nem volt jelen. A múlt század elején jövedelmező szőrmekereskedelem, amely a fókavadászaton alapult, a túlvadászat következtében gyengélkedett, ezért a szintén értékes prémet adó sarki rókát betelepítették a szigetvilágba. Behurcolása után



22/25. kép. Sarki róka (*Alopex lagopus*, Canidae)
© Billy Lindblom

a szigetek közösségei részben összeomlottak, részben lényegesen megváltoztak. A legfontosabb hatás annak a tengeri tápanyag szubvenciónak a csökkenése, vagy teljes megszűnése volt, amelyet a tengeri madarak guanó formájában a szigetekre közvetítettek. Ezzel a vegetációt és az arra épülő közösséget tartották fenn. A sarki róka ragadozása a tengeri madarakon szokatlan kaszkádot váltott ki és még a szigetek arculatát is megváltoztatta. A füves puszta jelleg egyes szigeteken teljesen eltűnt, helyette tundra jelent meg. A táplálkozási hálózatban végzett sokrétű vizsgálat, többek között ¹⁵N izotópos (22/27. ábra) mutatja egyetlen inváziós faj által okozott összetett negatív változást (Croll és mtsai 2005).



22/27. ábra. Az Aleut-szigetvilágba behurcolt sarki róka (*Alopex lagopus*) mint inváziós faj hatása a szigetek közösségeire. A ¹⁵N-tartalom mérése mutatja, hogy a teljes közösség számára létfontosságú tengeri allochton szubvenció jelentősen csökken a vegetációban és a közösség tagjaiban. Az oszlopok feletti függőleges vonalak ± SE értékek [Croll és mtsai (2005) nyomán módosítva].

Röviden említenünk kell az **urbanizált élőhelyeket**, melyek az inváziós fajok speciális területei. Az emberi településeken évezredek óta jelen vannak rovarfajok, rágcsálófajok, paraziták. A napjainkban tapasztalható urbanizációs

folyamatok – egyes növény- és állatfajok folyamatos jelenléte nagyobb emberi településeken – azonban azzal függnek össze, hogy az emberi környezet egyre több lehetőséget kínál generalista vagy opportunistá fajok számára. A kommunális hulladék növekedése és szabálytalan kezelése számtalan faj megélhetését biztosítja, amelyek azután maguk is másodlagosan táplálékforrássá válhatnak (pl. a városi

galambok, melyekkel vándorsólymok vagy nyestek, sőt Franciaországban harcsák(!) táplálkoznak). Nagyobb testű gerincesek (mosómedve, vaddisznó, vörös róka) szintén rendszeresen megfigyelhetők a kommunális hulladékon. Jelenlétük több egészségügyi problémát is felvet (veszteségterjesztők, Lyme-gazdák, valamint háziállatokra veszélyes kórokozók vektorai lehetnek).

22.TA1 KIEGYENLÍTŐ HATÁS

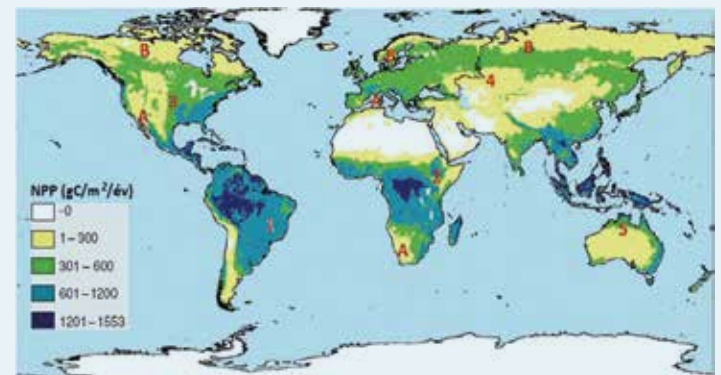
Ha az interspecifikus verseny és a bolygatások is jelen vannak egy közösségben, akkor a koegzisztenciát lehetővé tevő egyik mechanizmus az ún. **kiegyenlítő** (pufferoló) hatás. A kiegyenlítő hatás szaporító elemek (pl. magvak a magbankban) és időleges védelmet nyújtó viselkedés (pl. esztiváció, diapauza) felhasználását jelenti olyan időszakok alatt, melyek kedvezőtlenek a populáció számára. Ezzel forrásokat és energiát tartalékol a populáció, melyeket más alkalommal felhasználhat.

Chesson (2000) a kiegyenlítő hatás három komponensét különbözteti meg: (1) környezeti fluktuációk, (2) a környezet fluktuációja és verseny közötti kapcsolat (kovariancia) és (3) a „pufferolt populációnövekedés”. Az első azt jelenti, hogy a környezeti fluktuációk (valamilyen paraméter időbeli változása) ellentétesen hatnak a populációkra, például egy kompetitív domináns populáció számára kedvező környezet ellentétes hatású egy másikra, vagyis a válaszok fajspecifikusak. A második azért fontos, mert a fizikai környezet minősége szerint más a verseny intenzitására adott válasz. A környezet minősége és a verseny kovariál, a kedvezőtlen környezet növeli, a kedvező csökkenti a versenyt. Egy magas denzitású populációra a verseny növekvő intenzitása és a környezeti fluktuáció nem hat olyan erősen, mint egy alacsony denzitású esetében, amit a populációnövekedési ráta változása is mutat. Amikor egy populációnak a környezet kedvez, akkor növekedik az intraspecifikus verseny, kedvezőtlen körülmények között pedig az interspecifikus válik a dominálóvá. A harmadik szerint a kedvezőtlen időszakok interspecifikus versenyt növelő hatása úgy csökkenthető, ha populációnövekedést pufferoló hatások szabályozzák, például magbank növényeknél, tartós peték állatoknál. A hosszú életű fajok életmenet-stratégiái bizonyos mértékben érzéketlenek a környezeti fluktuációkra, szemben az egynyári (efemer) populációkkal. Az utóbbiak emiatt pufferoló hatásokkal élnek, amelyekkel a kedvezőtlen időszakok átvészeltethők. A kedvező években nagyobb utódszámot, dormans magvakat (magbankot) és tojásokat képeznek, kedvezőtlen években kevesebbet. A kedvező években a magbankból jelentős méretű populációk alakulhatnak ki. A pufferolt populációdinamika létfontosságú e fajok számára, mert alacsonyabb a kovariancia a környezeti tényezők és a verseny között, kisebb populációméret esetén. Ugyanakkor az emiatt variábilisabb populációnövekedést a kiegyenlítő hatás pozitív irányba tolja el. A kiegyenlítő hatás legfontosabb komponense a harmadik, a kedvező időszakok magas utód- és regruta produkciója.

A fentieket Warner és Chesson (1985) a következő példával illusztrálja. Az Északi-tengeren élő atlanti hering (*Clupea harengus*) 3-4 éves korban éri el a szaporodási érettséget. Élettartama a 12-14 évet is elérheti és szaporodáskor 20-40 ezer ikrát rakhat. A heringhalászat során kifogott halak legnagyobb részét hároméves egyedek adják. 1907-ben a fogások nagy része hároméves volt. Mivel a halászat ellenére ezek nagyobb százaléka túlélt négyéves korig, ami egy kedvező év volt, a szaporodásuk olyan sikeres volt, hogy ezek utódai adták a kihalászott mennyiséget 1913-ig, amikor még mindig a teljes fogás 65%-át jelentették. Vagyis az 1908-as évi szaporodás (mintegy puffer hatás), még jóval később is magas populációsíntet biztosított.

22.TA2 A TŰZ SZEREPE A FÜVES PUSZTA-ERDŐ ALTERNATÍV ÁLLAPOTOK LÉTREJÖTTÉBEN

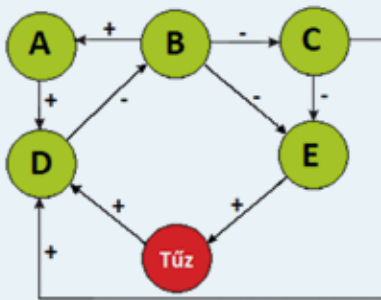
A füves szavanna biom (pl. cerrado, préri, afrikai és belső-ázsiai szavannák) kb. 33 millió km²-t borít bolygónkon (Bowman és mtsai 2009). Szoros korrelációt mutattak ki a tüzek keletkezése és a közepes nettó primer produkcióval (NPP, 24.3) rendelkező biomok között (van der Werf és mtsai 2008a). Az NPP 300-600 g/m²/év nagyságrend között mozog ezekben a biomokban, a cerrado kivételével (22.TA2/1. ábra), ahol magasabb. Ez azt



22.TA2/1. ábra. A földi biomok nettó primer produkciója (NPP) gC/m²/év egységeiben. A füves területeket a számok jelzik (1 = Cerrado, 2 = Serengeti, 3 = Konza préri, 4 = belső-ázsiai puszták, 5 = Eucalyptus-fajokkal vegyes szavanna Ausztráliában). „A” betű jelöli a mediterrán cserjéseket (dél-afrikai fynbos, európai Mediterraneum, kaliforniai chaparral), „B” a tajga biom (kanadai, fennoskandináv és szibériai) fenyőerdőit [Bowman és mtsai (2009) nyomán módosítva].

jelenti, hogy ezekben a biotópokban általában gyakoribbak a tüzek, mint másutt.

A szavannák megjelenését összekötik a C4-es fűfajok kialakulásával és a kb. 8 millió évvel ezelőtti elterjedésével. A szárazság növekedése és tüzek előfordulása csökkentette az erdőségek kiterjedését, mert az alacsony CO₂ koncentráció (Ehleringer és mtsai 1997) limitálta a fajok növekedését és abundanciáját. A C4-es fajoknak kedvező viszonyok pedig növelték a fajok felhalmozódó biomasszáját, egyben a gyűlékonyságot. Mások (Keeley és Rundel 2005) a CO₂ koncentráció csökkenést kétségbe vonják, mert fosszilis bizonyítékok arra utalnak, hogy a C4-es fajok az erdei fajokot cserélték le a miocénkor „tüzes-klíma” következtében, amely az előbbieknél kedvezett. A C4-es fajokot tartalmazó biotópok a leggyakrabban égő ökoszisztémák.



22.TA2/2. ábra. A nagy testű herbivorok módosító szerepe a szavanna–erdő alternatív stabilis állapotok létrejöttében. Az előjelek pozitív és negatív visszacsatolásokat jelentenek. A legelő herbivorok abundanciájának növekedése és szelektív (a C4-es növényeket elkerülő) táplálkozása növeli a C4-es fajok általi borítottságot. Ez elősegíti a tüzek keletkezését, ami fák pusztulását okozza és összességében az erdőborítottság csökkenését eredményezi. A herbivorok a taposás és a magoncok elfogyasztása által okoznak fapusztulást. Minél nagyobb az erdőborítottság, annál nagyobb a csipegető herbivorok abundanciája és ezek is hozzájárulnak famortalitáshoz. Az erdő- és a C4-borítottság fordított viszonyban van. Jelölések: A = csipegető (browser) herbivorok abundanciája, B = erdőborítottság, C = legelő (grazer) herbivorok abundanciája, D = famortalitás, E = C4-es fűfajok általi borítottság [Beerling és Osborne (2006) nyomán módosítva].

érinti (foltdinamika). Akik a tűz és a nagytestű herbivorok jelentősége mellett érvelnek, nemcsak a különböző *Acacia*-fajok kéregvastagságuk miatti tűzzel szembeni ellenállóságát, hanem a herbivorok ellen kialakult védelmet (tövisek, hangyák, vegyületek) is hangsúlyozzák (pl. Midgley és mtsai 2016). Mások, a tűz jelentőségét is figyelembe véve, az elefántok fapusztító hatásának tulajdonítják a kelet-afrikai szavannákat és kiemelik, hogy az *Acacia*-fák fontossága abban is áll, hogy N-kötők, ezért a környezetükben a fűfélék nagyobb tápláléértéssel rendelkeznek (Ludwig és mtsai 2008).

Azonban az elefántok tevékenysége nem jelenthet magyarázatot például az ausztrál vagy dél-amerikai szavannák kialakulására.

Azok a modellek sem állják meg a helyüket, amelyek csak a tűz jelentőségét hangsúlyozzák, mert a tűz önmagában nem képes egyensúlyt fenntartani a fás és szavanna állapot között (Hochberg és mtsai, 1994). Ismét más szerzők (Bond és van Wilgen 2012) további tényezőket is fontosnak tartanak, ami rendkívül komplexszé teszi a jelenkorban is érvényes „szavanna-dinamikát”. Szempontok a szárazság, a helyi népesség, rovargradációk, növényfajok közötti verseny és talajviszonyok. Mindezek, a fentebb már említettekkel együtt, kölcsönhatásban állnak és jelentőségük megítélése nehéz. Például Afrikában az

elefántok általi hozzájárulás a szavanna–erdő alternáláshoz azért is vitatott, mert az elmúlt évtizedekben elterjedt orvvadászat során, az elefántcsont kereskedelem betiltásáig, állatok ezreit pusztították el, vagyis hatásuk lemerése nehéz. Továbbá nem minden szavannatűz természetes, mert a maszájak rendszeresen felgyújtják a szavanna különböző részeit, hogy legelőkhöz jussanak. Az elefántok szerepe mellett nem kaptak jelentős



22/26. kép. Orvvadászattól származó elefánttagyarak megsemmisítése © Mwangi Kirubi



22/27. kép. Zsírfinnyakú gazella vagy gerenuk (*Litocranius walleri*, Bovidae) © frederik.salein

hangsúlyt a „csipegető fajok” (pl. zsírfinnyakú gerenuk) és a kisebb testű legelő fajok sem, pedig kísérletes kizárásuk vizsgálata alapján nagyon jelentős fa- és magonc-mortalitás mutatható ki (Sankaran és mtsai 2013). A problémakör tovább finomítható, ha figyelembe vesszük, hogy a tűz általános hatásán túl, a

legelésző állatok számára táplálékban gazdagabb, alacsonyabb növekedésű fűfajokból álló gyepek csak a jóval magasabb fűfajok felnövekedésének megakadályozásával létezhetnek, amit éppen a legelő fajok biztosítanak (Hempson és mtsai 2015).

Belsky (1995) három ökológiai modellben foglalja össze az afrikai szavannákat jelenleg fenntartó – a részletek leírásában esetenként elvesző – folyamatokat:

Többbszörös alternatív stabilis állapot. Ezt katasztrofális események, betegségek és a herbivorok nem szabályozott populációnövekedése hozza létre a rendszer két vegetációs állapot közötti mozgását. Ilyen például a Serengeti esete, ahol az abnormálisan magas elefántpopuláció megszünteti az erdei állapotot és füves pusztát hoz létre. Ezt a modellt emeltük ki a 21.5 pontban.

A ciklikus modell. Az elnevezése is jelzi, hogy a rendszer ciklikusan mozog az eltérő állapotai között. Ebben szintén az elefántok kapnak szerepet, ui. a fadóntás miatti táplálékhiány alacsonyabb denzitást okoz, ami a faregenerációt lehetővé teszi. Amikor az elefánpopuláció mérete megnő, akkor új ciklus kezdődik. A fluktuáció ellenére, a táj egészét tekintve, azonban egyensúly áll fenn a két állapot között.

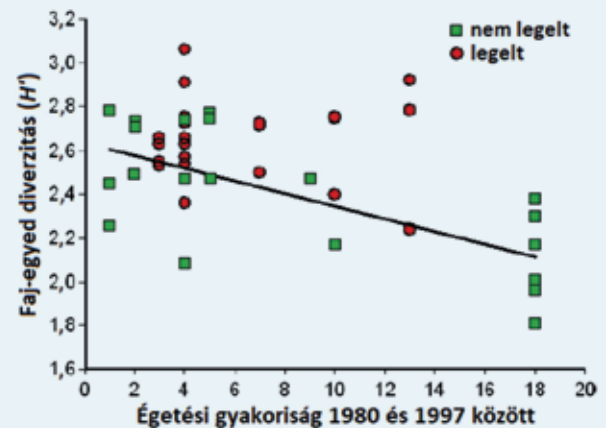
Stabilis egyensúlyi modell. Ez is dinamikus, de nem ciklikus. A modell szerint csak egyetlen stabilis állapot, egy végső vegetációtípus létezik, ez az *Acacia*-kal elegyes füves puszta (fás savanna). A változásokat szárazság, betegségek, elefántok és tűz okozzák. A rendszert a rezilienciája a stabil állapot környezetében tartja.

Az általános összefüggéseken túlmenően azonban jelentős különbségek vannak az egyes savanna–erdő állapotokat létrehozó erők súlyát tekintve a különböző savannás területeken. Például annak ellenére, hogy a fenti harmadik modellt tartják legvalószínűbbnek, az egyes afrikai régiókban található savannákra nézve (Amboseli, Tsavo, Serengeti, a dél-afrikai Krüger Nemzeti Park, vagy a nyugat-afrikai Lamto savanna, ahol nincsenek legelő állatok) más-más modellek érvényesek. Az egyes faktorok súlyának vizsgálata a legegyszerűbb esetben a kísérletes kizárás. A Krüger Nemzeti Parkban, nagytestű herbivorok kizárásakor a növényi fajgazdagság kaszkád-jellegű csökkenését mutatták ki (Yessoufou és mtsai 2013). A részletkérdések vizsgálata érdekes háttérmechanizmusokra vet fényt: például a Serengeti-ben előforduló *Acacia*-fajok közösségi fajgazdagságát kizárólag az átlagos évi csapadék mennyisége és az elefántok denzitása határozza meg, a tűznek ebben nincs szerepe (Rugemalila és mtsai 2016).

A brazíliai cerrado-ban a tüzek tipikusan a nedves évszakban, vagy a nedves és száraz évszakok határán keletkeznek. A vegetációt magas lágyszárú és fásodó szárú fajok alkotják, melyek adaptálódtak a tűzciklusokhoz. A tűzciklusok száma természetesen sok tényezőtől függ, vannak évente bekövetkező kisebb intenzitású tüzek és nagyobbak, melyek kb. négy évenként követik egymást. de L. Dantas és mtsai (2013) 18 növényfaj esetében megállapították, hogy a tűzzel szembeni ellenállóság legfontosabb mutatója a specifikus levél felület [SLA (specific leaf area), azaz a levél felületének aránya a szárazanyagban mért tömegéhez viszonyítva], amely reflektálja azt a negatív allokációs kapcsolatot, amely a növekedés és a tűz elleni védelem között áll fenn. Az évente leégő növények SLA-ja alacsony, ami a lassúbb növekedés következménye, mert az újránövekedésre (és esetleg a herbivorok elleni védelemre is) több tápanyagot kell felhasználni. A gyakran leégő növények N-, P- és Mg-tartalma alacsonyabb, a levelek vastagabbak és keményebbek.

A füves puszták egy másik jellegzetes példája az észak-amerikai préri, amely nagyjából egy háromszög alakú területet foglal el Észak-Mexikótól a kanadai Albertáig és nyugaton a Sziklás hegységig. Három fő típusba sorolható a préri vegetáció magassága alapján: alacsonyfüves, ahol az

évi csapadék max. 400 mm, középmagas max. 600 mm, és az „igazi” magasfüves préri, max. 1200 mm csapadékkal. Az elsőt a *Buchloe*- és *Bouteloua*-fajok, a másodikat a *Pascopyrum* és *Nassella*, a harmadikat az *Andropogon* és *Panicum* növénygenusok jellemzik. A „préri” igen tág fogalom, klimatikus, domborzati, edafikus, tűzrezsim és legelési viszonyoktól függően több változatát különböztetik meg. A tűz a préri legfőbb stabilizáló faktora. Tüzek 1-4 éves gyakorisággal fordulnak elő, melyek a legeléssel és a rendszeres szárazsági periódusokkal eltérő módon befolyásolják a vegetáció fajgazdagságát, ezzel összefüggésben a ráépülő további trofikus szinteket. A tüzek az erdőszülést megakadályozzák, ellenben gyakoriságuk függvényében csökkentik (évenkénti tüzek) vagy növelik (2-3 évenkéntiek) a fajgazdagságot. A fajgazdagság meghatározó részét kétszikű, főként pillangósvirágú C3-as fajok jelentik. A tüzek 300%-kal növelik a produktivitást a nem égő területekhez képest. A tüzeket és legelést is toleráló C4-es fűfajok kb. 20%-kal több biomasszát hoznak létre, mint amennyi a lebontó szervezetek évente felhasználhatnak, ezért ennek periodikus elégeése növeli az újrarahajtást és általában a fotoszintetikus aktivitást, valamint az elérhető nitrogén mennyiségét. A nagytestű fajok mérsékelt legelése pozitív visszacsatolást jelent a vegetáció számára (Anderson 2006). A Kansas állambeli Konza-préirin végzett kísérletek (Collins és Calabrese 2012) alapján a tüzek és herbivorok (bölények) együttes hatása akkor biztosította a legmagasabb



22.TA2/3. ábra. Az USA Kansas államának Konza-prérijén végzett hosszú távú égetési és legeltetési kísérlet eredménye: a nem legelt területen az égetési gyakoriság növekedésével szignifikánsan csökkent a faj–egyed diverzitás. A legelt és égetett területeken nem volt összefüggés a két tényező között. Az adatpontok 40 helyre vonatkozó adatok átlagai. A lineáris illesztés a zöld négyzetekkel jelölt adatpontokra vonatkozik [Collins és Calabrese (2012) nyomán módosítva].

fajgazdagságot, ha mindkettő ritka volt (22.TA2/3. ábra). A borítás is ebben az esetben volt legnagyobb. A gyakori égetés csökkentette a C3-as fajok számát és növelte a C4-es fajokét. Cavender-Bares és Reich (2012) egy fás savannán (Minnesota, USA) 40 évet átfigyelt kísérlete azt mutatta, hogy a leggyakrabban égetett közösségekben volt a legmagasabb a fajgazdagság.

22.TA3 A TŰZHATÁS MINT FELTÉTEL

22.TA3.1 A Mutch-hipotézis

Egyes növényfajoknál a gyúlékonyság életmenet-tulajdonság lehet. Az ún. Mutch-hipotézis (Bond és van Wilgen 2012) szerint a rendszeres tűzhatás alatt álló közösségekben a fajok olyan tulajdonságokkal rendelkeznek, melyek növelhetik a gyúlékonyságot. Ezzel segíthetik fennmaradásukat és versenyelőnyüket a nem gyúlékony tulajdonságú fajokkal szemben, amelyek élőhelyeiket elfoglalnák. A tűz előfordulása véletlenszerű, azonban a gyúlékonyságot elősegítő tulajdonságok (száraz növényi részek felhalmozódása, éghető részek fennmaradása a fán, bizonyos égest tápláló vegyületek) előfordulása nem random.

A hipotézis nagyon vonzó, és sokan idézik. Egy gyúlékonyabb mutáns egyednek feltehetően gyorsabban kell növekednie, de gyorsabban kell kihajtania is, amit olyan tulajdonságok támogathatnak mint magbank képzése, magszórás hő hatására vagy jobb regenerációs képesség a föld alatti részekből. Mutch (1970) faj vagy fajcsoport szinten értelmezte a hipotézist, például fenyőkre, melyeket tűz nélkül a tölgyek lecserélnének. A hipotézist bírálók felvetik, hogy a gyúlékonyságot segítő tulajdonságok előfordulása nem véletlenszerű, de a gyúlékonyság mértéke random variációt mutat. Problémát jelenthet az is, hogy a gyúlékonyságot egy sor tulajdonság befolyásolja, melyeknek más „funkcióik” is lehetnek és ezeket nehéz elválasztani a gyúlékonyságtól.

22.TA3.2 A Gulliver-hatás

A Gulliver-hatás (Bond és van Wilgen 2012) abban áll, hogy egy nagyra növekedő, ezáltal a tüzeket túlélő és igen fejlett gyökérszettel rendelkező fafaj a savannán mindaddig az alacsony füves vegetáció „foglya”, amíg a tűzön kívül más hatás (pl. herbivoria, egy újabb tűz) nem éri a területet. Ekkor a lágyszárú vegetáció elpusztul, viszont a „Gulliver-faj” erős gyökérszete gyors növekedést biztosít számára. Az erdősődési folyamat gyakran kezdődik ezen az úton.

22.TA4 ÉLŐHELY-FELDARABOLÓDÁS ÉS TÁJÖKOLÓGIAI MODELLEK

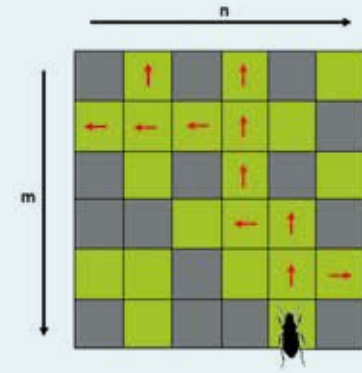
A konnektivitás (az egységek közötti összeköttetés) a tájban alapvető fontosságú. Ahogy az élőhely területvesztése egy kritikus érték felé halad, a táji konnektancia hirtelen lecsökken és egyben kihálási küszöböt képez azon fajok esetében, amelyek csak limitált diszperziós képességgel rendelkeznek, vagy nagy a diszperziós mortalitásuk. A táji konnektivitás szükségessége faj- és populációs-specifikus.

A tájökológiában használt modellek két fontos fajtája a fraktálmodell és a perkolációs modell (Turner és mtsai 2001). A fraktálok (8.TA2) széles léptéktartományban önmagukhoz

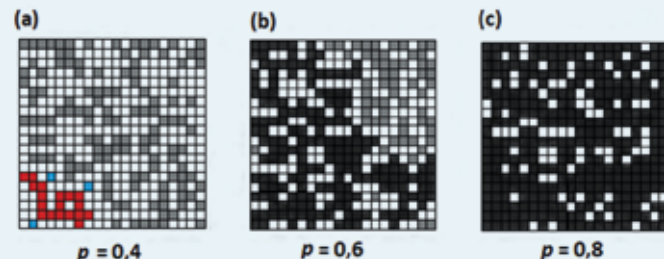
hasonló mintázatokat jelentenek. Széles skálán alkalmazhatják az emberi perturbáció hatásának kimutatásától a rovarok mozgásának elemzéséig. A perkolációs modellek alapja az ún. térben explicit populációs modell, mely a populációs szintű szimulációt tájleptékű térképpel kombinálja és az egyes tájképi objektumok eloszlását mutatja (Dunning és mtsai 1995). Az így keletkező mozaik struktúrában random mozgás (random walk)

algoritmus szerint haladhat egy élőlény (Ims 1995) (22.TA4/1 ábra).

A perkolációs elmélet véletlenszerűen összeállított rendszerekben létrehozott mintázatok viselkedésével foglalkozik. A mintázatok elrendezése vizuálisan hasonló a tájszerkezethez. A perkoláció szó maga „áthatolást” jelent és arra a fizikai jelenségre utal, hogy egy folyadék miként találja meg az utat egy porózus anyagon lefelé haladva. Ennek analógiájára képzelhetünk el egy fragmentált tájat, ahol egy élőlény a fennmaradására alkalmas és nem alkalmas fragmensek között mozog. A modellezést két vagy háromdimenziós formában végezhetik (az utóbbi egy olyan gráfot jelölhet, amelyen belül a szomszédos nóduszok csoportjai képezik a fragmenseket). A kétdimenziós modellezésnél egy $m \times n$ méretű hálót (lattice) használnak, amelyen belül az egyes cellák véletlenszerűen élőhely (alkalmas) vagy mátrix (alkalmatlan) minősítést kapnak egy élőlény szempontjából. A



22.TA4/1. ábra. Perkolációs modell hálózata mint a tájleptékű fragmentáció null-modellje. A zöld mezők a fennmaradásra és diszperzióra alkalmas, a szürkék a diszperzióra alkalmatlan cellákat jelentik. A rovar csak a piros nyilak szerint haladhat („perkolálódik”). A hálózat $m \times n$ cellából áll [Ims (1995) nyomán módosítva].



22.TA4/2. ábra. Perkolációs modellezéshez használt 20×20 cellaméretű hálózatok, amelyek a p értékének növelésével a klaszteresedés fokozódását mutatják be. (a) A klaszterek (szürke színű cellák) száma 49 és a legnagyobb (piros színű jelölve) 18 cellából áll. Kék színű jelölve azokat a cellákat jelöltük, amelyek nem a „legközelebbi szomszédok”, azaz nem oldal szerint érintkeznek a többiekkel, hanem diagonálisan. (b) Nagy méretű, ún. perkolált klaszterek keletkeznek a szürkék mellett (a fekete cellák összefüggőek, a legnagyobb 183 cellából áll), egyben ez a p -érték kritikus, amely felett (c) az egész hálózat egyetlen folytonos klaszterre alakul, a bennfoglalt cellák száma pedig 320-ra emelkedik. Ha (c)-t perturbáció éri, akkor a folytonos összeköttetés miatt jelentős mértékű fragmentáció keletkezik. A fehér cellák a még nem foglalt helyek, de ugyanezek a (c) ábrán már a nagy összefüggő klasztereken belüli hiányfoltokat jelentik [Gardner és mtsai (1992) nyomán módosítva].

véletlenszerűen egymás mellé kerülő (szomszédos) cellák csak a megadott feltételek mellett képezhetnek klasztereket (kisebb vagy nagyobb foltokat). Például olyan feltétel mellett, hogy csak a horizontálisan és vertikálisan érintkező oldalaik lehetnek (22.TA4/2. ábra). Az így keletkezett hálózat-mintázat a tájökölógiai analízis számára egy null- vagy neutrális modell, amelyhez a valóságos mintázatot hasonlítják.

Egy kétdimenziós hálóban p valószínűséggel rendelünk kapcsolódási esélyt („alkalmasságot”) egy-egy cellához. Ha $p = 0,3$ vagy kisebb, csak kevés szomszédos cella formál klasztert. A klaszterek átlagos száma növekedik, ha p értéke is nő, így 0,6-os érték mellett már nagy klaszterek képződnek (22.TA4/2. ábra). A klaszterképződés bizonyos kritikus értéke $p_c=0,59$, amelyet empirikusan határoztak meg. A p_c érték felett összefüggő, nagyméretű klaszter képződik az egész hálózaton, ezért egy hatás (perturbáció) könnyen szétterjedhet rajta. Fordítva, egy homogén felület 60%-a marad meg, amelyen belül konnektivitás van, ha hatás éri. Ez az érték nemcsak élőlények klaszterek közötti mozgását jelenti, hanem a hatásokat is, melyek fragmentáltságot okoznak. Ezért alkalmazható a perkolációs modell a tájmintázatot ért hatások modellezésére is (Gardner és mtsai 1992).

Ha a perkolációs modellel fragmentációt szimulálnak, akkor ezzel meghatározzák, hogy a képződött (fennmaradásra nem alkalmas) klaszterek között hogyan mozoghat egy élőlény, például ahogy a 22.TA4/1. ábrán. Oborny és mtsai (2007) egy ilyen helyzetet szimulálva bemutatták, hogy a fennmaradásra alkalmas cellák számának csökkenésével a konnektivitás dramatikusan lecsökken és fragmentáció következik be. A táji fragmentációt ezután összekötötték egy, a populáció fragmentálódását bemutató modellel. Több hasonló modellezésből levonható következtetések szerint (Baguette és mtsai 2012) a fragmentációnak küszöbértékei vannak:

(1) amikor az alkalmas élőhelyek aránya a vizsgálati területen 60% alá csökken, akkor a terület darabjaira esik és mint nagyobb, összefüggő élőhely – definíció szerint – megszűnik;

(2) amikor az alkalmas élőhelyek aránya a vizsgált területen 40% alá esik, akkor a távolság a képződött fragmensek között hirtelen megnövekedik; és

(3) a fragmensek száma akkor maximális, ha az alkalmas élőhelyek aránya 30% alá kerül. A fragmensek keletkezésének folyamata nem lineáris, mint ahogy az extinkció sem.

A tájökölógiával foglalkozó kutatók megkülönböztetik azt a léptéket, amelynél a tájszerkezet befolyással van a populációs válaszokra, például a maximális abundanciára. Ezt tájléptékhatásnak nevezik és értéke fajspecifikus. A diszperzió pozitív korrelációban van a tájléptékekkel.

22.TA5 A „KÖZEPES GYAKORISÁGÚ ZAVARÁS” ELMÉLETÉNEK KÍSÉRLETES VIZSGÁLATA

A közepes gyakoriságú zavarás (KGyZ) empirikus vizsgálata elsősorban Sousa (1979a,b) nevéhez kapcsolódik. Észrevette,

hogy a Santa Barbara (Kalifornia, USA) környéki tengerpart egy szakaszán a különböző méretű sziklákon változó fajösszetételű algaközösségek találhatóak. A leggyorsabban kolonizáló faj egy, az *Ulva* genusba tartozó zöldalga. Ez a legjobb kompetitor is, mert megakadályozza több faj megtelepedését. Csak *Pachygrapsus crassipes* tarisznyarákfaj képes visszaszorítani, mely fogyasztja és megszakítja a kolónia folyamatosságát, emiatt más algafajok települhetnek meg. Általában hosszú életű vörösalga fajok jelennek meg (*Gelidium coulteri*, *Gigartina leptorhynchus*, *Gigartina canaliculata* és *Rhodoglossum affine*). A *Gigartina canaliculata* két-három évig is helyben marad és a borítás 60-90%-át adja a kb. 30 fajból álló vörösalga-közösségekben a stabil, nagy sziklákon. Kisebb sziklákon különféle fajösszetételek találhatóak. A tengerszint mozgása nyáron 30 cm, télen viszont 2,4 méteres hullámok is vannak, melyek nagy sziklákat is felforgatnak. Az átfordított sziklán a korábbi algaközösség elpusztul, azonban az új, szabad felületen elkezdődik a megtelepedés.



22/28. kép. Tengeri saláta (*Ulva lactuca*, Ulvaceae)
© Kristian Peters

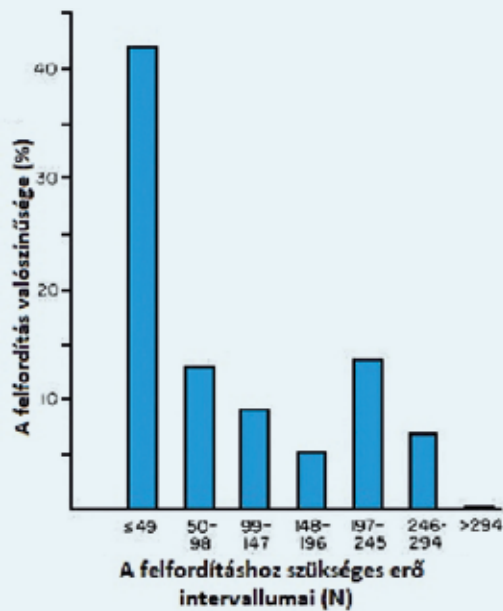


22/29. kép. Csíkos parti rák (*Pachygrapsus crassipes*, Grapsidae)
© Björn S.

Sousa feltételezte, hogy ha a tengerhullámzás átfordítja az egyes sziklákat, melyeket az algák kolonizáltak, kell egy olyan méretű sziklaosztálynak lennie, amelyen a legnagyobb algák fajgazdagsága. Kistömegű sziklákat gyakran fordít át a hullámzás, ezért csak kevés faj található rajtuk. A nagytömegű sziklákat igen ritkán fordítja át, ezeken azért találunk

keves fajt, mert a jobb kompetitor fajok kiszorítják a gyenge kompetitorokat. A hullámok erejét legegyszerűbb a szikla tömegén keresztül mérni. Ismert tömegű „sziklákat” betonból öntöttek és kihelyezték ezeket a tengerpartra. Ennek és az átfordítások gyakoriságának ismeretében a hullámok erejét és ennek eloszlását is meg lehetett határozni (22.TA5/1. ábra).

Az összefüggés láthatóan nem lineáris, a legnagyobb erő, amit mérni tudtak, 294 N (newton) volt. Az eredmények szerint azokon a sziklákon, melyeket közepes gyakorisággal forgatott meg a tenger, vagyis KGyZ érte őket, sokkal kevésbé jelentek meg egy-egy faj dominanciáját mutató közösségek, mint amelyek gyakran voltak forgatva (mert ezeken csak egy faj tudott megjelenni), vagy azokon, amelyek csak ritkán voltak (mert ezeken már kompetitív kizárás is történt). Bármelyik évszakban a kis sziklák (kisebb, mint 49 N) kevesebb fajjal rendelkeztek, mint a köztes méretűek és általában a zöldalga (*Ulva* sp.) volt a legkorábban megjelenő faj. A nagy sziklákon (nagyobbak, mint 294 N) a *Gigartina canaliculata* vörösalga volt a domináns. Annak eldöntésére, hogy a kolonizáció mértékében, sikerében és a kialakuló közösség összetételében elsődlegesen a szikla átfordulása a



22.TA5/1. ábra. Mesterséges „sziklák” hullámverés általi felfordításának valószínűsége a tömegük függvényében. A tömeg arányos a felfordításhoz szükséges erővel. N = newton [Sousa (1979a) nyomán módosítva].

fontos tényező és nem a felülete, Sousa külön kísérletet végzett. Kb. 49 N erővel átfordítható hasonló felületű sziklákat lerögzített úgy, hogy nem fordulhattak át, másokat átfordíthatott a hullámverés. Az *Ulna* sp. csaknem kétszer annyi felületet borított a rögzített sziklákon, mint az átfordulókon.

22.TA6 VITÁK A „KÖZEPES GYAKORISÁGÚ ZAVARÁSRÓL”

A természetben az ökológiai jelenségeket jelentős megvalósulási variációval tapasztaljuk, ezért az újszerűségük korában megfogalmazott definíciók később Prokrusztész-ágnak bizonyulnak. Így történt ez a közepes gyakoriságú zavarás (KGyZ) esetében is. Több kutató teljes elvetését, mások feltétlen megtartását javasolják. Fox (2013) szerint az unimodális görbe előfordulási gyakorisága miatt majdnem fikció (116 áttekintett vizsgálat közül csak kevesebb, mint 20%-nál jelent meg a fajdiverzitásra nézve [Mackey és Currie 2001]), valamint a feltételezett létrehozó mechanizmusok logikailag hibásak és nem is predikálják az összefüggést.

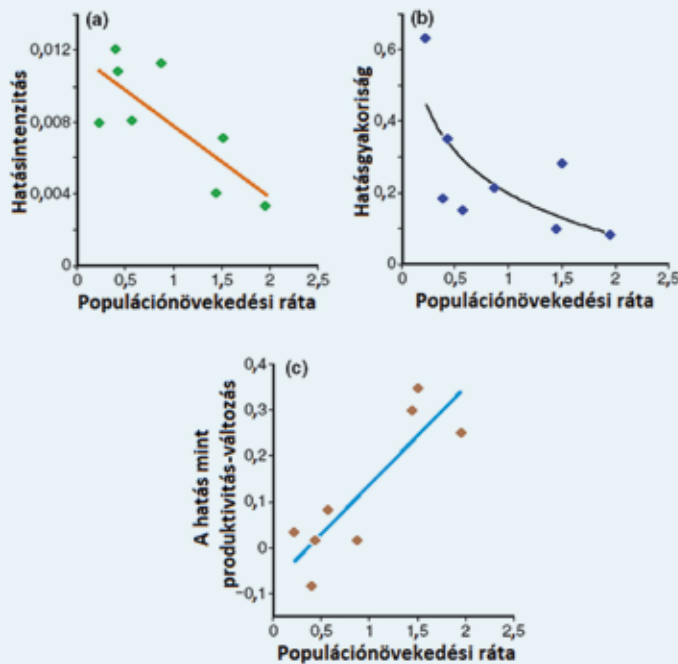
Ezzel szemben Sheil és Burslem (2013) fontosnak és hasznosnak tartja és az unimodális összefüggésekről azt állítja, hogy azok nem szükségszerűek, nem általánosak, mindössze lehetséges mintázatok. Ugyanezt a kérdést járják körül Miller és mtsai (2011): emelkedő, csökkenő és U-alakú fajgazdagság görbék egyaránt előfordulnak, ezek gyakorisága sem különbözik az irodalmi munkákban. A klasszikus unimodális összefüggés háttérben más állhat, például koegzisztenciális mechanizmusok modellezésével is előállítható, ha különböző hatáserekségeket és -gyakoriságokat vesznek figyelembe.

Mindkét oldal kiemeli, hogy a fajok versenyképessége és kolonizációs képessége között negatív összefüggés van. Abban azonban jelentős variáció mutatkozik, hogy az egyes fajoknál milyen szoros ez a kapcsolat és ebből fakadóan ennek milyen eredménye lesz a fajgazdagságra. Ha az abiotikus vagy biotikus hatás túl gyenge és ritkán jelentkezik, akkor nem keletkezik elegendő hely a kolonizációhoz, ha túl gyakori és erős, akkor a jó versenyképességük sem képesek megtelepedni. Nyilván kell lennie egy olyan gyakoriságú és erősségű hatásnak, amely a viszonylag stabilis koegzisztenciát lehetővé teszi és a maximális diverzitást biztosítja. Ez közösségek között jelentősen eltérhet, ami alapja lehet a KGyZ-t övező vitáknak. Egy további fontos megállapításban is mindenki egyetért: a KGyZ nehezen értelmezhető mobilis szervezetek (állatfajok) esetében és talán ez magyarázza, hogy leggyakrabban a szárazföldi növényekkel végeztek ilyen vizsgálatokat.

Más felfogást tükröz Bond és de Wilgen (2012) elképzelése, akik a tűz hatását tanulmányozták, ezért a maximális fajgazdagságot a periódusokban visszatérő tüzek által alakított élettartamoknak tulajdonítják. A sűrűn jelentkező tüzek után kezdetben alacsony a fajgazdagság mert, ahogy azt láttuk a 22.2.1 pontban, a magról fejlődő (seeder) fajok ugyan elpusztulnak, de a magvaik hamar kicsíráznak és a magoncok gyorsan fejlődnek, míg az újrarahajtok késve jelennek meg. Ha a tüzek közötti időszakok hosszúak, akkor néhány faj élettartama meghosszabbodik és jelentős méretű magbank keletkezik. A legnagyobb fajgazdagság tehát valahol a közepes gyakoriságú tüzek esetén jelentkezik. A közepes gyakoriságú tüzek és a maximális növényi produkció kapcsolatát lásd 22.TA2.

Az unimodális görbe létrejötté függhet a közösségi produkciótól is (Haddad és mtsai 2008). Ezt az magyarázhatja, hogy az erős kompetitorokat segíti a nagyobb produkció, a különféle hatások pedig a gyengébbeket. Emiatt azt várjuk, hogy az előbbieket nagyobb hatásokat képesek elviselni és gyorsabban is térnek vissza a korábbi állapotba. Ezt a feltételezést a kutatók baktériumokkal táplálkozó egysejtűeknél mikrokozmoszokban vizsgálták, amelyet *Coleps*, *Colpidium*, *Cyclidium*, *Euglena*, *Euplotes*, *Paramecium* (két faj) és *Spirostomum* genusok fajaiból létesítettek. A hatások intenzitását és gyakoriságát változtatták. A tűz vagy árvíz analógiájára feltételezték, hogy a hatások először a denzitást csökkentik, de a tápanyagok elérhetőségét biztosítják, mert ezeket visszajuttatják a rendszerbe. Az intenzitást az egysejtűek denzitásának változtatásával érték el (0, 50, 89 és 98%-kal csökkentették az egyedszámot), a gyakoriságot pedig ezek 3,5 vagy 14 naponkénti ismétlésével. A produkcióra gyakorolt hatást a tápanyagszint változtatásával végezték. A kísérletek 30-120 generáción keresztül folytatódtak. Kontrollként olyan mikrokozmosz szolgált, amelyben a fenti hatásokat nem alkalmazták. Eredményeik szerint a fajgazdagság minden esetben csökkent, akár az intenzitást, akár a gyakoriságot vagy a produktivitást változtatták. A hatások között azonban kapcsolat volt: például az intenzitás és a produktivitás változtatása együtt nagyobb csökkenést okozott a fajgazdagságban, mint a hatás gyakorisága. Amikor azonban az intenzitást növelték, akkor a gyakorisággal együtt már lényegesen nagyobb csökkenés mutatkozott a

fajgazdagságban. A hatások legérzékenyebben a populációnövekedési rátát érintették (22.TA6/1. ábra). Azok az egysejtűfajok voltak sikeresek ebben a háromváltozós rendszerben, amelyek



22.TA6/1. ábra. Egysejtűfajokat tartalmazó mikrokozmosz válasza (a) a hatásintenzitásra (azaz denzitáscsökkenésre), (b) a hatásgyakoriság változására (azaz „zavarás” 3,5 vagy 14 naponként) és (c) a produktivitás változtatására (magas, illetve alacsony tápanyagszint). A függőleges tengelyen a magasabb értékek nagyobb tápanyagszint csökkenést jelentenek. Minél magasabb a populációnövekedési ráta, annál kisebb következménnyel jár a hatások változtatása. Az egyes pontok az ábrán a mikrokozmosz egysejtűfajait jelentik. Jelentős különbségek vannak a fajok egyedi válaszaiban [Haddad és mtsai (2008) nyomán módosítva].

magas populációnövekedési rátával rendelkeztek. Unimodális görbe nem jelentkezett. A feltételezésekkel ellentétben, a versenyképesség nem volt elegendő a fajok tartós fennmaradásához, mert az egyébként erős versenyképességű fajok nem voltak képesek növekedni a sztochasztikusan bekövetkező alacsony produktivitás mellett. A vizsgálat kiemeli az egyedi sajátosságok fontosságát.

22.TA7 A HERBIVORIA MINT „ZAVARÁS”

A fajgazdagságra gyakorolt hatás

A specialista herbivor a növényi versenyt közvetlenül befolyásolja azzal, hogy a versengő fajok valamelyikét kedveli. A *Tipula paludosa* (Diptera, 16/7. kép) lószúnyogfaj kedveli az angolperjét (*Lolium perenne*, Poaceae) a réti lórom (*Rumex obtusifolius*, Polygonaceae) ellenében. A *Tipula*-lárvák rágása a gyökéren szignifikánsan csökkentette az angolperje szárazanyagában mért tömegét, ha

monokultúrában termesztették. Ugyanakkor növelték az angolperje versenyképességét a réti lórommal szemben, mert a megrágott perje intenzívebb gyökérnövekedést mutatott. Ez relatív abundancia változáshoz vezethet, ami a lószúnyogfajnak kedvez (Ramsell és mtsai 1993).

Hasonló módon változtatta meg a herbivoria a növények közötti versenyt két vízi gyom, a közönséges vízijácint (*Eichhornia crassipes*) (6/34. kép) és az úszó kagylótutaj (*Pistia stratiotes*) között. A vízi gyomok elleni biológiai védekezés céljára felhasznált monofág (*Neochetina bruchi*) a domináns vízijácint-



22/30. kép. Úszó kagylótutaj (*Pistia stratiotes*, Araceae), monokultúrát képezve átalakítja a trofikus dinamikát © A. Hussner, doi: 10.1111/epp.12429

tot kedveli, ezáltal csökkenti versenyképességét (Center és mtsai 2005). Ezek a hatások egyben megváltoztatják a közösség szerkezetét is (lásd alább).

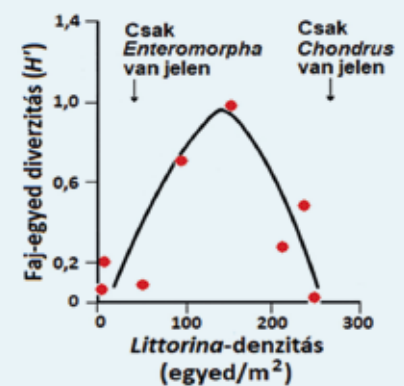
Nevezetes példa a *Littorina littorea* parti csiga diverzitásvölgző növényevése (Lubchenco 1978), mellyel az árapály zóna hat



22/31. kép. Vízijácint ormányos (*Neochetina bruchi*, Curculionidae) © CSIRO

óránként elöntött, majd visszamaradó vízfoltjaiban hét zöld-,

öt barna- és három vörösalgafaj jelenlétét biztosítja. Lubchenco először meghatározta a csigák táplálkozási preferenciáját laboratóriumban, választási tesztek segítségével, nyolc zöld-, 14 barna- és 15 vörösalgafaj bevonásával. A csigák hat zöld-, négy barna- és két vörösalgafajt kedveltek, ezek között is főként az *Enteromorpha* [jelenleg *Ulva*] *intestinalis* zöldalgafajt. A *Chondrus crispus* vörösalgát viszont nem fogyasztották. Mindkét faj dominánssá válik a pocsolyákban jelen lévő csigák egyedszámától függően, külön-külön. A kapott diverzitás görbe egycsúcsú (22.TA7/1. ábra), mert amennyiben az említett



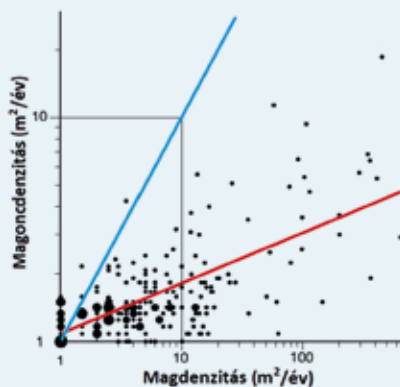
22.TA7/1. ábra. Az árapály zónában a dagály után visszamaradó pocsolyák alga-diverzitásának változása, ha a *Littorina littorea* csigafaj is jelen van különböző denzitásokban. Középes *Littorina*-denzitás mellett legnagyobb az algák faj-egyed diverzitása, amelyet a Shannon index H' értéke fejez ki. A „Csak *Enteromorpha*” megjegyzés azokra a pocsolyákra vonatkozik, melyekben nagyon alacsony denzitásban, vagy egyáltalán nincs *Littorina*, ezért a zöldalgák uralkodnak. A „Csak *Chondrus*” pedig azt az állapotot jelöli, amikor a *Littorina*-denzitás olyan magas, hogy gyakorlatilag csak a számkra ehetetlen vörösalgák vannak jelen [Lubchenko (1978) nyomán módosítva].

pocsolyákat a csigák nem kolonizálják, akkor a zöld alga a többi algafajt kiszorítja. Ha viszont sok *Littorina littorea* van jelen, akkor mindössze egyetlen vörösalgafaj (*Cbondrus crispus*) marad meg, mert azt a csigák nem kedvelik.

Azok, akik szerint a herbivorok befolyásolják a közösségek szerkezetét és fajgazdagságát (Kempel és mtsai 2015) elsősorban a növényi növekedés és a herbivorok elleni védelem közötti negatív kapcsolatra alapozva érvelnek (10. és 15. fejezetek), vagyis a herbivorok preferenciája lényeges elemmé válik. A változás lényege az, hogy egy nem kedvelt növényfaj nem a versenyképessége folytán válik dominánssá, hanem mert a herbivorok nem fogyasztják kémiai védelme következtében. Például a juhok elkerülik a *Festuca*, *Molinia*- és *Agrostis* fajok foltjait, ezáltal ezek egyre kiterjedtebbé válnak, a preferált fajok pedig fokozatosan kiszorúlnak a legelőkről. Ez egyben kompozicionális változást is jelent (lásd alább). Mások kétségbe vonják a herbivorok erős, folytonos hatását a vegetációra. A hatás bizonyítására általában kizárásos kísérleteket végeznek: ekkor egy adott területet elzárnak a herbivorok elől és ennek jellemzőit hasonlítják össze olyan területtel, amelyhez a herbivorok hozzáfértek. Cadenasso és mtsai (2002) ilyen területek vegetációs borítottságát és fajgazdagságát követték nyomon egy hosszútávú kísérletben (New-Brunswick, Kanada). Ezek a jellemzők azonban nem változtak a növényevő szarvas, nyúl és pocok kizárásának hatására. A két terület között az egyetlen szerkezeti változás a növényfajok egyenletességében volt.

A növényi közösségek fajgazdagsága növekedhet is a herbivorok hatására.

Emésztőrendszeri hatás. Közismert, hogy sok herbivor faj emésztőrendszerén áthaladó magvak csírázási képessége megmarad, esetenként még növekedik is (pl. leguánok, bóbítás és törpe antilopok). A testszórzenen, patákon és egyéb testfelszínen szállított termések és magvak, valamint az ürülékkel visszajuttatott magvak csírázása gyakran az egyetlen útja a vegetáció regenerálásának. Hollandiában, tehén ürülékből 35, üregi nyulak ürülékéből pedig 12 növényfajt neveltek ki üvegházban. Az ürülékkel szétszórott magvak mennyisége is tekintélyes. A nyúl nagyobb méretű csupasz talajfelületeket képez, melyek pe-remén az ürülékben



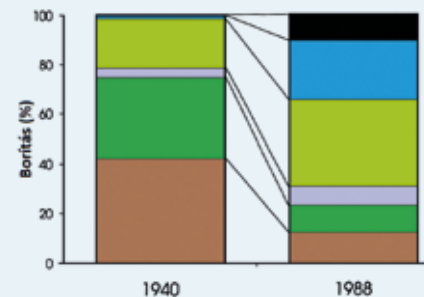
22.TA7/2. ábra. A Panamában honos *Trichilia tuberculata* (Meliaceae) faj mag- és magondenzitásának korrelációja (vörös vonal) és az elméletileg várt korreláció (kék vonal). Látható, hogy a magondenzitás egy nagyságrenddel kisebb, ami igen erős negatív denzitásfüggő mortalitást jelez. Ennek ellenére a lehullott magvak denzitásának növekedésével a magoncok denzitása is emelkedik. A nagyobb pontok ugyanarra a helyre eső több észlelést jelentenek. Mindkét tengely logaritmikusan beosztású [Harms és mtsai (2000) nyomán módosítva].

még életképes magvakból a növénytakaró regenerációja történhet (Bakker és Olff 2003).

Denzitásfüggő hatások. Rovarok és emlősök magpredációja, a patogének, és a verseny lényegesen növelik a vegetáció fajgazdagságát a Janzen–Connell-féle hipotézist (6.TA1) támogató helyzetben. Lényege, hogy az anyanövény közvetlen közelében a legmagasabb a propagulumok száma és ennek következtében a mag- és magoncmortalitás. Ilyen denzitásfüggő mortalitást mutat a Panamában honos *Trichilia tuberculata* (Meliaceae) trópusi faj (22.TA7/2. ábra). A felszabaduló mikrohelyekre más fajok telepednek be („ritka faj előnye”). Többen (Harms és mtsai 2000, Paine és Beck 2007, Metz és mtsai 2010, Bagchi és mtsai 2014) denzitásfüggő mortalitás miatt megnövekedett fajgazdagságot mutattak ki különböző trópusi területeken. Wright (2002), Bagchi és mtsai (2010) és Terborgh (2012) pedig ezt a jelenséget tekintik a trópusi hiperdiverzitás fenntartójának. Ez a legelésre is vonatkozik és a fajösszetételben hoz létre változásokat, mert a legelést jobban toleráló fajok jelennek meg (Sala 1988).

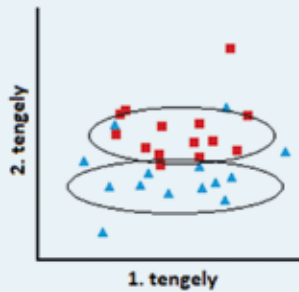
A vegetációszerkezetre gyakorolt hatás

A szerkezeti változások egyik gyakori típusa az architektúrális komplexitás (10.2.1) megváltozása, ami további átalakulást is okozhat az arra érzékeny közösségekben. Például a part menti mangrove (*Rhizophora mangle*) szigeteken Belize-n, két cincérfaj (*Ceram-bycidae*) lárvái az ágakban fejlődve az elágazásokat kb. 50%-kal csökkentették, míg más levélragó herbivor rovarfajok a lombot csak < 6%-kal. A mangrove nem rendelkezik kéreg alatti rügyekkel az újrahajtáshoz, ezért lombzati hiányok keletkeznek az állományban, és ez az egész mangrove ökoszisztémát érintheti (Feller 2002). A nagy testű emlősök legelésének hatása mögött bonyolultabb háttér folyamatok is rejtőznek, például a talajfelszín nagyobb százalékban éri a fényspektrum vörös része, ami szerkezeti változásokat (több elágazást, azaz fűcsomó képződést) indukál (Sala 1988). Közismert, hogy a hódok (pl. eurázsiai hód, *Castor fiber*, *Castoridae*) szembe- tünő szerkezeti és összeté- telbeli változásokat okoznak a vegetációban a vízfolyások eltorlaszolásával, a vízszint megemelé- sével és területek elárasztásával (22. TA7/3. ábra).



22.TA7/3. ábra. Hódok által közel 50 év alatt okozott vegetációs változások Minnesotában (USA). Barna = lombhullató, zöld = fenyőfélék, halványlila = *Erica*-félék, világoszöld = lágyszárú fajok, kék = nyílt vízfelület és fekete szín = elpusztult faanyag. Az adatok egy 3600 ha-os terület borítottsági százalékában kifejezve [Johnston (1995) nyomán módosítva].

Fajkompozícióra gyakorolt hatás



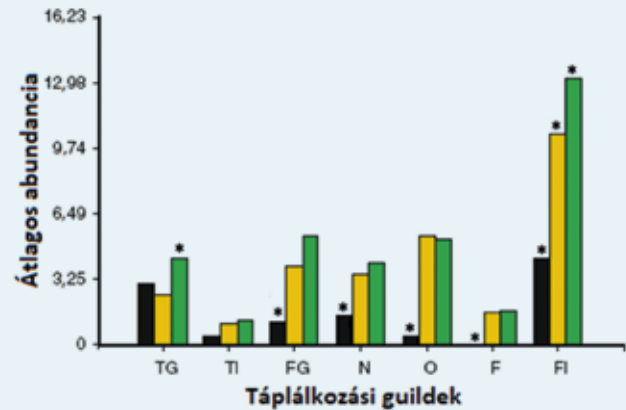
22.TA7/4. ábra. 14 nyitott (kék háromszögek) és 14 kizárásos (piros négyzetek) parcella vegetációjának fajösszetétele szignifikánsan elkülönült egy hét évig tartó kísérletben, Ausztráliában. A kizárt gerinces herbivorok: kazuár, talegallatyúk, avarjáró madarak, kenguru, rágcsálók voltak. Az ábrán az ordinációs analízis (PC-ORD) eredménye látható [Theimer és mtsai (2011) nyomán módosítva].

azonban a fajgazdagság kisebb volt a nyitott területekéhez képest. Hét év után az adatok ordinációs elemzése (22.TA7/4. ábra) szignifikáns elkülönülést mutatott a kontroll és a kizárásos terület fajösszetételében, ellenben a faj–egyed diverzitásban nem volt különbség.

A nagytestű herbivorok kiemelkedő szereppel bírnak a szukcesszionális folyamatokban. Egy általános modell szerint a korai szukcessziót visszafoghatják, a késői szakaszt gyorsíthatják. Ennek hátterében növényi és herbivor sajátosságok és szoros visszacsatolás állnak. A korai szukcessziós stádiumokban gyakoriak a gyorsan növekedő, magas tápértékű, kevésbé védett és rövid élettartamú szervekkel (pl. levél) rendelkező növényfajok, amelyek kompenzatórikus növekedéssel reagálnak a növényevők táplálkozására (pl. fűfajokat legelő antilopok). És bár a herbivorok jelentős nettó primer produkciót (NPP) fogyasztanak el, de ürülcük nagy mennyiségű és gyors dekomponáláson megy át, ami elősegíti a vegetáció növekedését. A késői szukcessziós fázisban lassú növekedésű, jól védett, csekély tápláló értékkel és hosszú élettartamú szervekkel (pl. fás szár) rendelkező növényfajok uralják a közösséget, melyek nem kompenzatórikus növekedéssel válaszolnak a herbivorok (pl. jávorszarvas) táplálkozására, hanem inkább az elágazások száma növelésével. Az elfogyasztott NPP viszonylag alacsony, a herbivorok ürülcéke kevesebb, így a lebomló szerves anyag mennyisége kisebb és a bomlás sebessége is lassabb. A talajban csekély a mineralizáció, jelentős a C-szekvesztrálás és viszonylag kevés tápanyag jut vissza a ciklusba. A legelő herbivor lassíthatja, viszont a csipegető elősegítheti a szukcessziót (Bardgett és Wardle 2003). Természetesen eltérő ökoszisztémákban kell elképzelnünk a leírtakat, az elsőt például egy szavannán, a másodikat tajgaerdőben, továbbá sok részlet módosíthatja a fenti vázlatos és szélsőségekre épített képet.

22.TA8 TÜZEK GYAKORISÁGA ÉS A FAJGAZDAGSÁG

A Serrano-hegység (Argentína) erdőiben végzett vizsgálatban három tűzgyakorisági fokozat mellett figyelték a madárguldek jelenlétét. A tüzeket követően a fajgazdagságot 25 ha-os mintaterületeken becsülték. A tűz fokozatait az addig előforduló tüzesetek száma jelentette: a leggyengébb fokozatban 60 év alatt egy, közepesen három és a magas gyakoriságúnál sok (csak az utolsó 10 évben hat) tüzeset volt. Összesen 53 madárfajt regisztráltak. A gyakori tüzek esetében, melyek során a felégett erdő kaszálórétté változott, 17 generalista és nyílt élőhelyet kedvelő faj, a közepes gyakoriságúknál 47 erdei és generalista faj, a legritkább tűzfokozatnál pedig 41 erdei faj volt jelen, és a guldek is itt maradtak meg (Albanesi és mtsai 2014). Az egyes megfigyelt táplálkozási guldekbe sorolt fajok abundanciája pedig a 22.TA8/1. ábra szerint oszlott meg. Megjegyezzük, hogy



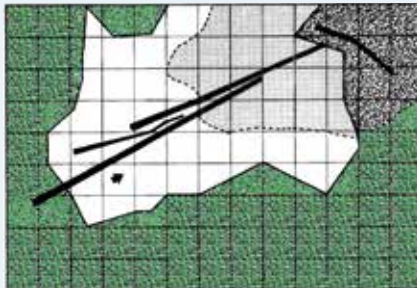
22.TA8/1. ábra. Táplálkozási guldekbe sorolt madárfajok átlagos abundanciája különböző gyakorisággal égetett erdőrészekben, Argentínában. A fekete oszlopok sokszor, a sárgák háromszor, és a zöld oszlopok egyetlen alkalommal égetett területen végzett felmérések eredményei. Az egyes táplálkozási módok: TG = talajon kereső magevő, TI = talajon kereső rovarevő, FG = lombozaton kereső magevő, N = nektárfogyasztó, O = mindenevő, F = légykapó és FI = lombozaton kereső rovarevő. A csillagok szignifikáns különbségeket jelölnek egy-egy táplálkozási módon belül, a különböző égetési rezsimok között [Albanesi és mtsai (2014) nyomán módosítva].

az ábrán „O”-val jelzett, „omnivor” (mindenevő) guildnek nincs értelme túlságosan széles jellege következtében, ui. a többi guildet specifikus helyeken, táplálékukat hasonló módon kereső fajok képezték.

22.TA9 FOLTKÉPZŐDÉS ÉS FOLTDINAMIKA

22.TA9.1 Hiányfoltok keletkezése

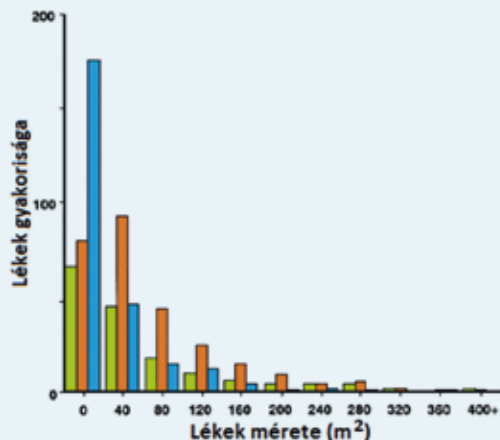
Legalább kétféle foltot különböztethetünk meg: hiányfoltot, amelyet valamilyen hatás élőlényektől többé-kevésbé mentessé tett és



22.TA9/1. ábra. Hiányfoltok (lékek) képződésének sematikus rajza. A panamai esőerdőben kidőlt fák további kisebb fákat is magukkal rántanak (vastag fekete vonalak). A dőlés irányát a nyíl mutatja, a fehér terület a keletkezett lék, amely mentes a vegetációtól és ahová a napfény behatol. A szaggatott vonal a letört lombzapotot és egyéb részeket fogja közre (szürke és fekete árnyékolás). A hálózat 2x2 méteres négyzetekből áll. A lombzapot által létrehozott lék akár 1000 m² is lehet [Brokaw (1985) nyomán módosítva].

mely a magas életkor, villámcsapás és az erős szelek együttes hatására történhet. Lékek nemcsak gyökerestől kifordult fák nyomán keletkezhetnek, hanem törés útján is. A ledőlt fa törzse és lombzata nyomvonalában – a fa méretétől és az állomány sűrűségétől függően – hiányfolt keletkezik a talajon (átlagosan 30 m², de elérheti az 1500 m²-t is), és az addig többé-kevésbé összefüggő lombzaton is (22.TA9/1. ábra).

A lékek gyakorisága természetesen összefügg méretükkel; a kis méretűek nagy számban, folyamatosan keletkeznek (22.TA9/2.



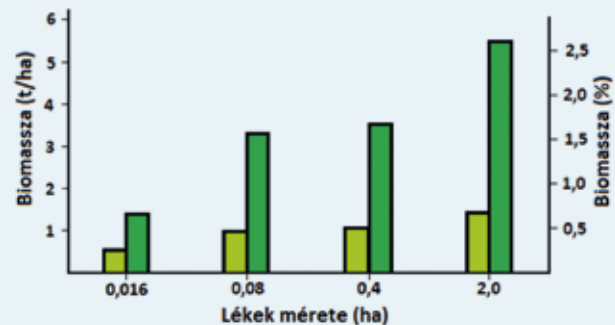
22.TA9/2. ábra. Hiányfoltok (lékek) méretének eloszlása Japán különböző típusú erdeiben. A zöld színű oszlopok a meleg-mérsékelt (örökzöld, széles levelű), a narancssárga színűek a hideg-mérsékelt (lombhullató, széles levelű) és a kékek a szubalpin (örökzöld, fenyő) edőkben keletkező lékek számát mutatják [Yamamoto (2000) nyomán módosítva].

ábra). Az átlagos lék méretek az ábrán feltüntetett sorrendben 77, 92 és 43 m² volt (Yamamoto 2000). Az Appalache-hegység (USA) erdőiben a fák 0,5-2%-a dől ki évente és a rotáció, azaz az ugyanott keletkező lékek közötti idő, 50-200 év. Egy két ha-os léken a napfény három kJoule/cm²/nap értéket is elérhet. A biomassza

már elfoglalt, valamilyen fejlődésen átment (pl. közösség kialakulása), esetleg egyensúlyi állapotban lévő foltokat. A hiányfoltokon zajló jellegzetes folyamat annak benépesülése, a már elfoglalt foltokba pedig immigráció vagy invázió útján lehet bejutni. Ebben a pontban a hiányfoltokkal foglalkozunk.

Az erdei élőhelyeken a hiányfoltok, rések vagy lékek (gaps) keletkezésének leggyakoribb természetes folyamata a fadólés,

gyors növekedésnek indul és egy ugyancsak 2 ha-os léken a második évben 5 t/ha-ra növekedhet (22.TA9/3. ábra) (Phillips és Shure 1990.).



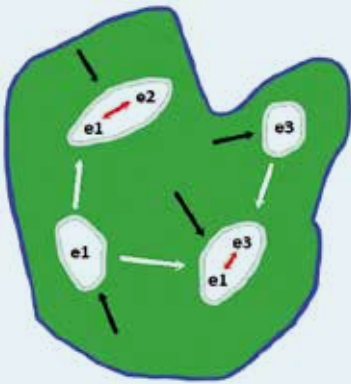
22.TA9/3. ábra. Lábon álló biomassza mennyisége különböző méretű erdei lékek esetében az Appalache-hegységben. A vizsgálat két évig tartott: az első évet a világos, a másodikikat a sötétzöld színezés jelöli. A jobboldali függőleges tengely a biomasszát a klímá állapotú erdő hektáronkénti biomasszájának százalékában fejezi ki (214 t/ha) [Phillips és Shure (1990) nyomán módosítva].

A fadólés rendszerint nem távolítja el a talaj szerves anyag rétegét, ezért másodlagos szukcesszió indulhat meg a folton. A ledőlt fa nagyrészt összezúzza a lágyszárú és kevésbé fás fajokat, azonban a résen keresztül behatoló napfény meggyorsítja az eddig allelopátiás hatás vagy árnyékolás következtében elnyomott propagulumok fejlődését. Hiányfoltok nemcsak az erdőben keletkeznek, hanem minden más élőhelyen is. A vízi rendszerekben, az árapály zónában a hullámverés, a téli hónapokban a jég stb. okozza.

Sok propagulum hiányfoltok nélkül nem képes kicsírázni és kolonizálni a területet. A hiányfoltok benépesülésének egyik módja a propagulumok diszperziója a foltokba. A másik lehetőség – elsősorban kisméretű hiányfoltok esetében – a folt széléről történő benövekedés.

22.TA9.2 Foltdinamika

A foltok keletkezése a természetes, nyitott, nem-egyensúlyi rendszerekben folyamatos (elpusztult egyedek, külső hatások), a foltok mozaikosan rendeződnek el. A foltokat az egyedek diszperziója köti össze, a foltokon belül pedig intra- és interspecifikus verseny zajlik. A hiányfoltok keletkezését és benépesülését foltdinamikának nevezzük. A folt sikeres kolonizációjának több feltétele van: a folt helyzete (fény, víz, árnyék stb.), a felülete (sziklás, talaj, egyéb), mérete a kolonizáló egyedhez képest, az alakja (elnyújtott vagy kör alakú) stb. A foltok az ún. fugitív („menekülő”) fajok számára is biztosítják a regionális fennmaradást. Ezek rossz kompetitorok, de jó diszperziós képességgel rendelkeznek, ezért általában sikeresen kolonizálnak egy frissen keletkezett foltot, majd egy ideig együtt élnek más betelepülő fajokkal. Amint a versenyképesebb fajok száma növekedik, a fugitív fajok kiszorulnak és egy újonnan keletkezett foltot kolonizálnak [lásd még Diamond incidencia függvényeit (21.2)].






22.TA9/4. ábra. Yodzis sejtmodelljének elméleti vázlata. A zöld terület egy erdő, amelyben a lékek (hiányfoltok, „sejtek”) véletlenszerű méretben és helyeken keletkeznek. A foltokban egyedek (e1, e2, e3) találhatóak, amelyek képesek másik foltba eljutni (fehér nyilak) és ott Lotka–Volterra-féle modell szerinti interspecifikus versenybe lépni egymással (piros nyilak). A fekete nyilak a sejteket létrehozó hatásokat szimbolizálják.

Yodzis (1986) két alapvető modellt különböztetett meg: (1) dominancia- és (2) alapítómodellt.

A dominanciamodellel az interspecifikus verseny és niche-differenciáció segítségével próbálja leírni az adott foltba történő betelepülést és a kialakuló fajösszetételt. Yodzis sejtmodellnek nevezte, mert a foltokat sejtekhez hasonlította, amelyek között diszperzió zajlik. A sejtekben lévő egyedek között a különféle kölcsönhatások (pl. verseny) az ismert Lotka–Volterra-modellek szabályai szerint folynak (22.TA9/4. ábra). A dominanciamodellel szerint a kevésbé jó kompetítor fajok veszítenek a jobb versenyzőkkel szemben, a foltot érő zavarások pedig, gyakoriságuk és erősségük függvényében, különböző fajgazdagsági szinteket tartanak fenn.

Az alapítómodell feltételezi, hogy valamennyi résztvevő egyformán jó kompetítor, valamint jó kolonizációs képességgel rendelkezik. Versenyképességük a korlátozott számú biztonságos folt elfoglalásában fontos. Minden betelepülő faj egyúttal alapító is, mert az elfoglalt területet a faj adott egyede az élete végéig megtartja, onnan verseny formájában kiszorítani nem lehet. A tulajdonos rendszerint ragadozás vagy betegség áldozatává válik. A mortalitás különösen nagy azon egyedek között, melyek még nem foglaltak territóriumot. Yodzis (1979) szerint az ilyen közösségekben külső hatások hiányában egy ún. kolonizációs egyensúly alakul ki. Ebben valamennyi faj jelenléte teljes mértékben véletlenszerű és ez térben, a foltok között is random eloszlást eredményez. A modell egy változata, az ún. lottómodell, azt hangsúlyozza, hogy a szaporodás és túlélés szempontjából biztonságos helyek véletlenszerűen válnak szabaddá. Ennek az a következménye, hogy egy nagy fajszámú (azonos kompetíciós képességgel rendelkező) közösségben szintén többé-kevésbé véletlenszerűen foglalja el egy faj a szabaddá váló helyet. Ezt tükrözi az ausztráliai Nagy-korallzátony egyik részén végzett felmérés is (Sale 1975). A nagy fajgazdagságú helyen a Pomacentridae családba tartozó herbivor halfajok egyenként kb. két m²-nyi területet tartanak fenn. Három faj helyfoglalási valószínűségét a 22.TA9/1. táblázat mutatja, ami közelít a véletlenszerű helyfoglaláshoz. Szintén a Nagy-korallzátonyon végzett vizsgálatban Munday (2004) azt találta, hogy két, a *Gobiodon* genusba tartozó, halfaj esetén bármelyik faj eltávolítása a másik faj egyedszámának növekedéséhez vezetett. A fajok ökológiai igényei nagyon hasonlóak, fontos azonban, hogy az egyedszámok

22.TA9/1. táblázat. Az ausztráliai Nagy-korallzátony területén élő Pomacentridae halcsalád három fajának lecserélődési valószínűsége a territórium foglalása során. Az adatok alapján a lottómodell érvényessége feltételezhető, mert véletlenszerű a helyek betöltése [Sale (1975) nyomán módosítva].

	A helytulajdonos halfaj, amelyek elpusztul	A faj, amely a helyet elfoglalja		
		EA	PL	PW
 <i>Eupomacentrus apicalis</i> (EA)		9	3	19
 <i>Plectroglyphidodon lacrymatus</i> (PL)		12	5	9
 <i>Pomacentrus wardi</i> (PW)		27	18	29

lényegesen nem különböznek sem juvenilis, sem kifejlett korban. A feltétel az együttélésre az, hogy az ökológiai környezet kismértékű változása egyszer az egyik, másszor a másik fajnak kedvez térben vagy időben.

A fenti modellek kidolgozásakor még nem nyertek olyan általános érvényességet a metapopulációs modellek, mint manapság. A foltdinamikai és a metapopulációs modellek hasonlóak, de nem teljesen azonosak. Az előbbi a foltokban zajló folyamatokat vizsgálja, miközben a folt maga is változik. Az utóbbi a foltokat változatlanak tekinti, azok üresek vagy foglaltak és csak két folyamat, kolonizáció, vagy kihalás zajlik (23.3.1).

Szeretnénk a figyelmet felhívni arra, hogy a foltdinamikáról ma már nem beszélhetünk Hubbell neutrális elmélete nélkül (21.3.2 és 23.TA2). Hubbell (2001) szerint a hiányhelyeken megjelenő fajösszetétel nem megjósolható még pionír fajok esetében sem és azok a hatások, amelyek miatt a hiányhelyek tér–időben variációt mutatnak, nem magyarázzák meg a fajgazdagság variációját.

A környezet foltosságának kialakulásához azonban nemcsak abiotikus hatások, hanem élő szervezetek, mindenekelőtt gerinces állatok hozzájárulása is kell. Ilyenek az üregek és bűvőhelyek készítése, magvak, termések lokális felhalmozása, amiből később vegetációfoltok keletkezhetnek. Különösen szembeűnő ez csoportosan élő fajok esetében (üregi nyulak, préri kutyák). A kihordott talajfelszínen tipikusan egynyári növényfajok jelennek meg, évelők csak hosszabb idő után. Mindez nagyfokú környezeti heterogenitást eredményez.

22.TA10 ABIOTIKUS ÉS BIOTIKUS BOLYGATÁSOK LÉPTÉKFÜGGÉSE

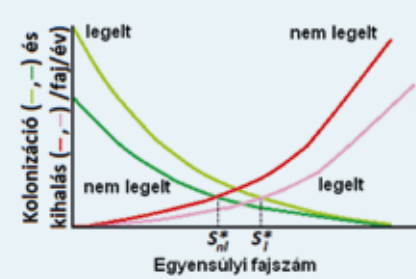
Az abiotikus és biotikus bolygatásoknak tér–idő léptéke van. A térbeli lépték a hatás nagyságrendjét, kiterjedtségét jelenti, mely az erejével kapcsolatos, az időbeli pedig a tartósságra és a periodikusságra vonatkozik. Más térbeliséget érint egy hatás, melynek eredménye egy letört ág és mást egy hurrikán.

A hatások időléptéke néhány perc és éves nagyságrenden mozog, szabályos és szabálytalan időközökben. **Az ökológiai rendszerek egymásbaágyazott foltmozaikok (7.4.2)**, és mint ilyenek, kényelmessé teszik a hatások foltléptékű vizsgálatát. Ez nem zárja ki a tájléptékű vizsgálatokat sem, mert a foltok és a közösséget alkotó élőlények fizikai méretét is figyelembe kell vennünk. Más léptéket kell alkalmaznunk, ha egy elefántcsorda fatördelő aktivitását tanulmányozzuk a szavannán, vagy amikor a gyepek egy dm²-es hiányfoltjában egy efemer növényfaj magbankját vizsgáljuk. Mindkettő folt, bár más méretű és az abiotikus és biotikus hatások másként érintik az ott található közösséget. Valószínű, hogy a nagyobb foltokban alacsonyabb variabilitást tapasztalunk, mint a kisebbekben. A foltokban található fajok a folt méretétől függően válaszolnak a hatásokra.

A nagy kiterjedésű és jelentős hatások (pl. tűz) léptékfüggő variációt mutatnak. Regionális léptékeken ugyanazon erdőtüpusban például az átlagos tűzintervallum és a tüzek súlyossága növekedik magasabb szélességi körök felé haladva. Tájléptékeken a változatosság a térbeli magassággal, topográfiával és a vegetáció típusával jelentkezik. Például a topográfia variációs hatása az, hogy az északi és keleti fekvésű területek ritkábban kapnak lángot, mint a déliek és nyugatiak, ami nyilván az utóbbiak szárazabb állapotával és az uralkodó széliránnyal kapcsolatos. Lokális (állomány) léptékeken elsősorban az éghető anyag felhalmozódási mértéke, az ágak mérete és nedvességtartalma a döntő (Romme 2006).

Syms és Jones (1999) Új-Zéland partvidékéhez közel, 6-12 m mélységű, mérsékelt hőmérsékletű tengervízben élő halfajok guildjeinek perzisztenciáját és rezilienciáját vizsgálták egy nagyságrendnyi különbséget átfogó léptékű kvadrátokon alkalmazott külső hatásokkal direkt (halfaj eltávolítás) és indirekt (makroalga eltávolítás) formában. A halfajok a Tripterygiidae családba tartoztak. A víz alatti szirteket a *Ecklonia radiata* (Laminaria) barna alga kolonizálta, ahol a makrogerinctelenekkel táplálkozó kisméretű halak 0,25-1,2 m²-es territóriumokat tartottak fenn. A külső hatásokat négy, 25 és 100 m²-es négyzet alakú foltokban (hat-hat ismétlés) alkalmazták. A kezdeti (alap) abundanciák megállapítása után a halakat a kvadrátból eltávolították egy éven át, majd felvételezéseket végeztek egy-négy hetenként. A makroalgákat az aljzattal egyszintben levágták. A halfaj összetétel és denzitás a lépték és a hatás jellege szerint változott. A direkt hatást követően a legnagyobb kvadrát hamarosan a kontrollal megegyező képet mutatott. A kisebb kvadrátokban a mozgékonyabb fajok felé tolódott el az összetétel. A denzitások is ezekben változtak a legnagyobb mértékben. Az indirekt hatások lényeges változásokat nem okoztak a 100 m²-es kvadráton, a kisebbekben azonban igen. A kifejlett halak csak néhány méteres, halivadékok viszont nagyobb, 100 méteres léptékben válaszoltak a változásokra. A szerzők azt tapasztalták, hogy a kisméretű (néhány négyzetméteres) lékek újranépesülése a már ott megtalálható fajok további térfoglalásával, vagy a már eddig is jelen lévő propagulumok növekedésével történik. Minél nagyobb lékek felé haladunk, annál valószínűbb a helyi és távolabbról érkező szaporító elemek megjelenése.

A kumulatív fajszámváltozás legeltetett területeken szoros megegyezést mutat az elméleti jóslással, ti. nagyobb fajszámot várunk, mint a nem legeltetett területen, mert az utóbbin verseny alapú fajkizárás várható. A megállapítást a szigetbiogeográfiai kolonizáció és kihalás összefüggés felhasználásával értelmezhetjük. Ezt megerősíti az argentin pampákon végzett kísérlet is (22.TA10/1. ábra). E szerint a legelés hatása léptékfüggő volt: a növényi diverzitás kisebb volt a szarvasmarhákkal legeltetett területeken állományléptékeken (kb. egy ha), mint a kontrollon; viszont, ha foltléptékeken (kb. 5 m-es transzekt mentén) végezték az összehasonlítást, az összefüggés megfordult, vagyis a legeltetett területen ekkor nagyobb volt a fajgazdagság (Chaneton és Facelli 1991). A különböző léptékeken kapott eltérő eredmények magyarázatát a legelő állatok preferenciája és a foltok fajgazdagságának viszonyában kereshetjük.



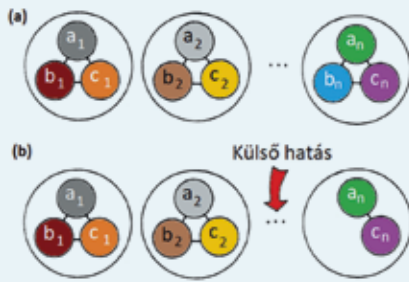
22.TA10/1. ábra. A legelt és nem legelt területeken kialakuló egyensúlyi növény fajszámot a kolonizációs (betelepülési) és a kihalási ráták szabják meg. A fajszám változást a szigetbiogeográfia MacArthur–Wilson-féle egyensúlyi fajszám elméletével becsüljük. A legelt területen nagyobb egyensúlyi fajszámot (S_f^*) várunk a dominanciára képes fajok visszaszorulása miatt, mint a nem legelt területen (S_m^*). A kihalási ráta görbéje ugyanakkor meredekebb a nem legelt területen a dominanciát elérő fajok következtében. A legelt terület kihalási rátájának görbéje akkor lehetne meredekebb, ha túllegelés következne be [Olf és Ritchie (1998) nyomán módosítva].

22.TA11 MINIMÁLIS SZERKEZET ÉS A HIERARCHIKUS HATÁS KONCEPCIÓ

A hierarchikus hatás koncepció szerint a hatások a szerveződés valamennyi szintjét érintik, de a következmények szintenként eltérőek lehetnek. A közösségeket érő külső vagy belső hatások különböző erősségűek, általában két fő csoportot különítenek el:

- (1) a rendszer szerkezetével kapcsolatos hatások (tűz után megmaradt biomassza, csökkent nitrogéntartalom, C4-es fajok stb.), melyek az ún. „minimális szerkezet” megváltozásával járnak, valamint olyanok,
- (2) amelyek fiziológiai változásokat (folyamatokat) indukálnak a minimális szerkezet megváltozása nélkül. Az utóbbiakat gyakran ökológiai stressznek is nevezik (Pickett és mtsai 1989). Például, ha a gyenge hatások (csipegető herbivorok) csak csekély biomasszát távolítanak el egy növényről, akkor a fiziológias folyamatok normális mederben zajlanak továbbra is, a növény kompenzatórikus növekedéssel válaszol. Ez ökológiai stressznek tekinthető.

A minimális szerkezet a hierarchia meghatározásához szükséges azon elemek együttese, amelyek kölcsönhatásuk



22.TA11/1. ábra. Minimális szerkezet és hatáshierarchia. (a) Funkcionális csoportra szerveződött alegységek (fajok: a, b, c), melyek cserélődhetnek a funkció megváltozása nélkül, ellenben a minimális szerkezet nem változik. (b) Valamilyen külső hatásra („zavarás”) egy alegység kiesik és ezzel a minimális szerkezet is megváltozik [Pickett és mtsai (1989) nyomán módosítva].

szerkezet még fennmarad (22.TA11/1. ábra).

A minimális szerkezetet fenntartó kölcsönhatásokban beálló változás hatására, melyet akár közvetlenül, akár közvetve egy külső faktor okoz, az egyes fajok kicserélődhetnek. A 22.TA11/1a. ábrán például a_2 -nek b_2 -vel és c_2 -vel van kapcsolata. Ellenben, ha a külső hatás olyan erős, hogy egy fajt fizikailag megsemmisít, mint a 22.TA11/1b. ábrán látható, például b_n eltűnik és csak a_n és c_n kapcsolata marad meg, akkor ez már megváltoztatja a minimális szerkezetet. Például a vizsgálatok szerint a szübugarak vagy a lucrügymoly gradációja fenyesekben erős, külső, biotikus hatásnak tekinthető, melynek következményeként megváltozik a közösség minimális szerkezete.

22.TA12 KULCSFAJ INDEXEK

Pusztán logikai alapon állítható, hogy egy táplálkozási hálózatban azok a fontos fajok (a modellekben nóduszok), amelyeknek sok kapcsolatuk van, mert a hatásuk a legnagyobb a hálózat stabilitására. Igény mutatkozik arra, hogy ne csak tapasztalati úton (utólagosan) lehessen valamelyik fajt kulcsfajnak tekinteni, hanem legyen lehetőség erre *a priori* is. Az erre irányuló próbálkozások mesterséges hálózatokon kvalitatíve bizonyították, hogy kulcsfajok léteznek, azonban szükség van kvantitatív indexekre is. Az egyik lehetőség egy fajgazdag hálózat törékenységének (fragilitás) vizsgálata topológiai változtatásokra (Solé és Montoya 2001). Törékenyek azok a hálózatok, ahol a fajeltávolítás másodlagos kihalást és a hálózat fragmentálódását eredményezi (20.1) és ezáltal azonosítható a kulcsfaj. Jordán és mtsai (2006) szerint ez a megközelítés (az ún. „nódusz-fokozat”, D) azt fejezi ki, hogy hány másik nódusz kapcsolódik a vizsgált fajhoz, vagyis az i -edik nódusz $D_i = D_{\xi,i} + D_{r,i}$, ahol ξ a zsákmány és r a ragadozó. Ezzel egy kapcsolateloszlást kaphatunk minden nóduszra, amely statisztikai becsléseket tesz lehetővé. Ebenman és Jonsson (2005) továbbfejlesztette a fajvesztés által okozott másodlagos kihaláson alapuló vizsgálatot és két lépésben javasolja a kulcsfaj

következtében léteznek. Minimális szerkezet lehet egy táplálkozási hálózat három szintje: producens–herbivor–ragadozó, például egy patak ökoszisztéma alacsonyabb szintű szerkezete, amely kaparó, szűrőgető, ragadozó stb. fajok populációiból (komponensekből) áll. A második hierarchia-szint ezek funkcionális csoportokká szerveződése. Ha a funkcionális csoporton belüli fajok kicserélődnek, a

meghatározást: az első egy populáció életképességi analízis (27.2.2.1) közösségekre alkalmazható változata. Ezt kiegészítik egy ún. dinamikus analízissel, amely figyelembe veszi a fajdenitációs változásokat és indirekt hatásokat is. Természetesen, az ökológiai hálózatok jellemzésénél már megismert szerkezeti tulajdonságok (fajgazdagság, konnektancia és kölcsönhatási erő) mind befolyásolják a törékenységet.

A második megközelítésben (Jordán és mtsai 2006) azonban ennél hatékonyabb kulcsfaj indexekről van szó. Egy valós, jól felbontott és fajgazdag hálózat (Chesapeake Bay) példáján az összegzett szezonális C-fluxust tekintették az indexek alapjául. Ezekkel végezték el a fontos nóduszok (amelyek fajokat vagy fajcsoportokat reprezentáltak) pozícióinak kvantifikálását. Indexüket két részre bontották, egy alulról-felfelé (bottom-up) és egy felülről lefelé (top-down) ható komponensre:

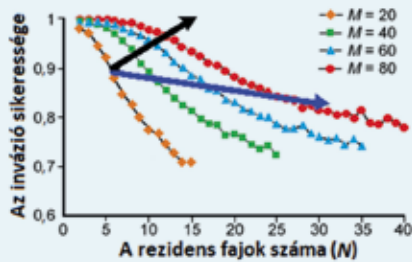
$$K_i = \sum_{c=1}^n \frac{1}{d_c} (1 + K_{bc}) + \sum_{e=1}^m \frac{1}{f_e} (1 + K_{te}),$$

ahol n a ragadozók száma, melyek az i zsákmányfajokat fogyasztják, d_c a c -edik ragadozó által fogyasztott zsákmányfajok száma és K_{bc} a c -edik ragadozó bottom-up kulcsfaj indexe. Mivel az index szimmetrikus, a jobb oldali tag hasonló részletekkel a top-down kulcsfaj indexe az e -edik zsákmánynak. Ha a fenti egyenletet átrendezik, akkor $\sum K_{bc}/d_c + \sum K_{te}/f_e$ jelenti az indirekt hatást i nóduszra, a $\sum 1/d_c + \sum 1/f_e$ pedig a direkt hatást. Így ez az index mind a bottom-up és top-down, valamint a direkt és indirekt hatásokat elválasztja és kvantifikálja. A Chesapeake Bay hálózat 34 nóduszának fontosságát 13 index figyelembe vételével határozták meg. Ezek közül több is a fitoplanktont határozta meg kulcsfaj(-csoport)ként.

A kulcsfaj koncepciót kulcsközösség és kulcsökoszisztéma vonatkozásában is továbbfejlesztették (Mouquet és mtsai 2013).

22.TA13 INVÁZIÓS MODELLEK

Az inváziós fajok sikeres megtelepedését magyarázó elméletek és modellek a léptékfüggőséget is hangsúlyozzák (Byers és Noonburg 2003). Ez azt jelenti, hogy kis léptéknél alacsony rezidens fajgazdagság negatív összefüggést mutat az inváziós képességgel, és fordítva, nagy léptéken pozitív az összefüggés az inváziós képesség és a fajgazdagság között. Ez úgy valósul meg a modellben, hogy egyik állapotból átmegy a másikba. Ennek hátterében az áll, hogy nagyobb léptéken sokkal több változó lép be (források elérhetősége, fizikai stressz és biotikus hatások, propagulum nyomás, klimatikus faktorok, szabad felületek mennyisége, versenytársak, ragadozók stb.), amelyek egy része kovariál az invazibilitással, méghozzá gyorsabban, mint ahogy a rezidens fajgazdagság növekedik, ezáltal segíti az inváziót.



22.TA14/1. ábra. Egy szimulációs modell, amelyben 500 közösségbe egyenként 10 inváziós faj belépésére adott választ mérték, ha a rezidens fajok száma és az elérhető forrás (M) mennyisége növekedhetett. Minden egyes pont az ábrán a sikeres invázió adott valószínűségét jelenti, a fekete és kék nyilak pedig az eredményt mutatják. Különböző forrásszintek esetén, a növekvő fajszám a közösség ellenállásának növekedését, a sikeres inváziók csökkenését eredményezi (lefelé tartó kék nyíl). Ha egy adott fajszám mellett különböző forrásszinteket jelentő görbék haladunk át, akkor az ellenálló képesség csökken (felfelé tartó fekete nyíl), vagyis a sikeres inváziók aránya növekedik [Byers és Noonburg (2003) nyomán módosítva].

A modellezés egyfajta Lotka–Volterra-modell alapján történik. Egy random közösséget hoznak létre, amelybe véletlenszerűen generált invazív fajokat léptetnek be. Például öt fajjal szimulálnak egy rezidens közösséget és a hatodik faj az inváziós. A hat differenciál egyenletet integrálják és hozzá rendelnek egy kompetíciós koefficienszt, amely tükrözi a közöttük fennálló forrásátfedést és lehetővé teszi, hogy a forráselérhetőséget manipulálják a modellben. Az ilyen

módon készült rezidens közösségnek egyetlen globális stabilitáspontja van, ezért alternatív attraktorok irányába nem mozdul el. A következő lépésben egy forráshasznosítási átfedési mátrixot készítenek, amelyből a kompetíciós együtt-ható értéke meghatározható.

A kolonizációs-extinkciós modell azzal a feltételezéssel él, hogy a közösségek fokozatosan épülnek fel új fajok érkezésével és a közöttük folyó versennyel. Létrehoztak 500 rezidens közösséget, amelybe 10 különböző invazív faj lépett be. Ezeknek kompetíciós együtt-hatókat generáltak. Az invazibilitást úgy határozták meg, mint az inváziós fajok arányát, amelyek pozitív egyensúlyi abundanciát értek el a közösségben, vagyis versenytársaikkal szemben egyed-számuk növekedett. A sikerüket a kihalásra jutott rezidens fajok számával mérték. A populációnövekedési rátának nem volt hatása erre és független volt az inváziós faj kezdeti egyedszámától is.

További műveletekkel és manipulációkkal azt kapták, hogy az inváziós fajokkal szembeni ellenálló képesség növekedett (vagyis az invazív fajokat jellemző invazibilitás csökkent), ahogy a rezidens közösség fajszáma emelkedett, és csökkent, ha a forrásszint (M) növekedett egy adott rezidens fajszám mellett (22.TA14/1. ábra).

Kolonizáció és kihalás: szigetbiogeográfia és metaközösségek

23.1 Bevezetés	632
23.2 Szigetbiogeográfia	632
23.2.1 Mi a sziget?	632
23.2.2 Kolonizáció és kihalás	632
23.2.3 A fajakkumulációs görbe	633
23.2.3.1 A C és a z paraméter értelmezése	633
23.2.4 A terület–fajszám összefüggést magyarázó elméletek	634
23.2.4.1 A véletlen találat elmélet	634
23.2.4.2 Az élőhely diverzitás elmélet	635
23.2.4.3 Az egyensúlyi fajszám elmélet	635
23.2.4.4 Az evolúciós elmélet	637
23.2.5 Területméret vagy az élőhely diverzitása?	638
23.2.6 Fajkicserélődés	639
23.3 Metapopulációk és metaközösségek	639
23.3.1 Metapopulációk	639
23.3.2 Metaközösségek	641
Támogató anyagok	
23.TA1 A herbivor rovarok és a szigethatás	642
23.TA2 A neutrális elmélet és a terület–fajszám egyenesek	644
23.TA3 Az egyedszám–fajszám függvény	644
23.TA4 A szigetbiogeográfia alapmodelljei: fajakkumulációs görbék	645
23.TA4.1 Formális megközelítés és a véletlen találat modell	645
23.TA4.2 Klasszikus fajakkumulációs modellek	646
23.TA5 A „zavarás” hatása a szigetek fajgazdagságára	648
23.TA6 Vizsgálatok a terület és az élőhely hatásának elkülönítésére	648
23.TA7 Levins metapopulációs modellje	649
23.TA8 Hanski metapopulációs modellje	649
23.TA9 Metaközösségek sajátosságait leíró elméletek	649
23.TA10 A szigetbiogeográfia alternatív elmélete: energia–fajszám modell	650
23.TA11 A szigeten élő populációk sajátosságai	650
23.TA12 Fajtelítettség, távolság és izoláltság	651
23.TA13 Példák a szigeteken működő speciációs folyamatokra	652
23.TA14 A terület–fajszám függvény „rejtelméi”	652
23.TA14.1 A lépték és a z paraméter összefüggése	652
23.TA14.2 A regionális és a lokális fajgazdagság összefüggése: a fajtelítettség	653
23.TA15 A fajkihalás becslésének problémái	653
23.TA16 Metapopulációk a gyakorlatban	654
23.TA17 A szigeti populációk közötti kölcsönhatások	655
23.TA18 Közösségek a szigeteken	655

23.1 BEVEZETÉS

A valódi szigetek különleges flórája és faunája, valamint a **terület és fajszám összefüggése** a XIX. század utazó természettudósainak – alapvetően megfigyelésen alapuló – jelentős felfedezései. Darwin Föld-körüli útja során több szigetet [Tasman- és Falkland (Malvin)-szigeteket stb.] meglátogatott. 1838. október 8.-ától egy hetet töltött a Galápagos-szigetek egyikén, a James-szigeten (mai neve Santiago-sziget), ahol 26 szárazföldi madárfajt talált. Így ír erről (Darwin 1913): „A legérdekesebb dolog a *Geospiza* különböző fajainál a csőrök fokozatos átalakulása. Látván ezt a fokozatosságot és szerkezeti eltérést egyetlen kicsiny madárcsaládnál, igazán azt gondolhatná az ember, hogy ez a madarakban eredetileg szegény szigetvilág **egyetlen fajában indult meg a módosulás különböző irányokban.**” (p. 127, kiemelés tőlünk) Az idézetben említett *Geospiza*-fajokat Darwin tiszteletére magyarul Darwin-pintyeknek nevezzük, a leírásban pedig nem nehéz felfedezni az adaptív radiációval történő fajképződés gondolatát, amely az alább kifejtésre kerülő szigetbiogeográfiai elméletek egyikének, az **evolúciós elméletnek** a magvát alkotja. A botanikusok körében pedig a már akkor ismert terület–fajszám összefüggésre H. C. Watson (1835), korát megelőzve, a logaritmikus függvénnyel való ábrázolást tartotta alkalmasnak. A téma azóta is az érdeklődés előterében áll.

A **biogeográfia** a fajok elterjedési mintázatait és azok időbeli változásait dokumentálja és ezek kialakításában szerepet játszó mechanizmusokat próbálja felderíteni. Szintetikus tudományterület, mert az ökológia, rendszertan, evolúció biológia, paleontológia, valamint a földtudományok módszereit alkalmazza vizsgálódásai során. A **szigetbiogeográfia** egy szűkebb és speciálisabb kérdéskörrel foglalkozik: a szigeteken kialakult fajgazdagság mintázatait (a területméret és fajszám összefüggését) és azok háttérmechanizmusait kutatja, elsősorban ökológiai összefüggésekre koncentrálva. Konkréten annak a tapasztalati ténynek a hátterét próbálja megtalálni, amely szerint, **ha egyre nagyobb területeket veszünk figyelembe, a rajtuk található fajok száma az élőhely diverzitástól függetlenül is növekedik.** Olyan általános összefüggésről van szó, amelyet egyesek az ökológia egyik általános törvényének tekintenek. Szoros kapcsolata alakult ki a természetvédelmi biológiával, főként korunk égető, az élőhelyek feldarabolódásával (fragmentáció) kapcsolatos problémái következtében. A szigetbiogeográfia alapvető összefüggéseit elsősorban MacArthur és Wilson (1967), Brown és Lomolino (1998), Whittaker (1998), Rosenzweig (1999) valamint Whittaker és Fernández-Palacios (2007) munkái alapján ismertetjük.

23.2 SZIGETBIOGEOGRÁFIA

23.2.1 Mi a sziget?

Témánk részletes kifejtéséhez mindenekelőtt a sziget fogalmát kell tisztázni biogeográfiai szempontból. A **valódi szigetek** olyan szárazulatok, melyeket tenger vagy édesvíz vesz körül.

A tengeri szigetek a szárazföld területének 3%-át teszik ki (Grönland nélkül). Főbb csoportjaik szerint kontinentális (pl. Tasmania), vulkanikus (pl. Hawaii-szigetek) vagy korall-eredetűek (pl. Maldív-szigetek), esetleg mindkét jelleget mutatják (pl. Vanuatu szigetcsoport). Az óceáni vulkanikus és korall-szigeteknek nem volt kapcsolatuk a szárazfölddel. A szigetek olyan önálló területek, amelyekben a megtalálható fajok, a kontinentális eredetű szigetek kivételével, melyeknek van „alap faunája” (pl. Madagaszkár, Új-Zéland), külső régiókból a szigetre irányuló **immigrációból** származnak. A szigeteken a fajok **forráspopulációi** fennmaradásának feltétele az egyszülvi vagy növekedő populáció kialakulása (23.3.1). A szigeteken evolúciós úton is keletkezhetnek fajok, azonban ezek ősei is immigráció útján jutottak oda. Fontos, hogy a szigetjelleg egyik alapvető vonását, a növekvő területtel emelkedő fajszámot, kimutathatjuk az összefüggő szárazföldek (kontinensek) bármely szabadon választott területegységénél.

Az előbbi leírás tehát megengedi, hogy szigetnek ne csak a valóságos szigetet tekintsük. Így a paraziták számára egy gazdaegyed, vagy egy magányos fa a kaszálóréten, egy tó, eltérő fajú facsoport más fajú állományban, hegycsúcs, szurdokvölgy, tehénürülék a mezőn stb. mind szerepelhetnek szigetként. Ezeket **élőhelyszigeteknek** nevezzük, melyek jelentőségére Janzen (1968) közvetlenül a szigetbiogeográfia átfogó elméletének (MacArthur és Wilson 1967) megjelenése után felhívta a figyelmet, kiemelve ezek speciális változatát, a tápnövényeket, mint a herbivor rovarok által meghódítható szigetet. Az élőhelyszigetek jól elhatárolható sajátosságaikban térnek el környezetüktől, mint például eltérő klíma, vegetáció összetétel és az ezzel járó különbségek a másodlagos növényi anyagokban stb. A fajoknak el kell jutniuk ezekre a „szigetekre” és életképes populációkat kell fenntartaniuk. (A tápnövényekhez, mint szigetekhez lásd a 23.TA1-et.)

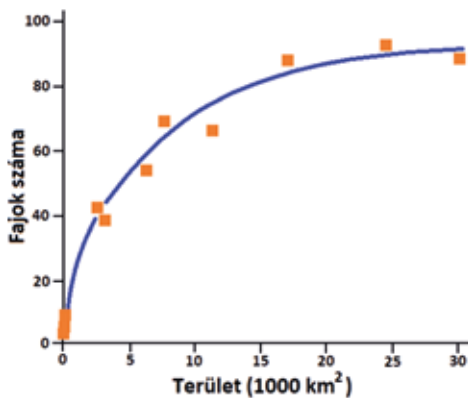
23.2.2 Kolonizáció és kihalás

Az élőlények jelentős része folyamatosan változtatja térbeli helyzetét. A 6. fejezetben foglalkoztunk a migráció és diszperzió fogalmával és fajtaival, melyek ebben a fejezetben is jelentős szerepet játszanak, mert a szigetek benépesülésének alapvető mechanizmusai. Területek benépesülését **kolonizációnak** nevezzük. A viselkedési mechanizmus, amely ezt eredményezi, a diszperzió, az egyedek szétterjedése egy populációból. Diszperzióknak minősül szigetek benépesülése a szárazföldről akkor is, ha a távolság olyan jelentős, mint ami például Pápua Új-Guinea és sok csendes-óceáni sziget között van (6.3). A kolonizációt eredményező diszperzió meglepően változatos módon történhet. A kolonizáció egyirányú folyamat, mert a valódi szigetekről általában nincs visszatérés (ha van azt nem tekintjük kolonizációnak), a fajok **kihalással** tűnhetnek el. A fajok kihalásának valószínűsége a szigeteken fordított arányban áll a sziget méretével és a kolonizáció útján érkezett egyedek számával. Más faktorok, mint például az **alapító populáció genetikai**

változatossága, szintén fontosak lehetnek a kihalás/fennmaradás szempontjából (23.2.4.4). Egyes szigeteken az időjárás események is befolyásolhatják terület–fajszám összefüggést, de a diszperzió hatása meghatározó mértékű a kapcsolatban (23.TA2).

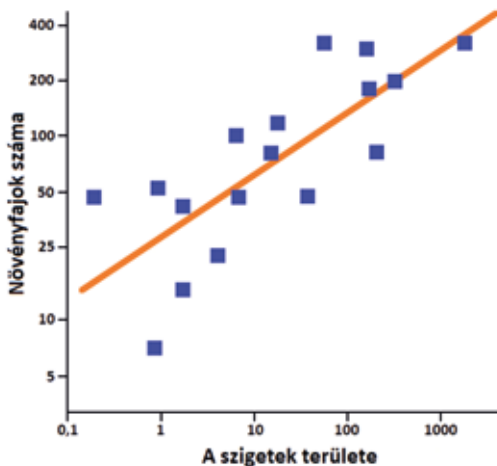
23.2.3 A fajakkumulációs görbe

Ha egyre nagyobb szigeteken, vagy méretben növekvő mintaterületeken alapos vizsgálattal fajokat gyűjtünk, és a növekvő fajszámot a terület nagyságának függvényében ábrázoljuk, monoton növekvő telítődést mutató grafikont kaphatunk (23/1. ábra), vagyis a terület növelésével egyre több fajt találunk,



23/1. ábra. Tipikus terület–fajszám görbe [Begon és mtsai (1990) nyomán módosítva].

amely azonban maximumhoz tart. Arrhenius (1921) az így keletkező telítődési görbét a ma gyakran használt $S = CA^z$ hatványfüggvény formában írta le. Arrhenius a növényfajok előfordulását vizsgálta különböző asszociációkban, duplázódó területek (1, 2, 4, 8 stb. dm²) sorozatában. Jó egyezést talált a várt és megfigyelt fajszámok között. A fenti egyenletben az S a fajszámot, A a terület méretét jelenti, C és z konstansok, melyek jelentését részletesebben tárgyaljuk a 23.TA3-ban. Például a 23/2. ábra a logaritmizált Arrhenius-egyenlet alkalmazásával mutatja be, hogyan változik a szigetek nagyságával a rajtuk élő növényfajok száma: $S = 28,6A^{0,32}$, ahol C értéke 28,6 (az első 1 négyzetmérföld terület egységen tehát átlagosan ennyi növényfajt találunk). A C értéke függ a használt mértékegységtől, ezért összehasonlítás esetén azonos egységeket kell használni.



23/2. ábra. Növényfajok száma a Galápagos-szigeteken. A szigetek mérete 0,2 és 2249 négyzetmérföld között változott és 7-325 növényfaj volt található rajtuk. Mindkét tengely logaritmikus beosztású [Krebs (1985) nyomán módosítva].

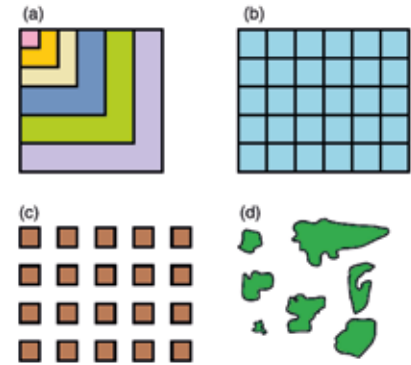


23/1. kép. Kullancslégy (Nycteribiidae) *Plecotus auritus* denevérfajon (Chiroptera) © Gilles San Martin

A terület–fajszám összefüggésnek később több típusát írták le, melyek az alábbi három szempontot kombinálják: i) a mintázott területek jellege, egymásba ágyazottsága (pl. egymáshoz csatlakozók, folytonosak, nem folytonosak, vagy szigetek, 23/3. ábra); ii) az egyre nagyobb területeket térben explicit (22.TA4) módon vesznek figyelembe, vagy sem; iii) a függvényt egyedi adatokból vagy átlagokból szerkesztik.

Az egyre nagyobb területmérettel járó fajszámnövekedés természetesen nemcsak szárazföldi, hanem vízi környezetre is érvényes, azonban a vízi élőhelyeken végzett vizsgálatok száma kevés. Ekkor a fajszámot bentikus élőlények esetében terület-, a víztestben élőkre vonatkozóan térfogategységben adhatják meg.

A terület fogalma azonban viszonylagos, ha olyan speciális helyzetet tekintünk, mint a **testfelület**. Erre is érvényes a terület–fajszám összefüggés! Például a gazdákat élőhelyszigetekként értelmező parazitológusok pozitív kapcsolatot találtak trópusi denevérfajok testmérete (a testfelületet tükröző paraméter) és a rajtuk található ektoparazita legyek (Diptera, Streblidae és Nycteribiidae családok) fajszáma között (Bordes és mtsai 2008).

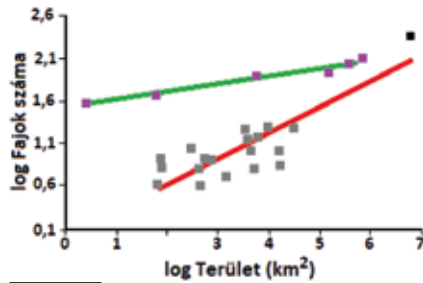


23/3. ábra. Mintázási módszerek a terület–fajszám összefüggés vizsgálatához. (a) Egymásbaágyazott kvadrátok. (b) Folytonos hálóba rendezett kvadrátok. (c) Szabályos, de nem folytonos hálóba rendezett kvadrátok. (d) Változó méretű területek, valódi szigetek [Scheiner (2003) nyomán módosítva].

23.2.3.1 A C és a z paraméter értelmezése

Az eredeti Arrhenius-modellben $S(A)=CA^z$ (lásd ennek az egyenletnek a 23.2.3 pontban bemutatott változatától való eltérés magyarázatát a 23.TA4-ben) **két paraméter** szerepel: C és z . Értéküket a vizsgált közösséget alkotó taxonok és a szóban forgó terület jellege határozza meg. A C értéke elsősorban a közösség összetételével, z pedig főleg a terület sajátosságával változik. Az Arrhenius-képlet szerint a metszéspont az origóban van, mert nulla terület mérethez nulla fajszám tartozik. Linearizált modellben $\log S(A)=\log C+z\log A$ a logaritmizált fajszám tengellyel való metszéspontját, z pedig az egyenes meredekségét adja meg.

A C paraméter a tapasztalatok szerint erősen függ a közösséget felépítő taxonok diverzitásától (pl. hány faj található egy



23/4. ábra. Melanéziai hangyafajok terület-fajszám összefüggései. A szürke négyzetek Pápua Új-Guinea körüli szigeteket, a lila négyzetek szárazföldi kumulatív területekre vonatkoznak, melyek összességükben Pápua Új-Guinea szigetének teljes méretével azonosak. A fekete négyzet teljes Délkelet-Ázsia területét reprezentálja. A zöld vonal meredeksége 0,088, a piros színű pedig 0,298 [Whittaker és Fernández-Palacios (2007) nyomán módosítva].

ményeznek (Connor és McCoy 1979). Az alacsony α -értékekért a kontinensek területén az ún. **tranzien**s (átutazó, vándorló, nagy területeket bejáró) fajok a felelősek, melyek a kis foltok fajszámát jelentősen növelhetik, de viszonylag kevésbé hatnak a nagy területek fajszámára. A tengeri szigeteken a tranzien fajok hatása alig érvényesül, mert a környező tenger komoly akadályt jelent számukra, ezért az esetleg egy kis szigeten megtelepedő faj nem képes tovább vándorolni.

A logaritmizált $S(A)$ függvény meredeksége tükrözhet **szigettulajdonságokat** is. Ilyenek az izoláltság vagy az élőhelyek száma (ezzel függ össze a fajakkumuláció gyorsasága, amit C és α együtt fejez ki). C és α a természetben szimultán mozog, de úgy tűnik, hogy C jelentősége nagyobb. A α paraméter értéke növekedik a tengerszint feletti magassággal, vagy a sziget izoláltsága következtében, de csak kevésbé érzékeny a taxon jellegére. Az élőhelyek száma, a topográfia komplexitása és heterogenitása növeli a fajszámot, ezzel α értékét. Az erősen heteromorf topográfia kedvez egyes populációk izolálódásának és a fajképződési folyamatoknak is. (A C és α paraméter értelmezéséről további információk találhatóak a 23.TA4-ben).

23.2.4 A terület-fajszám összefüggést magyarázó elméletek

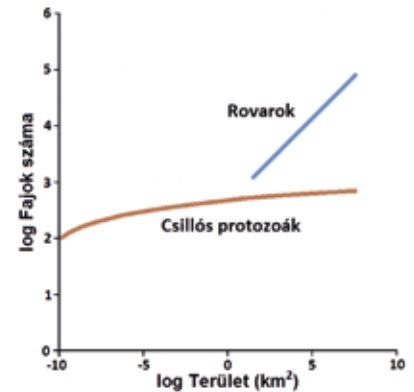
A terület-fajszám összefüggés, a szigetek kolonizációjának és a közösség kialakulásának magyarázatai csak részben függenek össze azokkal az elméletekkel, amelyek a fajok szigetekre jutását és a fajszám alakulását értelmezik. MacArthur és Wilson (1967) sziget kolonizációs elmélete előtti időszakban, hosszú időn át, a szigeteken létrejött közösségek kialakulását leginkább **niche-elméleti** alapokon (evolúciós léptékben) magyarázták. E szerint a populációk versenyeznek és szelekciós folyamatok zajlanak, aminek eredményeként növekedhet a fajszám. A kolonizáció és kihalás egyedi és különleges eseménynek számított ezekben

genusban), az egyes fajok populációméretétől, de lokális környezeti faktoroktól is (Connor és McCoy 1979). C értéke csökken az északi féltekén a nagyobb szélességi körökön felfelé haladva, mert a globális fajgazdagság is csökken.

Az összefüggő szárazulatok α -értékei alacsonyabbak (0,1-0,2), míg a szigetekéi magasabbak (0,2-0,4) (23/4. ábra) (MacArthur és Wilson 1967). A területegységenkénti nagy fajszámok 1-nél nagyobb α -t eredményeznek

a magyarázatokban. Ugyanakkor Arrhenius a terület-fajszám kapcsolat kialakulását „lövedék és találat” (véletlen találat vagy célpont elmélet) viszonyban értelmezte (lásd alább). Alternatív magyarázatok csak az 1940-es évek végén jelentkeztek, amikor a mai egyensúlyi fajszám elmélet alapjait kidolgozták, bár nem olyan részletességgel, mint azt később MacArthur és Wilson (1967) tette. Mára négy fontosabb elmélet alakult ki a fajszám területfüggőségének magyarázatára.

Meglepő tényekre derül fény, ha az élőlények **testméretét** is figyelembe vesszük a terület-fajszám kapcsolat értelmezésekor. A tapasztalatok szerint 1 mm-nél nagyobb testméret szükséges ahhoz, hogy az összefüggés kimutatható legyen. Ennél kisebb testméretű élőlények (baktériumok, egysejtű növény- és állatfajok) hatalmas mértékű passzív diszperzióval jellemezhetők, ezért gyakorlatilag mindenütt jelen vannak. Ezen parányok szigetbiogeográfiáját a klaszszikus módszerekkel nem lehet leírni (23/5. ábra).



23/5. ábra. Az édesvízben és tengerekben szabadon élő bentikus csillós egysejtű fajok és, összehasonlításként, a rovarok terület-fajszám összefüggése. A vizsgálatban 276 protozoa faj több mint 100 ezer egyede szerepelt. A α értéke 0,043 a csillós protozoák és 0,31 a rovarok esetében [Finlay és mtsai (1998) nyomán módosítva].

23.2.4.1 A véletlen találat elmélet

A „lövedék-találat” analógia alapján a fajok, mint lövedékek, eltérő méretű célpontokat (szigeteket) „találnak el”, teljesen véletlenszerűen. A sziget tehát mintegy passzív módon „mintát vesz a fajforrásból” (Connor és McCoy 1979). A nagyobb területeket adott idő alatt arányosan több faj „találja el”. Az elmélet azt is feltételezi, hogy a szigetekre az egyedek (fajok) random módon és egymástól függetlenül kerülnek. Az inter- vagy intraspecifikus erők nem befolyásolják a fajok előfordulásának valószínűségét, tehát a fajok egyenértékűek. A várt átlagos fajgazdagságot ($E(S_j)$) a j -edik szigeten a következő egyenlet írja le.

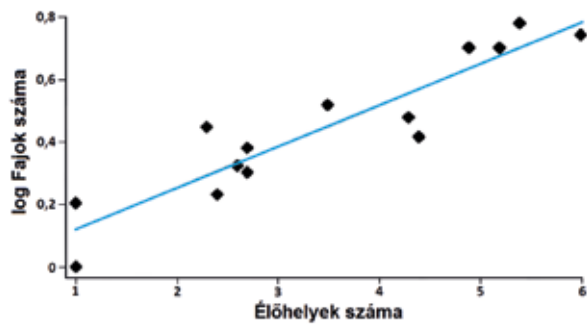
$$E(S_j) = \sum_{i=1}^{S_T} 1 - \left(1 - \frac{a_j}{A_T}\right)^{n_i},$$

ahol S_T a fajok teljes száma, a_j a j -edik sziget területe, A_T a szigetek összterülete és n_i az i -edik faj abundanciája az összes szigetet tekintve (további részletek a 23.TA4-ben).

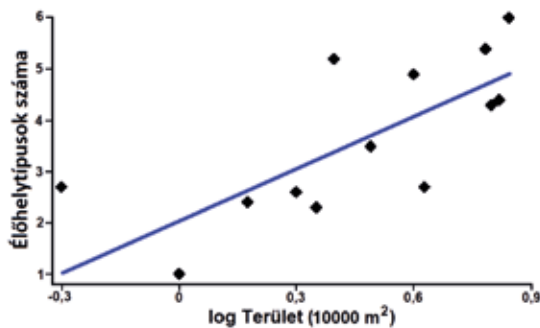
Ha a „mintavétel” hosszú időn át folyik, a sziget méretétől függetlenül, minden szigeten azonos számú faj lesz. (Sok kutató ezt az elméletet egy null-modellnek tekinti). Ahhoz, hogy a fajok a szigeteken fenn is maradjanak, életképes populációknak kell kialakulniuk.

23.2.4.2 Az élőhely diverzitás elmélet

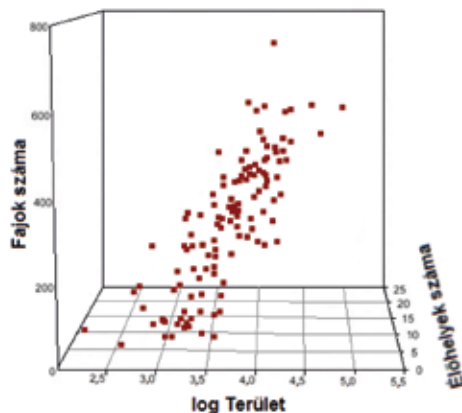
Az elmélet szerint a fajgazdagságot alapvetően a szigeten található élőhelyek változatossága (az élőhelytípusok száma) határozza meg (23/6. ábra). Ezek száma általában növekedik a terület méretével (23/7. ábra). Vagyis a terület nagysága és az élőhelyek száma egyidejűleg határozza meg a fajszámot (23/8. ábra). (Lásd még 23.2.5, 23.TA5 és 23.TA6).



23/6. ábra. A Délkelet-Ausztráliában élő erszényes emlősök fajszáma növekszik az élőhelyek számával [Fox (1983) adatai alapján Rosenzweig (1999) nyomán módosítva].



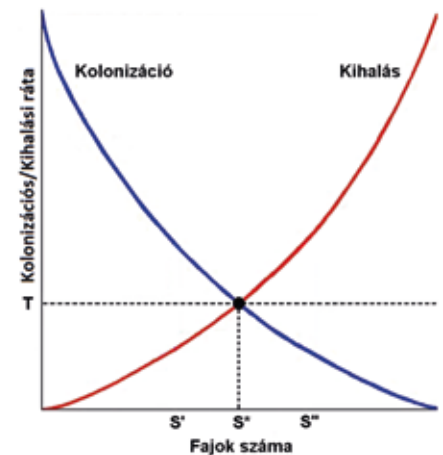
23/7. ábra. Területméret és élőhelytípusok összefüggése Délkelet-Ausztráliában [Fox (1983) adatai alapján Rosenzweig (1999) nyomán módosítva].



23/8. ábra. A sötétbarna pontok 237 Natura 2000-es területen mutatják a fajok száma, az élőhely típusok száma és területméret kapcsolatát [Kallimanis és mtsai (2008) nyomán módosítva].

23.2.4.3 Az egyensúlyi fajszám elmélet

Az elmélet lényege az a gondolat, hogy a fajok diszperzió útján kolonizálnak egy szigetet, de ki is halhatnak a szigetről. A kolonizáció (immigráció) és kihalás (extinkció) mértéke egyensúlyi fajszám értéket eredményez (23/9. ábra). MacArthurék modelljében a kolonizációs és a kihalási görbe egyaránt exponenciális jellegű. A két görbe metszéspontja nemcsak az egyensúlyi fajszámot (S^*) adja meg, hanem egyben a **fajkicserélődés** (T , turnover) mértékét is. Az utóbbi azt jelenti, hogy egy adott egyensúlyi állapot mellett ugyanannyi faj telepszik meg a szigeten, mint amennyi kihál. Az egyensúlyi fajszám elsősorban a sziget méretétől és a fajforrástól való távolságától függ. Az egyensúlyi pont elhagyása bármely irányban (pl. S' vagy S'' a 23/9. ábrán) kompenzáló folyamatot indít be, azaz, ha például a fajszám csökken (vihar stb. következtében), akkor új egyedek (fajok) telepedhetnek meg a szigeten, amíg az eredeti egyensúly helyre nem áll, vagy ha éppen a kolonizáció mértéke lett nagyobb, akkor intenzívebb lesz a kihalás. A kolonizációs görbe azért lehet csökkenő jellegű, mert az érkező fajok közül egyre kevesebb faj lesz új faj. A kolonizációs görbe akkor éri el az vízszintes-tengelyt, amikor a fajforrásból valamennyi kolonizációra képes faj jelen van az adott szigeten. Közben a kihalási görbe emelkedik, mert minél több faj van jelen, annál több pusztulhat ki. **A fajok közötti kölcsönhatásokat ez az elmélet nem veszi figyelembe**, bár kidolgozói tisztában voltak azzal, hogy ilyen események a szigeteken zajlanak. A kolonizációra természetesen csak olyan fajok képesek, melyek különféle utakon, akár saját erőből, akár passzív módon, egyáltalán eljuthatnak a szigetekre. Ebben az esetben is érvényes az ún. **célpont** metafora. A kihalási görbe akkor lenne lineáris, ha a fajok azonos eséllyel pusztulnának ki, azonban ez nem áll fenn (MacArthur és Wilson 1967).

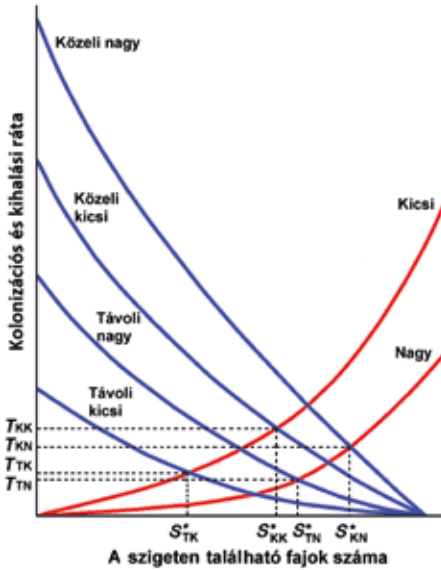


23/9. ábra. Egyszerű grafikus modell a szigetbiogeográfia egyensúlyi fajszám elméletének bemutatására. Az egyensúlyi fajszám (S^*) a kolonizáció (kék vonal) és kihalás (piros vonal) együttes hatásaként alakul ki. Ha a fajszám S' , akkor a kolonizációs ráta nagyobb, mint a kihalási ráta. Fajszám emelkedésével (S'') csökken a kolonizációs és növekedik a kihalási ráta. Azt a fajszámot, ahol a kolonizáció és kihalás mértéke azonos (fekete pont), egyensúlyi fajszámnak nevezzük. Az egyensúlyi pontban a fajkicserélődés mértékét a T mutatja [Brown (1995) nyomán módosítva].

Az elméletből az alábbiak következnek (23/10. ábra):

- az kolonizációs ráta csökken az emelkedő fajszámmal és csökken a sziget izoláltságával;

- a kihalási ráta növekedik az emelkedő fajszámmal és csökken a sziget méretének növekedésével;
- a fajkicszerelődés jelentős;
- a fajszám–terület összefüggést legpontosabban az $S=CA^z$ modell írja le;
- izolált szigetvilágban a z értéke 0,26 körüli és csökken, ha az izoláltság is csökken;
- a fajszám relatíve állandó időben, a variabilitását a kolonizáció és kihalás sztochasztikus jellege eredményezi;
- azonos területeket véve a fajszám nagyobb a szárazföldön, mint a valódi szigeten.



23/10. ábra. A MacArthur–Wilson-féle fajegyensúlyi modell módosítása a szigetek méretét és távolságát is figyelembe véve. A legnagyobb célpont a közeli nagy sziget, a legkisebb a távoli kicsi. Figyeljünk a piros színű kihalási ráta görbék eltérő meredekségére, amely a kisebb szigetek esetében – a szigethatások következtében – jóval nagyobb. A kolonizációs görbe (kék) minden esetben ugyanott éri el a vízszintes tengelyt, mert ugyanarra a fajforrásra utal, ahonnan a fajok származnak. KN = közeli nagy, KK = közeli kicsi, TN = távoli nagy, TK = távoli kicsi, K = kicsi, N = nagy, S^* az egyensúlyi fajszám, T a fajkicszerelődés rátája az egyensúlyi pontban [Begon és mtsai (1990) nyomán módosítva].

Az elmélettel összefüggő előrejelzéseket kísérletesen is megvizsgálták. Az egyensúly vizsgálatával kapcsolatos leghíresebb munka Simberloff és Wilson (1969) nevéhez fűződik. A kutatók kérdése az volt, hogy egy faunájától megfosztott szigeten visszaáll-e a korábbi fajszám és összetétel, és ha igen, milyen gyorsan? Létezik-e egyensúlyi fajszám és fajkicszerelődés? A Florida-félsziget partvidékein található számtalan kisebb-nagyobb növény-sziget közül négy kisebbet (75-250 m²-es) használtak erre a célra. A szigetek 0,002-1,2 km-re voltak a szárazföldtől és csak egyetlen mangrovefaj egyediből állnak. A szigetekeken ízeltlábú közösségek találhatók.

Kiindulásként valamennyi sziget faunáját felmérték, majd a 23/3. képen látható módon beburkolták és metilén-bromid gázzal elpusztították a szigetekeken található ízeltlábú fajokat. A gáz a növényt nem károsította. A burkolat eltávolítása után rendszeresen ellenőrizték a fajok visszatepedését. Meglepetésre a fajok száma rövidebb, mint egy év alatt ismét az eredeti szint közelében állt, ellenben a fajösszetétel kissé eltért a korábbihoz képest (23/11. ábra). A fajkicszerelődés viszonylag magas volt (1,5-2 faj/év), feltehetően a szárazföld közelsége miatt. Bár az ismétlések száma a kísérletben alacsony volt ahhoz, hogy az egyensúlyi fajszám elméleti predikcióit statisztikailag igazolják,

az eredmények azonban összhangban voltak ezekkel. Például a legtávolabbi („legizoláltabb”) szigeten volt a legkevesebb faj és a leglassúbb a rekolonizáció. Az eredeti egyensúlyi fajszámhoz közeli értékek álltak be.

Fontos, hogy az elmélet által jóslott egyensúlyi fajszám **dinamikus egyensúlyt** jelent.

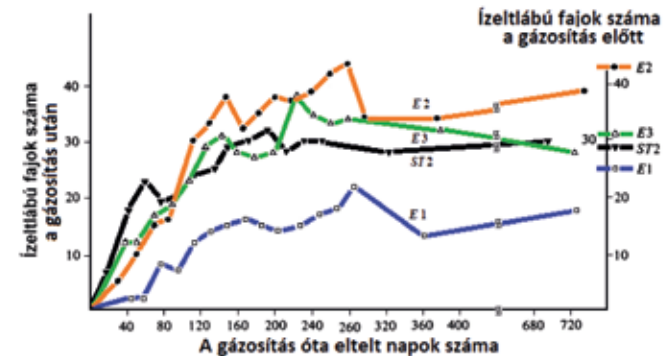
Az egyensúlyi fajszám olyan érték, amit a folyamatok csak közelíthetnek, a folyamatosan változó környezet miatt a természetben tapasztalt értékek eltérőek. Ez magyarázhatja azt, hogy gyakran kaptak a modell jóslásától eltérő egyensúlyi fajszámot a szigetvilágokban. Megfigyeltek tartósan „eltorzult” egyensúlyi fajszámokat is. Az elmélet és tapasztalat közötti különbségek még nem jelentenek bizonyítékot az egyensúlyi fajszám elmélet hibás voltára. Például a pleisztocén időszakban történt eljegesedések után a jégárok „szigeteket” (ténylegesen hegycsúcsok) hagytak



23/2. kép. Fekete mangrove (*Avicennia germinans*, Rhizophoraceae) Fotó: Török János



23/3. kép. Simberloff és Wilson (1969) mangrove defaunálási kísérletének technikai kivitelezése. (a) A növény-szigeteket körül állványozták és fóliával borították, majd (b) az ízeltlábúakra mérgező metil-bromid gázt vezettek a fólia alá. Néhány nap elteltével a fóliát eltávolították, a szigeteket „kiszellőztették” és megindulhatott a rekolonizáció [Wilson (2010)].



23/11. ábra. Simberloff és Wilson (1969) mangrove defaunálási kísérlete, melyben az egyensúlyi fajszám elmélet egyes előrejelzéseit vizsgálták. A jobb oldali függőleges tengelyen az egyes növény-szigetek kísérlet előtti fajszáma látható. A defaunálás után a rekolonizáció gyors volt és kb. 260 nap után elérte az eredeti fajszámot, majd utána egy szélesebb egyensúlyi érték körül mozgott. Az E1 a szárazföldhöz legtávolabbi, E2 a legközelebbi és E3, valamint S72 közbűlső távolságra található szigetek jelzései [Pianka (1988) nyomán módosítva].



23/12. ábra. „Szigetek” a szárazföldön. Brown hegycsúcs-szigetek kisméltós faunáját vizsgálta [sötétben színezett területek az észak-amerikai Nagy-medencében, a Sziklás hegység (jobbra) és a Sierra Nevada (balra) közötti területen]. A sárga területek sivatagot jelölnek, melyek az egyes csúcsokat elválasztják. (Az egyenes vonalak Kalifornia, Nevada és Utah államok határait jelzik.) [Brown (1995) nyomán módosítva].

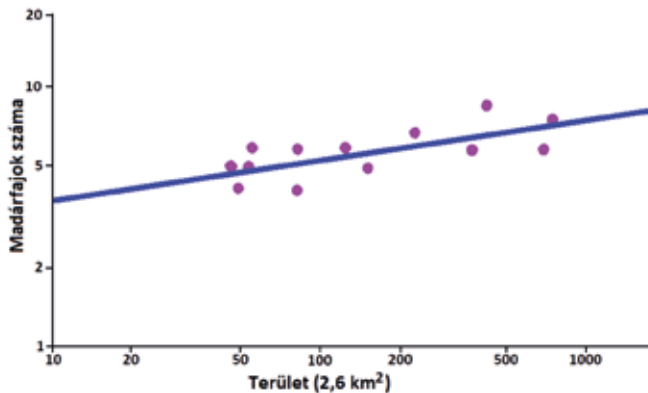
vissza Észak-Amerika Sierra Nevada és a Sziklás hegységei között. Ezekon a különböző méretű „szigeteken” (23/12. ábra) sajátos, a hűvös hegyi klímához adaptálódott madár- és kisméltósfauna él. Brown (1978) szerint a kisméltósok bevándorlása ezekre a szigetekre megszűnt, mert a sivatagos területek, melyek a hegycsúcsokat határolják, olyan földrajzi akadályokat jelentenek, melyeken keresztül nincs lehetőség

fajkicsérlődésre. Emiatt egy lassú kihalási folyamatot lehet tapasztalni. A madárfajok esetében (23/13. ábra) a terület-fajszerződés meredeksége alacsonyabb, mint az emlősöké (23/14. ábra), így az egyensúlyi megletének nagyobb az esélye. Az egyensúly hiányát találta Ricklefs és Bermingham (2001) a Kis-Antillák szigetein költő madárfaunára nézve is. Mitokondriális DNS vizsgálatokkal 39 filogenetikai vonalat állapítottak meg, melyek között a genetikai távolságokat megfelelően a kolonizációs időbeli különbségeknek. A jelenlegi madárfauna 7,5-10 millió éve alakulhatott ki. Kihalási folyamatokra utaló jeleket nem találtak. Megállapították, hogy a madárfauna hosszú idő óta van nem-egyensúlyi állapotban, és távol van a fajtelítettségtől.

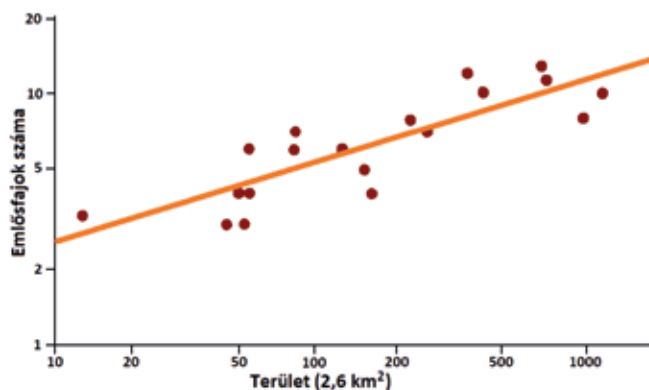
23.2.4.4 Az evolúciós elmélet

Az előbbiektől lényegesen eltérő elmélet, mely éppen a darwini megfigyelések alapján és a nagyobb vagy jelentős heteromorfiaval rendelkező szigeteken a kolonizációt követően zajló **fajképződéssel** foglalkozik. Az elmélet szerint a szigetekre érkező fajok alapvetően két mikroevolúciós folyamatnak alanyai, melyek divergenciát eredményeznek a szigeteken. Ezek az **alapító hatás** és a **genetikai sodródás**, amihez még a verseny és az **izoláció** is társul. A fajképződési folyamatoknak tehát feltétele a fajok szigetekre érkezése, azonban ezt a faktort ezután már nem veszi figyelembe! Erre az ad alapot, hogy különösen a szárazföldtől távoli szigetek esetében – a tapasztalatok szerint – **a fajképződés gyorsabb lehet, mint a kolonizáció**. Az előbb leírtakkal nincs ellentmondásban az utóbbi megállapítás, mert a fajképződés, mint például a Darwin-pintyek esetében, egyetlen kolonizációs eseményt követően megindulhat, míg az egyensúlyi fajszerződés elmélet alapján tudjuk, hogy a kolonizáció folyamatos és mindaddig tart, amíg – elvileg – a fajok száma a fajforrás méretét el nem éri. A közel 10 ezer madárfaj közül 1750 faj szigeteken él (Whittaker és Fernández-Palacios 2007), többé-kevésbé specializálódva a szigeti körülményekhez. A szigeti fajok többsége endemikus.

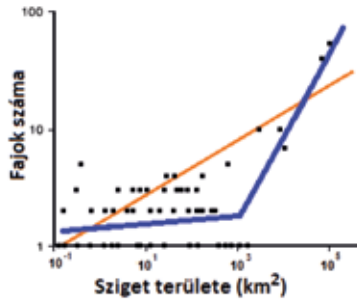
Míg a többi elmélet nagy adatsorok analízisével bizonyítja létjogosultságát, az evolúciós elmélet jelentős módszertani nehézségek leküzdésével maradhatott csak meggyőző. A molekuláris szintű DNS vizsgálatok nagy segítséget nyújtottak a filogenetikai rokonsági viszonyok felderítéséhez. Arra ui. több példa ismert, hogy egyes szigetvilágok (Hawaii, Galápagos, Pápua Új-Guinea, Karib-tenger) speciációs folyamatok színterei, ellenben a **testvér** és az ún. **kriptikus** fajok elkülönítése a hagyományos taxonómiai módszerekkel lehetetlenség. Például a Földön megtalálható kb. 1500 *Drosophila*-faj 2/3-a a Hawaii-szigeteken él, ami a helyi körülmények, például a folyamatos lávaömlések által okozott élőhelyizolációk és más események, fajképződést elősegítő hatásának tulajdonítható. Az 1000 fajra vonatkozó becslést is még konzervatívnak tekintik, mert még napjainkban is 200-300 új faj vár leírásra és folyamatosan kerülnek elő újabbak. Valamennyi *Drosophila*-faj a Hawaii-szigeteken monofiletikus, azaz egyetlen alapító fajtól származik (Kaneshiro 2001).



23/13. ábra. Az észak-amerikai Nagy-medence 13 „hegycsúcs-szigetén” (2250 m tengerszint feletti területek, 23/12. ábra) vizsgált madárközösségek terület-fajszerződés összefüggése. Mindkét tengely logaritmusos beosztású [Krebs (1985) nyomán módosítva].



23/14. ábra. Az észak-amerikai Nagy-medence 19 „hegycsúcs-szigetén” (2250 m tengerszint feletti területek, 23/12. ábra) vizsgált emlősözösségek terület-fajszerződés összefüggése. Mindkét tengely logaritmusos beosztású [Krebs (1985) nyomán módosítva].



23/15. ábra. Kis területű szigeteken, a fajszám függetlennek tekinthető a terület méretétől (az ábrán a kék egyenes 0-3000 km² közötti enyhe meredekségű szakasza). Az ábra a Karib-tenger szigetein élő, *Anolis* genusba tartozó gyíkfajok terület-fajszám összefüggését mutatja. Az adatokra illesztett narancssárga vonal nem veszi figyelembe a kis szigeteket, a kék vonal viszont igen. A 3000 km²-nél nagyobb szigeteken a fajképződés jelentősebb, mint a kolonizáció. Mindkét tengely logaritmusos beosztású [Losos és Schluter (2000) valamint Lomolino és Weiser (2001) nyomán módosítva].

következő hipotézisek alapján: (a) létezhet egy olyan küszöbméret, amelynél nagyobb szigeten a fajképződés mértéke meghaladja a kolonizációt, (b) a küszöb területméret fölött az időegység alatti fajképződési események számának a nagyobb szigeteken nagyobbak kell lennie, és (c) a logaritmizált terület-fajszám kapcsolat meredekségének nagyobbak kell lennie a küszöbméret felett. A filogenetikai összefüggések feltárására azért volt szükség, hogy a bevándorló vonalakat elkülöníthessék a helyben képződött rokon fajoktól.

Azt az eredményt kapták, hogy a fajképződés az *Anolis*-fajok között a 3000 km²-nél nagyobb szigeteken haladja meg a kolonizációt (23/15. ábra). Ez nagyjából három szigetet érint (Puerto Rico 10 faj, Jamaica 7 faj és Kuba 12-15 faj). A fajképződés és kihalás jelenleg is zajlik. Ezek a folyamatok összefügghetnek a szigetek geológiai heteromorfijávak (pl. Kuba felszíne erősen tagolt és a geográfiai izoláció lehetősége is fennáll a szigeten belül). Sok gyíkfaj endemikus. A mintázat leírására készített modellek is azt jósolják, hogy a nagyobb szigeteken jelentősebb a genetikai divergencia, mint a kisebbeken (Johnson és mtsai 2000). A madarakon végzett vizsgálatok is támogatják ezt: Seutin és mtsai (1994) nagyobb genetikai divergenciát mértek a karibi sárga cukormadár (*Coereba flaveola*) nagyobb szigeteken élő populációiban, mint a kisebbeken. Mások (pl. Yoder és mtsai 2010b) szerint a szigeteken a szelekció hatása gyengülhet egyes ökológiai fontos tulajdonságok tekintetében (pl. diszperzió),



23/4. kép. Sárga cukormadár (*Coereba flaveola*, Thraupidae) © Dario Sanches

Az evolúciós elmélet nem szakad el a terület-fajszám összefüggéstől, mert megállapít egy minimális szigeterméretet, mely elegendően nagy a fajok szétválásához (Losos és Ricklefs 2009). Vagyis, **nagyobb szigeteken nagyobb speciációs rátát** várhatunk. Ezt a kérdést vizsgálta Losos és Schluter (2000) a Karib-tenger szigetein élő *Anolis* gyíkfajokon. A szigeteken 143 *Anolis*-faj él kb. 30 millió éve. Az egyes szigetek fajgazdagsága a terület méretével függ össze, a kolonizáció és fajképződés pedig egyaránt közrejátszott a mintázatok kialakulásában. Ezen események számának a becslésére mitokondriális DNS vizsgálatokat végeztek a

ami a populációk elkülönüléséhez vezethet a szigeteken.

A szigeti **endemizmusok** szintén evolúciós folyamatok eredményei. Az izoláció rendkívül fontos szerepet játszik az endemizmusok kialakulásában. Dél-kelet-Ázsiában (a maláj, indonéz és filippínó szigetvilág) a szárazföldi emlősök 70%-a endemikus, például három gibbonfaj (*Hylobates* spp.) csak az Indonéz-szigetvilágban fordul elő.

Vizsgálatok szerint a speciációs ráta a Fülöp-szigeteken honos emlősök körében 2-3-szorosa lehetett a kolonizációs rátának. Lényeges az is, hogy a szigetek mérete és az endemikus fajok száma pozitívan korrelál (Heaney 1986). Ez arra utal, hogy a nagy szigeteken a fajképződés intenzívebb, mint a kisebbeken, ami megegyezik az elmélet jóslásával.

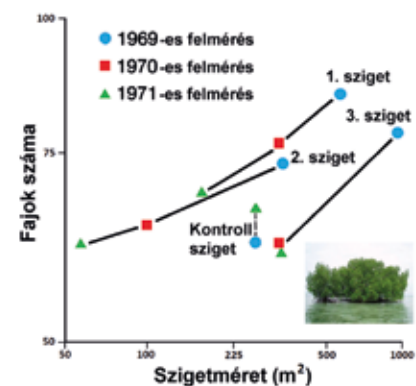
23.2.5 Területméret vagy az élőhely diverzitása?

Korábban láttuk, hogy az élőhelyek sokfélesége és az egyensúlyi fajszám elméletek egyaránt a közös problémával terheltek, hogy a területméret növekedésével az élőhelyek száma is emelkedik, ezért nem eldönthető, hogy melyik fontosabb a fajszám meghatározásában. Például egy sor felszíni méretében eltérő valószínűleg az élőhelytípusok számában is különbözik, melyek a víztestben és a parti zónában keletkeznek. Ezzel szemben egy alhavasi rét többé-kevésbé homogén élőhelynek tekinthető. A tavak esetében a tavak nagysága és bennük található élőhelytípusok száma egyaránt állhat a fajszám alakulása mögött. A két hatást csak kísérletek segítségével lehet szétválasztani: azonos területméret mellett a élőhelyek számát kell növelni, vagy az élőhelyek számát tartani állandó értéken és a területméretet változtatni.

A két tényező szétválasztására végzett egyik szellemes kísérlet szintén Simberloff (1976) nevéhez fűződik. A kísérlet során a szerző ismét mangrove-szigeteket használt fel, melyeket elsősorban ízeltlábú fajok kolonizáltak. A kérdés az volt, hogy a szigetek mérete („területe”) meghatározza-e a kolonizáló fajok



23/5. kép. Fehérkezű gibbon (*Hylobates lar*, Hylobatidae) © JJ Harrison



23/16. ábra. Az élőhely- és területhatás szétválasztására végzett kísérlet eredménye. Három mangrove sziget méretét fizikailag csökkentették, egy területét nem változtatták meg (kontroll). A beavatkozás előtt a szigeteken felmérték a fajszámot, majd két, egymást követő évben monitorozták annak változását. Mindkét tengely logaritmusos beosztású [Simberloff (1976) nyomán módosítva].

számát? A sziget területeként annak felszíni vetületét vették figyelembe. Több sziget fajgazdagságát felmérték, majd három kezelt és egy kontroll szigeteket jelöltek ki. A kezelés abból állt, hogy a szigetek méretét csökkentették a széli mangrovék egy részének kivágásával: két szigetet két egymást követő évben, egyet egyetlen alkalommal. A kezelés előtti felméréshez képest, a kezelés után még két éven át ellenőrizték a fajgazdagságot. A szigetek méretének csökkentése alacsonyabb fajszámot eredményezett (23/16. ábra). A kontroll szigeteken csak minimális fajszám változás történt. Az élőhely jellege, a mangrove fák architektúrája nem változott, miközben a területük csökkent. Ezzel bizonyították, hogy a területnagyságnak az élőhelyek számától függetlenül is van hatása a fajgazdagságra.

23.2.6 Fajkicsérélődés

A **fajkicsérélődés** a fajösszetétel (kompozíció) változása időben, másként a kolonizáló és a kiháló fajok számának különbsége időegység alatt. Ez egy dinamikus „egyensúlyi állapotnak” tekinthető, amelyben a kolonizációs esemény és a kihalás párhuzamosan történik (23/9. ábra). Időegysége lehet év, vagy ennél rövidebb időszak, mely függ az illető faj élettartamától vagy generációs idejétől. A nagyobb szigeteken alacsonyabb a kihalási ráta. A fajkihalás alapvetően sztochasztikus jellegű és mértéke nem azonos a fajoknál. A fajkicsérélődés mértéke taxonfüggő: például az egysejtűeknél kb. 1000% per év, a tengeri helytűlő szervezetek esetében 100%, a szárazföldi ízeltlábúaknál 10-100%, a szárazföldi gerincesek esetében 1-10% per év rátát feltételeznek (Schoener 1983b).

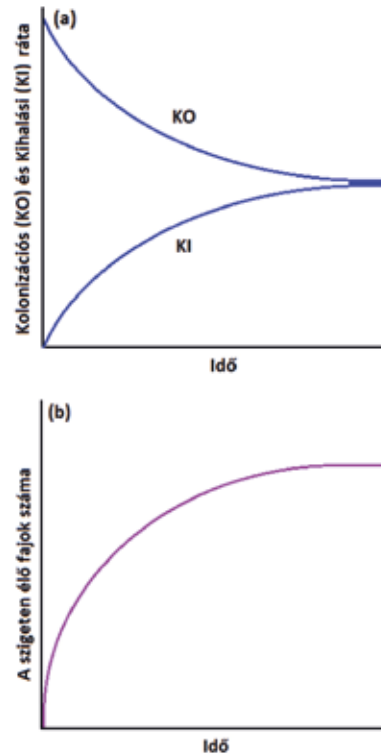


23/6. kép. Perjefélékhez tartozó *Sporobolus alterniflorus* (Poaceae)
© Gordon Leppig & Andrea J. Pickart

A fajkicsérélődésre nézve már információkat nyertünk Simberloff és Wilson fajeltávolítási kísérletéből. Hasonló kísérleteket – módszertani nehézségek következtében – viszonylag ritkán végeztek. Rey (1981) egy tengerparti sótűrő növényfajjal (*Spartina alterniflora* [jelenleg *Sporobolus alterniflorus*]) egyedeiből álló 56 és 1023 m² közötti foltokban, „szigeteken” végzett defaunálási kísérletet, megfigyelve a foltok újrakolonizációját. Az

évelő fűfajról eltávolította az ízeltlábú faunát, majd figyelte a betelepülő fajokat. A korábbi fajszám 23 hét alatt visszaállt, de jelentősen ingadozott. A fajkicsérélődés mértéke 0,14 faj/hét volt.

Ha a fajkicsérélődési folyamatot időben követjük, akkor kezdetben alacsony a fajszám és magas az immigráció, ezért a kihalás minimális (23/17a. ábra). A két folyamat konvergál és ekkor minél több faj van jelen, annál nagyobb a kihalás valószínűsége. Egyensúly akkor áll be, amikor a sziget telítetté válik és a ritka fajok is már megtelepednek (23/17b. ábra).



23/17. ábra. A fajkicsérélődés időbeli változásának elvi folyamata egy szigeten.

(a) Ha tükörképek lennének a kolonizációs (immigráció, I) és kihalási (extinkció, E) ráta görbéi, akkor összegük 0 lenne, és aszimptotikusan haladnának egy közös ráta felé, amely egyensúlyi állapotnak felel meg. Ezt a közös rátát hívják fajkicsérélődési rátának.

(b) A kolonizációs és kihalási görbe összegzése (a szigeten élő fajok száma) egy fajtelítődési görbét eredményez abban az esetben, ha az kolonizációs ráta magasabb, mint a kihalás [Whittaker és Fernández-Palacios (2007) nyomán módosítva].

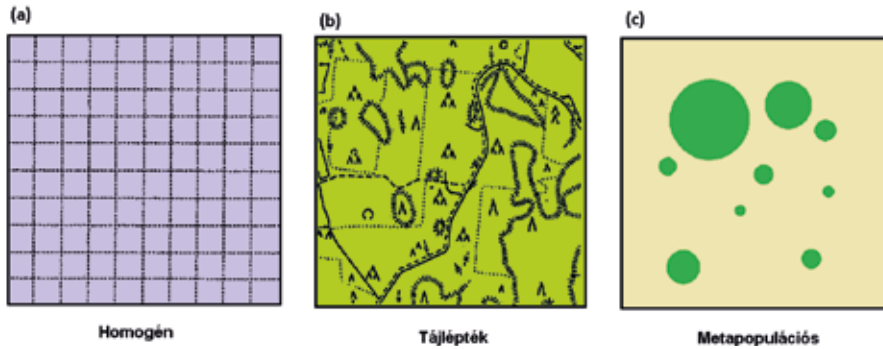
Emlékeztetünk arra a fontos megjegyzésre, hogy a szárazföld bármely területegysége kezelhető szigetként a betelepülés és elvándorlás szempontjából. A szárazföldi élőhelyeken a „szigetek” kevésbé izoláltak, ezért jóval magasabb mértékű kicsérélődést mérhetünk, mint valódi szigetek esetében.

23.3 METAPOULÁCIÓK ÉS METAKÖZÖSSÉGEK

A metapopulációs szemlélet szervesen kapcsolódik a szigetbiogeográfiához, főleg kisléptékű rendszerek esetében, mint amilyenek az élőhelyfoltok (pl. erdei tisztások). Az élőhelyfoltok, melyekben populációk vagy részpopulációk találhatók, metapopulációs rendszert alkothatnak. A foltok egyedekkel történő benépesülését és elszegényedését analogizálták a valódi szigetek megtelepedési és kipusztulási folyamataival. A metapopulációs szemlélet elméleti hátterének hasonlósága ellenére különbözik a szigetbiogeográfiától. Ugyanis a szigetbiogeográfia alapkérdése fajok kolonizációjáról és kihalásáról szól, a metapopuláció alapkérdése pedig egyetlen faj foltok közötti dinamikájához kapcsolódik.

23.3.1 Metapopulációk

A metapopulációs koncepció az angolszász szakirodalomban a „térbeli ökológia” (spatial ecology) vizsgálati területe, amely a populációdinamikát összekapcsolja a tájléptékű mintázatokkal és folyamatokkal (Baguette 2004). A tájléptékű



23/18. ábra. Háromféle megközelítés az ökológiai folyamatok térbeli vizsgálatához. (a) Elméleti ökológusok mesterséges hálózatot képeznek. (b) A másik véglet a tájökölógusok megközelítése, amely komplex, valódi tájban gondolkodik. A tájban természetes és ember alkotta elemek keveredhetnek amelyek figyelembe vétele nagyon megnehezítené a modellezést. (c) A tájléptékhez képest a metapopulációs ökológia egyszerűsített feltételezésekkel él. A szóban forgó faj idealizált élőhelyfoltok hálózatában található, melyek méretben, az izoláció mértékében és minőségben különböznek egymástól és életképes populáció fenntartására alkalmatlan élőhely-mátrixszal vannak körülvéve [Hanski (1998) nyomán módosítva].

mintázat egy populáció szempontjából az általa elfoglalt és üres foltok sorozatát jelenti.

A mára hatalmas irodalommal rendelkező metapopulációs koncepciót Levins (1969) vezette be az ökológiába. Levins a „populációk populációját” (halmazát) értette a metapopuláción. Modelljét (23.TA7) arra a feltételezésre alapozta, hogy egy metapopuláció lokálisan instabilis, diszkrét populációfoltok/élőhelyfoltok halmazaként értelmezhető. A foltokban való kihalás és újra kolonizáció egyensúlya tartja fenn a metapopulációt. A fogalom mai használata hasonló Levins elképzeléséhez. A **metapopuláció ugyanazon fajhoz tartozó, de különálló élőhelyfoltokban létező populációk diszperzió által összekapcsolt halmaza**. A populációk több-kevesebb, sok esetben kolonizációra nem alkalmas térrel (mátrix) elválasztva, szigetszerű egységeket képeznek, amelyek azonban a **diszperzió** útján kapcsolatban állnak egymással. Például a ma élő 8 milliárd ember egyetlen metapopulációt alkot, melynek részpopulációi eltérő földrajzi helyeken található. Vagy például a gyertyános-tölgyes erdő tisztásainak sorozatán élő réti tarkalepke (*Melitaea cinxia*) (6/22. kép) egyedek (egy tisztás egyedei képeznek egy alpopulációt) is metapopulációt alkotnak. Levins metapopulációs modellje és a szigetbiogeográfia MacArthur-Wilson-féle egyensúlyi fajszám elmélete között konceptuális kapcsolat van, ugyanazt a jelenséget tekintik más-más szerveződési szinten (populáció *versus* közösség).

Annak ellenére, hogy valamennyi szabadban végzett vizsgálat tájléptékben zajlik, a metapopulációs modellezés számára a tájökölógiai komplexitás kezelhetetlen, túlságosan bonyolult (7. fejezetet). Célszerű keresni olyan léptéket, amely bonyolultabb, mint az elméleti ökológusok modelljeiben szereplő, de azért egyszerűbb, mint a valóságos táj (23/18. ábra). E két szélsőség közé illik a metapopulációs megközelítés, melynek kidolgozásában Hanski (1999), finn ökológus játszott kimagasló szerepet.

Hanski modellje (23.TA8) a következő feltételezésekkel él:

- (1) egyetlen faj lokális populációi az élőhelyen különböző foltokat foglalnak el,

- (2) a lokális populációk mérete 50-5000 egyed,
- (3) a foltok között az egyedek mozgása, kicserélődése zajlik minden generációban, és
- (4) a lokális populációdinamikák időben aszinkroniát mutatnak, vagyis eltolódások vannak a populációk fenológiájában.

Ki kell emelnünk a (4) pont jelentőségét.

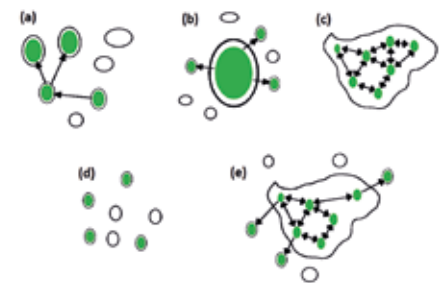
Az egyes foltokban található populációk **időben eltolódott populációdinamikát mutatnak** (demográfiai sztochaszticitásból, lokális forrásmennyiségek különbségéből és más okokból eredendően) akár éven belül, akár évek között. Az egyik foltban a populáció egyedszáma emelkedő, egy másikban csökkenő fázisban lehet. Ez fontos

faktor az újrakolonizáció szempontjából, mintegy biztonságot jelent (kockázat szétoasztást) arra nézve, hogy a metapopuláció egyszerre nem pusztul ki valamilyen hatás következtében.

A metapopulációs rendszer egyik alapvető folyamata az alkalmas foltok benépesítése **diszperzió** által. Fontos azonban, hogy a foltok között jelentős különbségek keletkezhetnek amiatt, hogy a diszperzió csak részben random és az egyed fenotípusának legjobban megfelelő környezeti tényezővel rendelkező folt felé is irányulhat, amit az „**élőhelyillesztés**” (matching) hipotézis fogalmaz meg. A diszperzió így nem homogenizálja a populációt, hanem ellenkezőleg, a nem random génáramlás térbeli fenotípusos heterogenitást eredményezhet (Jacob és mtsai 2015). Mindenesetre a kényszerfeltételek rendszerint olyanok, hogy az „élőhelyillesztés” sok esetben nem valósul meg (lásd alább).

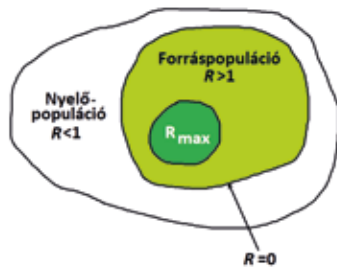
A 23/19. ábra különböző metapopuláció-típusokat mutat be. A nyílak a diszperzió irányát jelölik. A *d* ábra a kapcsolatok hiánya miatt **nem-egyensúlyi** típusú, vagyis a populációk szigetszerűsége sokkal kifejezettebb, mert nincs diszperzió és ennek következtében a kihalási veszélyeztetettség is nagyobb. A metapopulációt alkotó populációk mérete és genetikai összetétele következtében ismételt kihalás és újrakolonizáció következik be. Különösen a nem-egyensúlyi metapopulációk adnak alkalmat populációk fenotípusos elkülönülésére.

A folyamatok a foltok léptékén értelmezendők, **egy új populáció keletkezése egy addig el**



23/19. ábra. Metapopulációk típusai: (a) klasszikus (Levins-féle), (b) „szárazföld-sziget” típusú, (c) foltszerű, (d) „nem-egyensúlyi”, (e) az előbbieket kombinációja. Az üres körökben nincs önfenntartó populáció, a zöld foltokban viszont életképes populációk található. A nyílak a foltok közötti diszperziót jelölik [Harrison és Hastings (1996) nyomán módosítva].

nem foglalt foltban és egy populáció megszűnése egy másik foltban jelenti a metapopulációs dinamikát. Természetesen ez a foltok minőségének időbeli változásával függ össze és az teljes mértékben véletlenjellegű esemény, hogy melyik foltot érinti a kihalás, és melyikben kerül sor újrakolonizációra. A foltokban történő események a folt minőségétől, a foltban található populáció növekedési rátájától, valamint az ennek eredményeként jelentkező diszperzió mértékétől függenek. A foltok között, minőségüket illetően, folytonos vagy ugrásszerű átmenet lehetséges. Ha a különbségek jelentősek, akkor lehetőség van ún. **forrás** (source) és **nyelő**



23/20. ábra. A forrás- és a nyelőpopulációk térbeli viszonya és a bruttó populációnövekedési ráta (R) változása [Lawton (1995 nyomán) nyomán módosítva].

(sink) típusú foltok elkülönítésére. (Az említett kifejezéseket populáció, élőhely, táplálkozási hálózat stb. vonatkozásában is használják.) Jelen kontextusban ezek a kifejezések az **élőhely** vagy **folt minőségére** utalnak (Pulliam 1988), amit a populáció növekedési rátájával becsülünk. Ha a forrásélőhely minősége magas, az itt található populáció növekszik és **forráspopuláció** névezzük. A nyelőélőhely készletekben szegényebb, a mortalitás jelentős, a szaporodási ráta alacsony, így a populáció egyedszáma csökken. Az itt élő populáció a **nyelőpopuláció** (Lawton 1995, 23/20. ábra). A forrásélőhelyről a túlnépesedés miatt az egyedek diszperzióval a nyelőélőhelyre jutnak. Gyakori, hogy a nyelő élőhelyen nincs önfenntartó populáció, a lokális extinkciót csak a folyamatos immigráció akadályozza meg.

23.3.2 Metaközösségek

Metaközösségekről akkor beszélhetünk, ha ugyanazokban a foltokban egynél több faji minősítésű és kölcsönható populáció van jelen. A foltok között természetesen itt is diszperzió következtében cserélődnek az egyedek. A legegyszerűbb esetben két eltérő fajú populációra kiterjesztett metapopulációs modellt alkalmaznak. Caswell és Cohen (1991) szerint a metapopulációs dinamika kimenetelét kritikusan befolyásolják a folton belüli események: a diszperzió, a „zavarás”, illetve a predáció mértéke.


A metaközösségek régió nagyságrendű területeket foglalhatnak el. A metaközösségek együttese alkotja végső soron a biomokat. A kérdések tehát a körül csoportosulnak, hogy ezek a közösségek miként illeszkednek egymáshoz, milyen térbeli dinamikájuk van, milyen visszahatása van az egésznek az egyedi közösségekre direkt és indirekt utakon.

A metaközösségekben természetesen a kölcsönhatások (ragadozás, parazitizmus, kölcsönösség) alakulása is jelentős kérdés, ha például a foltok közötti diszperzió mértéke változik és a partnerek diszperziós képessége között is különbség van.

A két populáció eltérő diszperziója növeli az aszinkroniát a foltdinamikában, erősíti a különbséget a lokális és regionális dinamika között. Például növelheti a zsákmány/gazda előnyét a ragadozó/parazita populációhoz képest, mert az előbbi nagyobb mozgásaktivitással rendelkezvén hamarabb érkezik meg az üres foltokba. Ennek következtében nagyobb regionális zsákmány/gazda populáció maradhat fenn.

A metaközösségek koncepciója ma még nagy részben elméleti, mert a lokális (metapopulációs, esetleg egyetlen metaközösséget magában foglaló) eseményekhez képest a regionális összefüggések kevésbé ismertek. A jelenleg rendelkezésre álló elméleti és gyakorlati információk alapján több párhuzamos elmélet bontakozik ki, melyek a metaközösségek működését leírják (23.TA9). A metaközösségek elmélete a közösségökológia számára is új vizsgálati irányokat kínál. Például ilyen az ún. **közösségszintű jellegpolarizáció** (Leibold és mtsai 2004), ami azt veti fel, hogy egy közösségben ugyanazt a forrást használó fajok jobban különböznek-e a forráshasználattal kapcsolatos morfológiai jelek tekintetében, mintha a fajokat egy fajkészletből véletlenszerűen válogattuk volna. A jellegpolarizációból adódó forrásfelosztás sikeresen akadályozhatja új fajok betelepülését. Egy hasonló fajokból álló közösségbe nehéz belépnie egy hasonló niche-sajátságokat mutató fajnak (21.TA4). A nagyobb helyi hasonlóság természetesen további (pl. verseny és stabilitási) problémákat is okoz.

Ahogy a metapopulációknál, úgy a metaközösségek vonatkozásában is rendkívül fontos az élőhelyfoltok méretének csökkenése, esetleg további darabolódása. A foltméret csökkenése eltérő módon érinti a metaközösség tagjait, mert a megváltozott közösség szerkezet következtében fajok halhatnak ki, melyek korábban természetes elemei voltak a táplálkozási hálózatoknak. A fragmensek széli részébe idegen fajok települhetnek be (22/22. ábra). A kompozicionális változások fajkihalási kaszkádot indíthatnak el. Azonban nemcsak a kölcsönhatások, hanem a faji sajátosságok, például morfológia, testméret is fontos ebben a folyamatban. A teljesség igénye nélkül csupán felvillantunk egy összefüggést. Egy olyan vizsgálatban, amelyet különböző méretű valós szigeteken vagy sziget-jellegű területeken folytattak, az abundanciális és kompozicionális változásokra a legérzékenyebbek a legnagyobb testű bogár- és méhfajok voltak. A 0,16 és 181 ha méret közötti szigeteken ganajtúró bogarak, a 730 és 1430 ha méretű mezőgazdasági parcellákon pedig beporzó méhek fajgazdagságát vizsgálták. Mindkét csoport fajgazdagsága és abundanciája meredeken csökkent, ahogy a szigetek és foltok mérete kisebb lett. Fajok eltűnésével kölcsönhatások is elvesztek, ami további fajvesztéshez vezethet a közösségen belüli kapcsolatok megszűnése következtében (Larsen és mtsai 2005).

A **metaökoszisztéma** is a térbeli ökológia egy új fejezete. Az  ökoszisztémák egy olyan készletét jelenti, melyeket az energia, anyag és szervezetek térbeli áramlása köt össze (Loreau és mtsai 2003). Nyitott kérdés még, hogy miként lehet azonosítani a szomszédos ökoszisztémák tér- és időbeli határait.

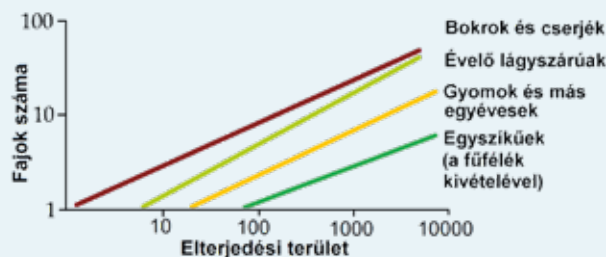
23.TA1 A HERBIVOR ROVAROK ÉS A SZIGETHATÁS

A herbivor rovarok terület–fajsám viszonyai komplex módon jelennek meg:

- a **szigethatást** fokozza a növényi fajdiverzitás, az azonos fajhoz tartozó gazdanövények közötti genotípusos variáció, és ritka kémiai anyagok jelenléte a növényekben,
- a **területhatást** a gazdafajok elterjedtsége,
- az **élőhely diverzitását** a növények architektúráis/strukturális komplexitása,
- a sziget földtörténeti **életkorát** pedig a növényi filogenetikai időtartam reprezentálja, azonban a tapasztalatok szerint éppen ez utóbbi járul hozzá legkevésbé a herbivor rovarok diverzitása varianciájának magyarázatához. Azt a folyamatot, melynek során egy őshonos, vagy behurcolt növényfajon evolúciós vagy a behurcolás óta eltelt időtartam alatt herbivor rovarok jelennek meg, **fajakkumulációnak** nevezzük.

Bonyolítja a képet az, hogy bár a távoli növénytaxonómiai rokonság kevesebb herbivor rovarfajt jósol, mégis hasonló növényi vegyületek jelenléte együtt-előforduló nem rokon növényekben és az ökológiai (élőhelyi) hasonlóság pozitívan kompenzálhatja azt. Ilyen például glükozinolát vegyületcsoport előfordulása a nem rokon Cruciferae és Tropeolaceae családokban. Fordítva is igaz: ritkán előforduló vagy jelentősen eltérő vegyületeket tartalmazó közel rokon növényfajok kevesebb közös növényevő rovarfajt tartanak el. Ezt a mintázatot találták Lavandero és mtsai (2009) a *Nothofagus* (délibükk nemzetség) 13 fájának és a rajtuk élő herbivor rovarok fajgazdagságának vizsgálatokor. Másfelől azonban, az ökológiai hasonlóság közel rokon növényfajok között az egyik legfontosabb hajtóerő a herbivor rovarfajok diverzifikációs folyamatában, amely **gazdaváltás** formájában valósul meg (Drès és Mallet 2002). Ez azt jelenti, hogy rovarfajok a gazdanövényük evolúciós radiációja során közel rokon fajokra telepednek át, amelyeken azután maguk is új fajokat képeznek.

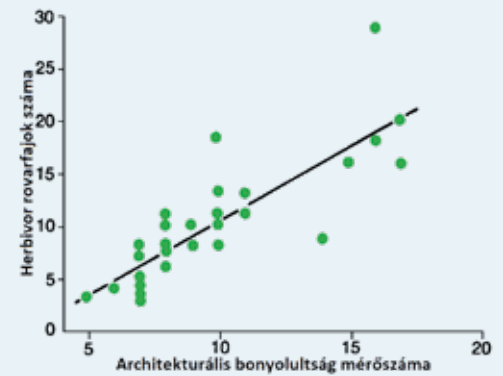
A növényi faj–egyed diverzitás rovarfajokat akumuláló hatását fokozza a növényi **funkcionális diverzitás**, amely



23.TA1/1. ábra. Angliai fás és lágyszárú növények fajszintű területi elterjedése és a rajtuk megtalálható herbivor rovarok száma. A növényi architektúráis komplexitás növekedésével (egyszikűektől a bokrok és cserjék felé) nő egy adott méretű területen a herbivor rovarfajok száma. Mindkét tengely logaritmusos beosztású [Lawton és Schröder (1977) nyomán módosítva].

kompozicionális sajátosságokat jelent (pl. hasonló virágszerkezet a beporzás hatékonyságának fokozására, vagy nitrogént kötő és mikorrhizával rendelkező fajok együttese, C3-as és C4-es fajok). Siemann és mtsai (1998) véletlenszerűen választott növényfajokkal és funkcionális csoportokkal végzett parcellás kísérletekben szignifikánsan nagyobb herbivor rovarfajszámot kaptak, ha például C3-as fűfaj, vagy pillangósvirágú növény is volt a véletlenszerűen összeállított csoportban. Ez összefüggött a C4-es fajok csökkentebb kedveltségével.

A területhatás következtében a szélesen elterjedt növényfajok több herbivor rovarfajt vonzanak a regionális fajkészletből, stabilabb populációkat tartanak fenn és többféle élőhelyet foglalnak el. A növényfajok eltérő architektúráis komplexitása alapján az jóslható, hogy például egy tölgyfajon (bonyolult architektúrája és elterjedtsége következtében) több herbivor rovarfaj fog előfordulni, mint egy egyszerű architektúrájú és esetleg erősen élőhely-specialista lágyszárú növényfajon (23.TA1/1.

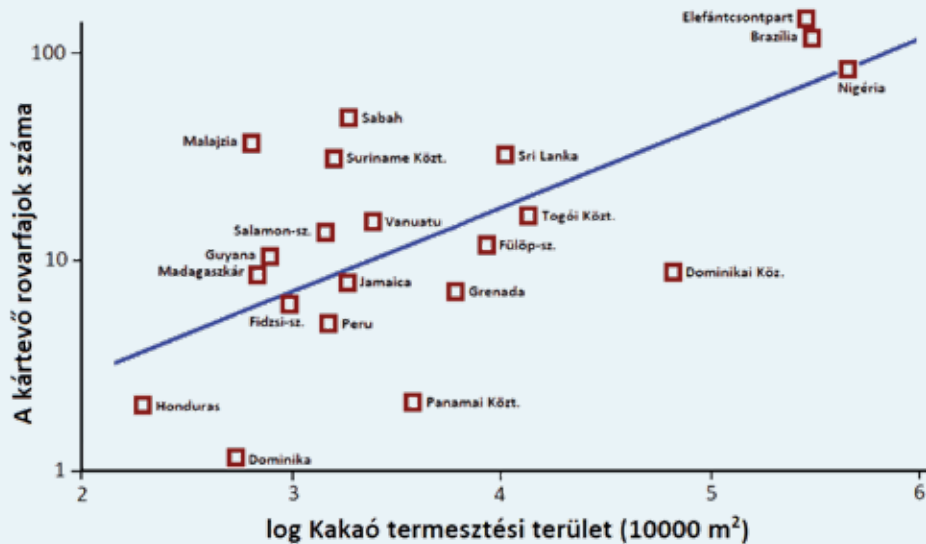


23.TA1/2. ábra. Minél komplexebb a fügekaktuszfajok architektúráis felépítése annál több herbivor rovarfaj él rajtuk. Észak- és Dél-Amerikában élő 28 *Opuntia*-faj architektúráis bonyolultságának mérőszámát öt növényi változó értékeiből alakították ki [Moran (1980) nyomán módosítva].

ábra). A növényfajokon architektúrájuk különbségei miatt eltérő számú herbivor rovarfaj telepszik meg (Lawton és Schröder 1977) és ez a különbség még egy növényi genuson belüli fajokra is fennáll (Leather 1985). De ugyanezt az összefüggést találjuk egyetlen herbivor rovar családra nézve is, például a mezofillumban táplálkozó kabócáfajok (Cicadellidae) száma korrelál a tápnövény fajok angliai elterjedésével (Claridge 1987). Moran (1980) a fügekaktuszfajok (*Opuntia* spp.) esetében bizonyította, hogy a növény elterjedtségének (azaz a terület hatásának) figyelembe vétele nélkül, az architektúráis komplexitásnak önmagában is pozitív hatása van a fajsáma (23.TA1/2. ábra).

Nemcsak természetes ökoszisztémákban igaz a terület–fajsám összefüggés: a szélesen elterjedt, nagy területeken termesztett fontos gazdasági növények, mint az például a kakaó, esetében is kimutatható (Strong 1974, 23.TA1/3. ábra). Ekkor a herbivor rovarfajokat már kártevőként vehetjük figyelembe. A „növényi sziget” fennállása időtartamának jelentősége abban mutatkozik meg, hogy az endemikus növényfajok nagyobb egyedszámú és diverzebb herbivor rovarközösséget tartanak fenn, mint a behurcolt növényfajok.

Kiemelendő, hogy a gazdanövények és rovar herbivorjaik terület–fajsám vizsgálata során szinte kivétel nélkül jóval magasabb α értékek adódtak, mint amelyet az egyensúlyi fajsám elmélet szigetekre jósolt. A selyemkóró (*Asclepias*




23.TA1/3. ábra. A kakaó termesztésével kapcsolatban nyilvántartott herbivor rovarkártevők számának (log skálán ábrázolva) kapcsolata az egyes termesztési területek kiterjedtségével [Strong (1974) nyomán módosítva].

syriaca) földrajzilag különböző populációi és a rajta élő növényevő rovarok által képzett terület-fajszám egyenesek meredeksége is 0,47 és 1,05 között volt (Seifert 1981), de találtak ennél nagyobb α értékeket is. Ennek oka valószínűleg az MNA-k jelenlétében rejlik, azaz, hogy a specialista herbivor rovarok száma növekedik a különleges másodlagos növényi anyagokat tartalmazó növény-szigetek méretének növekedésével. Például a selyemkóró igen toxikus szteránvázas vegyületeket, ún. szivglükozidákat, tartalmaz és viszonylag gazdag herbivor rovar közösség él rajta.

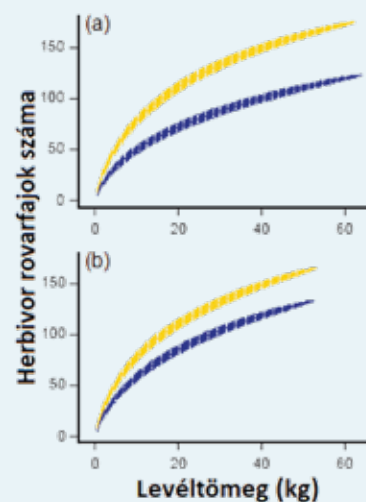
Érdeemes azonban megjegyezni, hogy az élőhelytípus, architektúra és más, nehezen kvantifikálható fogalmak következtében törekvés mutatkozik arra, hogy azokat a növényi tulajdonságokat, melyek a herbivorok fajszerének növekedéséért felelősek, egy jól mérhető mennyiséggel helyettesítsék, például a **biomasszával**. Straw és Ludlow (1994) azt találta, hogy bogáncsfajok (*Carduus* spp.) esetében a rovarok fajgazdagsága szorosan korrelált a gazdanövények biomasszájával viszonylag kis térbeli lépték mellett (g szárazanyag/1000 m²). Véleményük szerint a fás növényeken azért találunk nagyobb rovar fajgazdagságot, mert ezeknek nagyobb a fitomasszájuk.

A fajakkumuláció **időbeli folyamata** a növényevő rovarok és gazdanövényeik vonatkozásában is sajátosságokat mutat. Ebben az esetben a kérdés az, hogy a behurcolt és szigetként funkcionáló növényfajok milyen gyorsasággal és milyen mennyiségben akumulálnak herbivor rovarfajokat. Egyes fajok 100 év elmúltával sem „gyűjtenek” herbivorokat, mint például a gyalogakác, *Amorpha fruticosa* Magyarországon (Szentesi 1999). Más fajok, például az Ausztráliában az 1800-as évek elején meghonosított vadszeder (*Rubus fruticosus*) fajkomplexen jelenleg 41 herbivor rovarfaj található. A fajakkumulációs görbék aszimptotikusak. A „fajgyűjtés” több tényezőtől függ: a herbivor

rovarfajok specializáltságától; a behurcolt növényfaj rendelkezik-e rokon fajokkal az új hazájában; az esetleges rokonság ellenére is, az MNA-k milyen mértékben jelentenek gátat a megtelepedő fajoknak; és még továbbiak. Emiatt azokban az esetekben, amikor a behurcolt növényfajok fogyasztói hosszú idő (több száz év) után sem jelennek meg, valószínűleg nem arról van szó, hogy herbivorok nem találkoztak a növényvel, hanem inkább arról, hogy a növény specifikus anyagai gátolják a felismerést és megtelepedést. A becslések alapján egy idegen növényfaj esetében kb. 100 év telik el, amíg a helyi generalista herbivor rovarok és kb. 500-10000 év, amíg a specialista rovarok megjelennek rajta (Strong és mtsai 1984).

A kérdés kísérletesen is vizsgálható. Egy ún.  „közös kert” (common garden) módszert alkalmazva ugyanarra

a helyre telepítenek eltérő élőhelyekhez alkalmazkodott, de közel rokon fajokat. Amennyiben a herbivoriára vonatkozó faji sajátosságok ekkor is élesen megjelennek, megállapítható, hogy a növények tulajdonságai nemcsak fenotípusos plaszticitás eredményei, hanem genetikai alapjuk van. Burghardt és Tallamy (2013) azonos (kongenerikus) és különböző (nem



23.TA1/4. ábra. Növényevő rovarok (imágók) fajakkumulációs görbéi (a) nem rokon (eltérő genusokba tartozó) és (b) azonos genusokba tartozó fajokon. A vízszintes tengelyen az átvizsgált levelek mennyisége (tömege) látható. A sávok az átlag mellett a standard eltérést (SD) is mutatják, a sárga szín az őshonos, a kék a behurcolt növényfajokat jelöli. Látható, hogy az őshonos növényfajokon, akár eltérő, akár azonos genusokba tartoznak, több növényevő rovar található, mint a behurcolt fajokon [Burghardt és Tallamy (2013) nyomán módosítva].

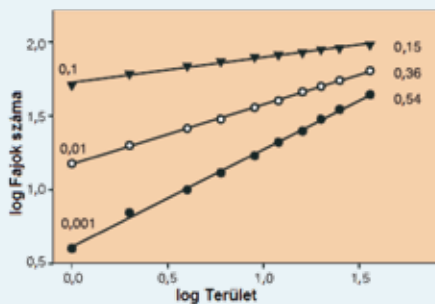
kongenerikus) genusokba tartozó 50 fajt ültetett egy „közös kertbe”. A kongenerikusak 12 őshonos és behurcolt genusba (*Acer*, *Betula*, *Carpinus*, *Cornus* stb.) tartoztak. A fákról két éven át gyűjtötték a növényevő rovarokat, amelyeket ötféle táplálkozási guildbe soroltak. Megtelepedésen kívül más paramétereket (tojásrakás, táplálkozás, denzitás) is mértek a rovaroknál. Minden esetben azt kapták eredményként, hogy az őshonos fajokon szignifikánsan több növényevő rovarfaj volt, mint a behurcolt növényfajokon függetlenül attól, hogy a növényfajok milyen rokonságban voltak (23.TA1/4. ábra).

23.TA2 A NEUTRÁLIS ELMÉLET ÉS A TERÜLET–FAJSZÁM EGYENESEK

A 21.3.2-ben megismertük Hubbell neutrális elméletét, amely mára egy fontos és lehetséges modellje a közösségszerveződéseknek. Az elmélet központi eleme a **diszperzió** és az **egyedek egyenértékűsége**, amit Hubbell (2010) **szimmetriának** nevez és szerinte ez a tény implicite megtalálható MacArthur és Wilson (1967) biogeográfiai fajegyensúly elméletében. Azonban van egy igen lényeges különbség a két elmélet között: míg a klasszikus elmélet **fajokra**, Hubbell neutrális elmélete eredeti formájában **egyedekre** vonatkozik (de lásd 21.3.2-öt). A feltételek viszont azonosak, ezért lehetséges az elmélet kiterjesztése a terület–fajszám mintázatot magyarázó egyensúlyi fajszám elmélet felé. A klasszikus egyensúlyi fajszám elmélet kolonizációs és extinkciós görbéinek szimmetriája annak ellenére fennáll, hogy a görbék lefutásukban nem tükrösképeznek egymásnak. A különbségnek az az oka, hogy míg a **kolonizáció egy faj** érkezését jelenti (amit egyetlen egyed képvisel), addig az **extinkció egy faj** kihalására (minden egyed kipusztulására) vonatkozik! A terület–fajszám összefüggés szerint a fajok a kolonizációs és extinkciós tulajdonságaikban eltérnek, a neutrális elméletben ez nem dönthető el, mert ilyen differenciák keletkezhetnek a fajok abundanciájában lévő különbségek miatt is.

Nézzük meg, hogy a logaritmizált terület–fajszám hatványkitevős összefüggésével kapott egyenesek meredeksége miként változik, ha különböző mértékű diszperziót veszünk figyelembe. A neutrális elméletben a lokális fajgazdagság kialakításának elsődleges mechanizmusa a diszperzió, ezért közösségi differenciálódást nem várunk kölcsönhatásokból (pl. versenyből).

Amennyiben a diszperzió mértéke nagyon alacsony, a szomszédos egyedek nagyrészt ugyanazon fajokból kerülnek



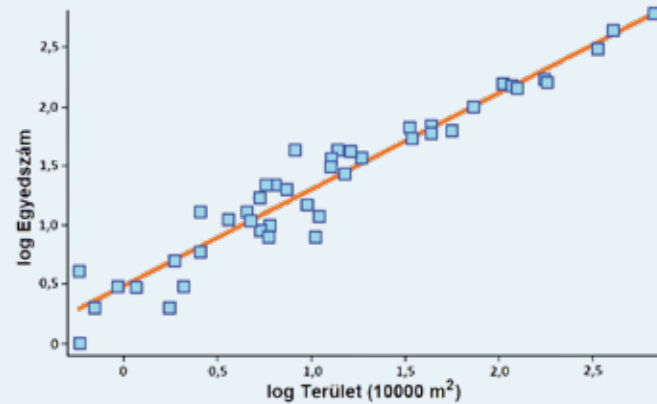
23.TA2/1. ábra. A neutrális elmélet és a terület–fajszám kapcsolata a diszperzió keresztül válik igen szemléletesé. Az ábra egy modellezés eredményét mutatja, amelyben a diszperzió mértékét növelték 10-szeres lépésekben (az ábra bal oldalán feltüntetve). Ennek eredményeként a logaritmizált terület–fajszám összefüggés egyenseinek a meredeksége csökkent (az ábra jobb oldalán feltüntetve) [Bell (2001) nyomán módosítva].

tett egyenes α érték kisebb lesz, 0,4 körüli. Ha még 10-szeresére emeljük a diszperziós rátát, a meredekség 0,1-0,2 közé csökken, mert majdnem minden faj majdnem minden területegységen jelen lesz (23.TA2/1. ábra) (Bell 2001)

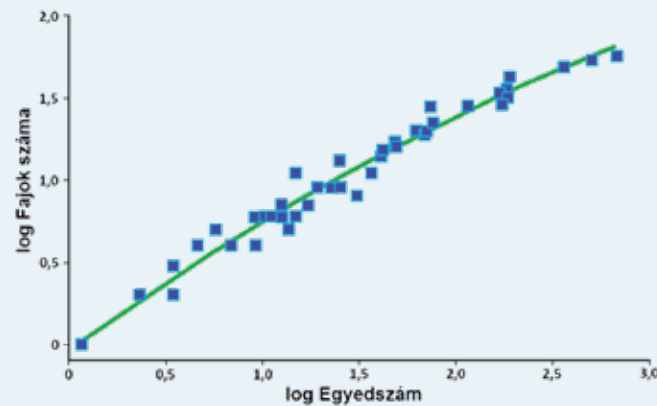
ki. Mivel az egyes területek között csak kevés közös faj van, az Arrhenius-féle hatványfüggvény kitevőjének a meredeksége nagy ($\alpha = 0,6-0,7$). Tízszer magasabb diszperzió esetében a fajok száma lokálisan növekedik és a szomszédos egyedek között gyakrabban jelennek meg más fajok egyedei. Újabb területek mintázásával már kevesebb új faj adódik a fajkészlethez: az előbb említett illesz-

23.TA3 AZ EGYEDSZÁM–FAJSZÁM FÜGGVÉNY

Haila és mtsai (1983) a finn Åland szigetvilág 44 szigetén vizsgálták a szigetek méretét, a rajtuk költő madarak faj- és egyedszámát. A területnövekedésével nőtt az egyedszám és az egyedszám pozitívan korrelált a fajszámmal (23.TA3/1. és 23.TA3/2. ábra). Tapasztalati tény, hogy a mintavételi terület, időtartam vagy intenzitás növelésével a **mintabeli egyedszám** is növekszik, mellyel párhuzamos a fajszám emelkedése. Utóbbi



23.TA3/1. ábra. Az Åland szigetvilágban (Finnország) a szigetek területe és a rajtuk megfigyelt madarak egyedszáma szoros pozitív korrelációt mutatott [Haila és mtsai (1983) adatai alapján Rosenzweig (1999) nyomán módosítva].



23.TA3/2. ábra. Az Åland szigetvilágban (Finnország) a madarak egyedszáma pozitív korrelációt mutatott a madárfajok számával is [Haila és mtsai (1983) adatai alapján Rosenzweig (1999) nyomán módosítva].

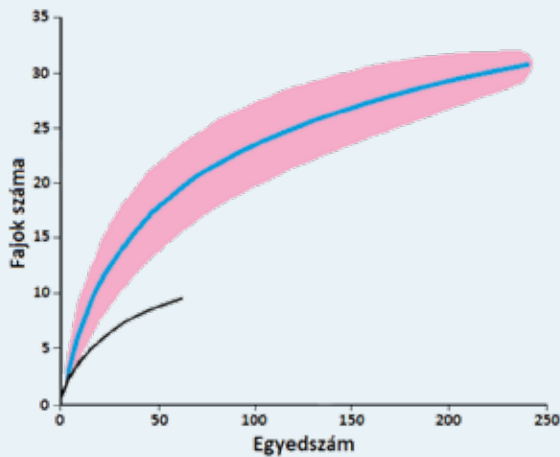
esetben a (mintabeli) egyedszám *versus* fajszám függvény („rarefaction” analízis) lehet a vizsgálat tárgya. Nyilvánvaló, hogy a mintának egységnyi területekkel való, illetve egy-egy egyeddel való fokozatos bővítése az egyedek egyenletes területi eloszlásának feltételezése esetén párhuzamba állítható (Coleman 1981). Ugyanakkor a kérdéskör némiképpen el is különül a 23.TA4-ben tárgyalt terület–fajszám összefüggéstől.

Az i faj egyedszámát n_i , az összegyedszámot N_T jelölje. Az összes egyed közüli véletlen választásakor az egyed $p_i = n_i / N_T$

valószínűséggel tartozik az i fajhoz és $1 - p_i$ valószínűséggel egy tetszőleges másik fajhoz. Ha a mintavételkor m számú egyedet választunk, az egyszerűség kedvéért független visszatevéses eljárással, akkor $(1 - p_i)^m$ lesz annak a valószínűsége, hogy az összes választott egyed az i -től eltérő fajhoz tartozik. Ennek a valószínűsége viszont, hogy a választott egyedek között lesz olyan, amelyik az i fajhoz tartozik: $1 - (1 - p_i)^m$, $i=1, 2, \dots, S_T$. A 23.TA4-ben, az (1) formulánál leírthoz hasonló okfejtéssel, S_T -vel jelölve az össz fajszámot, az m elemű véletlen mintában előforduló fajok számának várható értéke:

$$E(S(m)) = \sum_{i=1}^{S_T} (1 - (1 - p_i)^m).$$

Az $m \rightarrow E(S(m))$, $m=1, 2, \dots$ függvény m növekedésével S_T -hez tart. Elemi megfontolással belátható, hogy $E(S(m))$ az m -nek konkáv függvénye. Attól a fentebbi feltételtől, hogy



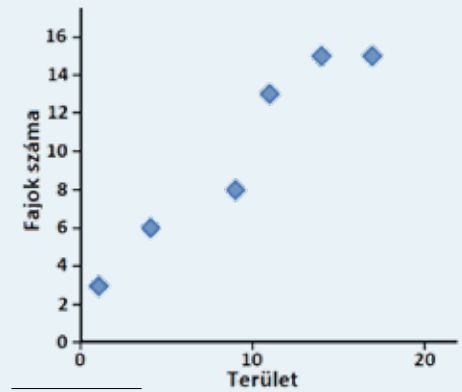
23.TA3/3. ábra. Futóbogár-együtteseknél az egyedszám növekedésével nőtt a fajok száma. Egy idős (fekete színű vonal) tölgyesben 63 bogáregyed alapján a rarefaction módszer a fajszámot 9-re, egy fiatal (kék színű vonal) fenyőültetvényen 243 begyűjtött egyed alapján 30-ra becsülte. A valós fajszám ezeknél az értékeknél magasabb. A rózsaszínű sáv a 95%-os konfidencia intervallumot jelzi [Niemei és mtsai (1988) adatai alapján Gotelli és Graves (1996) nyomán módosítva].

visszatevéses mintavételről van szó, nagy esetszámok mellett közelítés erejéig el lehet tekinteni (az ilyen esetre vonatkozó képlet közismert a szakirodalomban). Példát a fajakkumulációs függvényre a 23.TA3/3. ábra mutat.

23.TA4 A SZIGETBIOGEOGRÁFIA ALAPMODELLJEI: FAJAKKUMULÁCIÓS GÖRBÉK

A fajakkumulációs kérdéskör a szűnfenobiológia és az ökológia számos területén felbukkan. A leggyakrabban a mintavételezés, mintázatfeltárás alkalmával kell figyelembe venni a fajgazdagság területfüggését, de a szigetek fajgazdagságának vizsgálatakor sem nélkülözhető a fajszámnak a mintavételi területtől, illetve időtől függésének az ismerete.

Tekintsük a a_1, a_2, \dots területű diszjunkt mintaterületeknek egy sorozatát. Regisztráljuk egy élőlénycsoport (pl. egyenes-szárnyúak) fajainak S_1, S_2, \dots számát a fokozatosan bővülő, egyesített mintaterületeken, melyek területei rendre $A_1 = a_1, A_2 = a_1 + a_2, \dots$. A területek növekedő sorozatát tekinthetjük szigeteknek vagy szigetszerű képződmények sorozatának is. Hasonló a helyzet akkor, ha rögzített helyen növekvő megfigyelési időtartamokban a növekvő egyed-számok melletti növekvő fajszámokat regisztráljuk. Az (A_i, S_i) terület *versus* fajszám értékpárokból szerkeszthető grafikon („fajakkumulációs görbe”) könnyen beláthatóan növekvő (23.TA4/1. ábra) és többnyire



23.TA4/1. ábra. Fajakkumulációs grafikon. A 3. és 6. grafikonpontok között konkáv grafikonszakasz látható.

konkáv, annak megfelelően, hogy a mintaterület növelésével általánosságban egyre kevesebb új faj kerül a mintába. A mintavételi terület, időszak stb. inhomogenitásai miatt viszont gyakran aránytalanul kicsi fajszámnövekedés is bekövetkezik.

A területi fajakkumulációs grafikonnak vagy „görbének” reális, terepi körülmények között regisztrálható alakja a statisztikus ökológia egyik kitüntetett objektuma. Előjáróban, motivációként említjük meg, hogy a mintavételi terület 10-szeresre növelésekor a regisztrált fajszám széles vizsgálati körben tendenciaszerűen mintegy kétszeresére növekszik (ld. az alábbi (7) formulát a közelítően érvényes $\xi=0,25$ paraméter értékkel). Általában is, a görbe alakjának alapján gyakran adható jó becslés nagy területen megjelenő fajok számára. Ez a kérdéskör fontosságát mutatja.

23.TA4.1 Formális megközelítés és a véletlen találat modell

Ha az alapsokaságot hordozó, A_T nagyságú teljes területen fennáll az egyedek és fajok eloszlásának függetlensége és egyenletessége, akkor képlet adható egy A területű részterületen, mintaterületen visszatevéses módszerrel gyűjtött egyedek esetében előforduló fajok $S(A)$ számának $E(S(A))$ átlagára. Konkrétabban, belátható, hogy fennáll:

$$E(S(A)) = \sum_{i=1}^{S_T} \left(1 - \left(1 - \frac{A}{A_T} \right)^{n_i} \right), \quad 0 \leq A \leq A_T \quad (1)$$

ahol S_T az A_T -nek megfelelő teljes területen belüli fajok száma (a modellben akármilyen nagy is lehet), n_i ($i=1, \dots, S_T$) az i fajnak a teljes területen belüli egyedszáma, így a teljes egyedszám $N_T = n_1 + n_2 + \dots + n_{S_T}$. Látható, hogy ha A növekedőleg eléri az

$$A_T \text{ értéket, akkor a hatvány } 0 \text{ lesz és } E(S(A_T)) = \sum_{i=1}^{S_T} 1 = S_T.$$

Az előbbi feltételek mellett a formula meghatározza az $A \rightarrow S(A)$, $0 \leq A \leq A_T$ növekedő, felülről S_T korláttal bíró területi fajakkumulációs függvényt adott $(n_1, n_2, \dots, n_{s_T})$ fajszám-együttes és A_T teljes terület mellett.

Mindezt azonban csak akkor használhatjuk fel valóságos területi fajakkumulációs görbe alakjának prognosztizálására, ha egyrészt a területi eloszlást **egyenletesnek** feltételezzük, vagyis eltekinthetünk terepi, szezonális stb. inhomogenitásoktól, foltoktól és nincsenek erős fajasszociációk. Az (1) formulát speciális esetre is felírhatjuk.

$$n_1 = n_2 = \dots = n_{s_T} = \frac{N_T}{S_T}, \text{ akkor természetesen}$$

$$E(S(A)) = S_T \left(1 - \left(1 - \frac{A}{A_T} \right)^{N_T/S_T} \right) \quad (2)$$

(23.TA4/2. ábra, kék színű vonal).

Ha az $(n_1, n_2, \dots, n_{s_T})$ megoszlása **szélsőségesen egyenetlen**, azaz $n_1 = n_2 = \dots = n_{s_T-1} = 1, n_{s_T} = N_T - (S_T - 1)$, akkor

$$E(S(A)) = 1 + (S_T - 1) \frac{A}{A_T} - \left(1 - \frac{A}{A_T} \right)^{N_T - (S_T - 1)} \quad (3)$$

(23.TA4/2. ábra, vörös színű vonal).

Folytonos eloszlások, például a lognormális fajabundancia eloszlás esetében körülményesebb az $E(S(A))$ terület *versus* várható fajszámfüggvény hasonló előállítás (Coleman 1981).

Az (1) formula ökológiai használhatóságát nagymértékben csökkenteti, hogy élnünk kell a területi eloszlás egyenletességére vonatkozó feltételezéssel.

Másrészt a teljes területre vonatkozó n_i egyedszámok előzetesen gyakran ismeretlenek. Az (1) összefüggés korlátozott alkalmazhatósága az oka annak, hogy már a statisztikus ökológia korai éveiben számos kísérlet

történt reális, terepi körülmények közötti fajakkumulációs függvények, görbék bevezetésére annak reményében, hogy ezek a modellek tendenciaszerűen széles körben összeegyeztethetők a fajakkumulációra vonatkozó megfigyelésekkel.

23.TA4.2 Klasszikus fajakkumulációs modellek

Az alábbi három modell esetében feltételezzük, hogy a terület mellett a fajszámok is folytonos változók.

Az Arrhenius-féle modell

A modell alapja az a feltételezés, hogy **ha az A terület ΔA -val nő, akkor az S fajszámnak ΔS -sel való növekedése** valamely pozitív $\zeta (\leq 1)$ faktortól eltekintve ugyanolyan arányú, mint amekkora A -nak a növekedési aránya:

$$\frac{\Delta S}{S} = \zeta \frac{\Delta A}{A} \quad (0 < \zeta < 1) \quad (5)$$

másképpen,

$$\frac{A \Delta S}{S \Delta A} = \zeta \text{ vagy } \frac{\Delta S}{\Delta A} = \zeta \frac{S}{A} \quad (6)$$

Az utóbbi alak infintezimális formában $\frac{dS}{dA} = \zeta \frac{S}{A}$. Feltéve,

hogy a kezdeti, $A=1$ -hez tartozó egyedszámmra $S(1)=C (>0)$, a **kezdeti érték feladat** (4.3, 9.TA4) megoldása a $(0 < A < A_T)$ vagy szűkebb értelmezési tartományon az

$$S(A) = CA^{\zeta} \quad (7)$$

hatványfüggvény. Az $S(A)$ függvény nyilvánvalóan növekedő, emellett 1-nél kisebb ζ -re konkáv. Ezt a fajakkumulációs függvény bevezetését Arrhenius javasolta (Arrhenius 1921). Fontos megjegyezni, hogy Arrhenius empirikus képlete nem származtatható közvetlenül a formális következtetéseken alapuló (1) formulából.

Ha speciálisan a növekvő területsorozat geometriai sorozat, akkor a (7) formula szerint az $S(A_i)$ sorozat is geometriai sorozat, mert az $A_i = a^i$ választással ($i=1,2,\dots$).

A (7) formula szerinti terület *versus* fajszám függvény a biológiában gyakran használt kifejezéssel élve ún. **allometriás összefüggést** ír le. Az experimentumban C és ζ paraméter alkalmas választásával, illesztésével számos esetben megfelelő közelítés érhető el, vagyis az S_i fajszám sorozat növekvő elemei a megfelelő A_i területek előbbi függvényeként: $S_i \approx S(A_i) = CA_i^{\zeta}$.

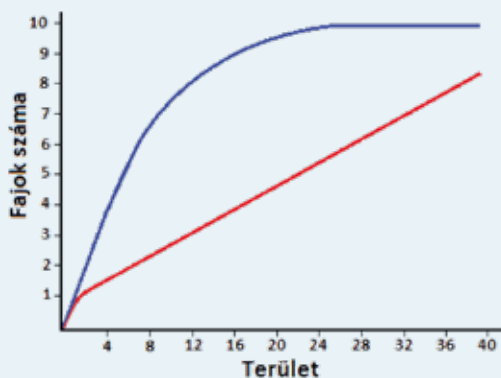
Az (5), illetve vele ekvivalens (6) formulák azt fejezik ki, hogy a bennük szereplő megfelelő törtek szorzata állandó, nevezetesen ζ ; azaz nem függ A -tól (a modell, illetve a formulák egyfajta „**önhasonlóságot**” fejeznek ki).

Gyakran előnyös a (7) formulának az ekvivalens

$$\log S(A) = \log C + \zeta \log A \quad (8)$$

alakját tekinteni, mely mutatja, hogy a modell szerint a fajszám logaritmus a terület logaritmusának lineáris függvénye, illetve hogy $\log S(A)$ -t $\log A$ függvényében ábrázolva ζ meredekségű egyenes adódik, mely a függőleges tengelyt $\log C$ -ben metszi.

Ha tehát a modell adott esetben jó közelítést ad, akkor a megfigyelt $(\log A_i, \log S_i)$ pontpárok, illetve, a log-log skálán ábrázolt (A_i, S_i) pontpárok egyenes közelében fekszenek. Az Arrhenius-féle modellt jól közelítő esetekben a (8) formula szerinti ábrázolás lehetőséget teremt például különböző ökológiai megfigyelésekből adódó **ζ paraméterek összevetésére**, hiszen



23.TA4/2. ábra. Terület-fajszám várható érték grafikonok. A kék vonal a véletlen találat modell, a piros vonal a szélsőségesen egyenetlen eloszlás grafikonját szemlélteti.

csupán a megfigyelt $(\log A_i, \log S_i)$ pontpárokhoz illesztett egyenesek meredekségi paramétereit kell figyelembe vennünk.

A Gleason-féle modell

Az Arrhenius-féle modell bevezetésével szinte egy időben javasolta Gleason (1922) a következő, szintén folytonos

$$S(A) \approx a + b \log A \quad (0 \leq A, \quad 0 < b) \quad (9)$$

fajakkumulációs modellt. A modell szerint az akkumulált fajszám **a terület logaritmusával** lineárisan növekszik. Ez esetben azt tesszük fel a modell bevezetéséhez, hogy

$$\Delta S = b \frac{\Delta A}{A},$$

vagyis az **S fajszám**nak a ΔS (abszolút) növekedése arányos **A-nak a b arányossági tényező szerinti relatív növekedésével**. Átrendezve: $\frac{\Delta S}{\Delta A} = b \frac{1}{A}$, innen az infinitezimális alak,

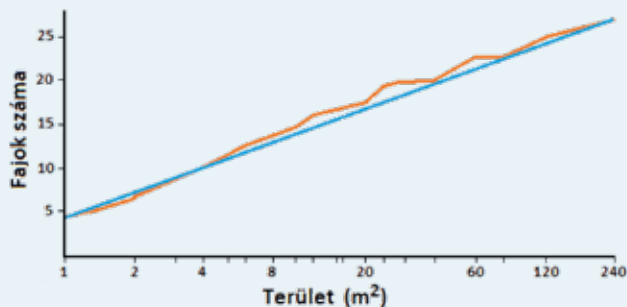
ami az $S(A)$ függvényre vonatkozó differenciálegyenletnek tekinthető. Valamely kezdeti, mondjuk $S(1)=a$ kezdeti feltétel mellett a kezdeti érték feladat megoldása a megfelelő értelmezési tartományon valóban az

$$S(A) = a + b \log A \quad (0 < A < \infty) \quad (10)$$

függvény. Logaritmikus skálán ábrázolva az A_i értékeket, az S_i értékek egy b meredekségű egyenes közelében helyezkednek el.

Az $A_i = a^i, i=1, 2, \dots$ geometriai terület-sorozatára egyébként az $S(a^i) = a + b \ln a^i = a + bi \ln a$, vagyis számtani fajszám-sorozat adódik. Figyelemre méltó, hogy az Arrhenius- és a Gleason-féle függvény paramétereinek alkalmazott értékei mellett a két modell közötti eltérés széles területi intervallum tartományban egészen csekély. Gleasonnak (1922) a saját felvételezése alapján készített függvényt a 23.TA4/3. ábra mutatja.

A modell nagy előnye, hogy – például az Arrhenius-féle modellel szemben – több, külön-külön vizsgált taxon fajaira vonatkozó jó illeszkedés a taxonok együttesére is átvihető, mert



23.TA4/3. ábra. Az egy négyzetméteres kvadrátokban talált növényfajok száma egy rezgőnyár állományban USA Michigan államában. A narancssárga színű vonal a felvételezett fajok számát jelöli, a kék színű egyenes a $\log A$ adatokhoz illesztett regressziót. A vízszintes tengely logaritmikus beosztású [Gleason (1922) nyomán módosítva].

például megfelelő indexszel jelölve a két taxonra vonatkozó mennyiségeket, $S_1(A) = a_1 + b_1 \ln A$ és $S_2(A) = a_2 + b_2 \ln A$, amikor is összevonva a két taxon fajait, az összevont fajszámokra

$$S_1(A) + S_2(A) = S_{sum}(A) = (a_1 + a_2) + (b_1 + b_2) \ln A.$$

Egy komparatív elemzés során Connor és McCoy (1979) 100 tanulmány adatait vizsgálta meg és azt találta, hogy a jobb illeszkedést a legtöbb esetben a hatványfüggvény szerinti, azaz az Arrhenius-féle összefüggés adta és a Gleason szerinti illeszkedés csak az esetek kb. 30%-ában volt megfelelő. Ezt a relatíve alacsony arányt annak tulajdonították, hogy a legtöbb adatkészlet nem megfelelő méretű.

A szigmoid modell

A modell szerint az **A terület ΔA -vel való növekedésének és az S fajszám ΔS -sel való növekedésének az aránya** egy számszorozótól eltekintve az **A nagyságú területen belüli S fajszám**nak és a **területen kívüli $S_T - S$ fajszám**nak a **szorzata**:

$$\frac{\Delta S}{\Delta A} = kS(S_T - S) \quad (0 \leq A). \quad (11)$$

Infinitezimális formában: $\frac{dS}{dA} = kS(S_T - S)$. Az $S(0) = S_0 (> 0)$

kezdeti értékkel kiegészítve adódó kezdeti érték feladat megoldása az

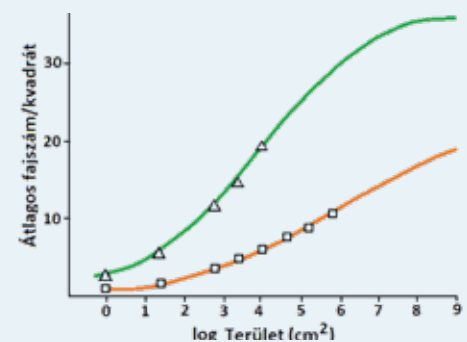
$$S(A) = S_T \frac{1}{1 + \left(\frac{S_T}{S_0} - 1 \right) e^{-S_T k A}} \quad (12)$$

ún. logisztikus függvény, melynek grafikonja ún. **szigmoid görbe** (pl. Izsák és mtsai 1981), adott esetben inflexió ponttal a pozitív, reális A tartományban.

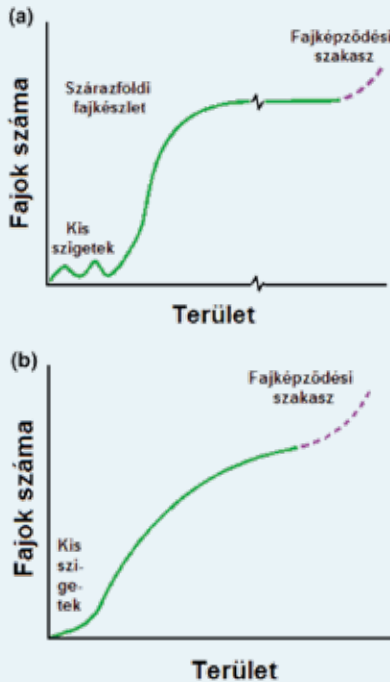
Sigmoid területi fajakkumulációs függvény bevezetését megfigyelések alapján Archibald javasolta (1949, 23.TA4/4.

ábra), és ma is számos szerző számol be ilyenről. Hasonló grafikon alak terepi körülményekkel kapcsolatos megfontolásokkal is indokolható. Az ismertetett modellt többnyire szigetek vagy szigetszerű élőhelyek (foltok) esetére alkalmazzák (Levins 1969).

A kisméretű szigetek rendkívül lassú fajszám növekedést mutatnak a kolonizáció kezdeti stádiumában



23.TA4/4. ábra. A gyapjúsás (*Eriophorum* sp., háromszögek) és a szőrű (*Nardus* sp., négyzetek) logisztikus összefüggést mutató terület-fajszám görbéi. A felvételezések az előbbinél lápréten, az utóbbinál kaszálón történtek. [Archibald (1949) nyomán módosítva].

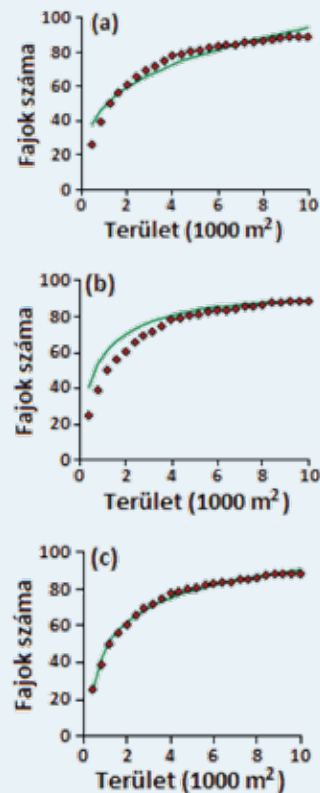


23.TA4/5. ábra. Aritmetikus tengelyeken ábrázolt terület–fajszám görbék. (a) Lomolino (2000, 2001) által javasolt görbe, amely a kis méretű szigetek esetében alacsony fajszámokat, a nagy méretűeknél nagy fajszámokat feltételez (a folytonos vonalak). (b) Triantis és mtsai (2012) által kapott függvény, amely megerősíti a szigmoid görbe lehetőségét. Mindkét görbén a felső, szaggatott vonallal jelzett szakasz nagy szigetek esetében zajló, fajképződésből származó fajszámnövekedésre utal [Lomolino (2000, 2001) és Triantis és mtsai (2012) nyomán módosítva].

(23.TA4/5. ábra). Ekkor a fajgazdagság független lehet a sziget területétől, mert sok faj esetében nem alakulnak ki életképes populációk az alacsony forrásszintek miatt. Ha ezek alapján számítjuk a terület–fajszám összefüggést, akkor nem telítődési, hanem szigmoid alakot kapunk (Lomolino 2000, 2001).

23.TA4/6. ábra. Kína szubtrópusi örökzöld erdeiben végzett ugyanazon terület–növényfajszám felvételezés adataihoz illesztett modellek: (a) hatványfüggvény, (b) véletlen találat modell és (c) logaritmusos modell. A piros négyzetek az adatokat, a zöld vonal az illesztett függvény alakját jelzi [Wei és mtsai (2014) nyomán módosítva].

Az egyes biotopokon belül a közösségek terület *versus* fajszám függés tekintetében jelentősen eltérhetnek. Érdekes összevetni, hogy a már megismert terület–fajszám modellek mennyire hasonló vagy mennyire eltérő illesztéseket eredményeznek. Wei és mtsai (2014) növények fajszámának területfüggését vizsgálták kínai szubtrópusi erdőkben. Adataikra a



hatványkitevős, a céltábla és a logaritmusos modellt illesztették, melyek közül az utóbbi bizonyult a legalkalmasabbnak (23.TA4/6. ábra).

23.TA5 A „ZAVARÁS” HATÁSA A SZIGETEK FAJGAZDAGSÁGÁRA

Természetes közösségek állapotát és perzisztenciáját különböző erősségű és időtartamú „zavarások” folyamatosan befolyásolják (22. fejezet). A „zavarás” fajokat távolíthat el vagy adhat hozzá a közösséghez. Gondoljunk Sousa kísérleteire (22.TA5), amelyben különböző tömegű tengerparti sziklákat (tekintsük ezeket szigeteknek) kolonizáltak algafajok. Különösen a kisméretű sziklák voltak érzékenyek a „zavarásra”, amelyeken egyrészt jelentős fajcserélődés, másrészt szinkron fajkihalás történt, amikor a sziklát egy nagyobb hullámverés átfordította. A gyakori és erős „zavarás” megakadályozhatja fajok megtelepedését, míg a ritkán bekövetkező „zavarások” populációk közötti kölcsönhatásoknak nyitnak teret. Ezek a folyamatok egyszerűen **nem-egyensúlyi** állapotot hoznak létre vagy tartanak fenn. Ugyanide sorolhatjuk a rendszeresen előforduló időjárás események (tájfúvok, hurrikánok) hatását is a szigeteken.

23.TA6 VIZSGÁLATOK A TERÜLET ÉS AZ ÉLŐHELY HATÁSÁNAK ELKÜLÖNÍTÉSÉRE

Eddigi ismereteink a terület, vagy csak az élőhely fajgazdagságot meghatározó jellegéről, esetleg mindkét tényező együttes jelentőségéről kialakult, igen változatosak. A **terület** határozta meg a madár fajgazdagságot Ausztrália nyugati partjainál található szigeteken (Abbott 1978), a halfaj gazdagságot a föld eltérő földrajzi helyein található tavak esetében (Barbour és Brown 1974), és fák, szárazföldi csigák, futóbogarak és erdei madarak fajgazdagságát egy svédországi erdőben (Nilsson és mtsai 1988). Ezzel szemben az Égei-tenger szigetein élő madarak fajgazdagságát az **élőhely diverzitása** határozta meg (G. E. Watson



23/7. kép. Karfilkorall (*Pocillopora damicornis*, Pocilloporidae) © Philippe Bourjon

1964). Kallimanis és mtsai (2008) Görögország 237 pontján végeztek vizsgálatot, amelyben a terület nagyságának és az élőhely diverzitásának korrelációját és **együttes hatásukat** mutatták ki edényes növény fajgazdagságának meghatározásában, valamint ennek kapcsolatát a növényevő rovarok fajgazdagságával (23.TA1). A növényi architektúráls bonyolultság rovarok fajgazdagságát befolyásoló hatásának analógiája tengeri élőhelyeken is felfedezhető. A Csendes-óceán trópusi vizeiben élő korall, a

Pocillopora damicornis faszzerűen elágazó testén, méretétől függően, 25 tízlábú rákfaj akár 100 egyede is előfordulhat.

23.TA7 LEVINS METAPOPOPULÁCIÓS MODELLE

Levins (1969) modellje **determinisztikus** és feltételezi, hogy a foltokat elfoglaló lokális populációk egyenértékűek, és az élőhely foltok foglaltsága változik időben. Ugyanakkor a populációk foltokból való kihalása egymástól függetlenül történik, aminek következménye a teljesen aszinkron populációdinamika. A populációk egyenlő mértékben produkálnak emigránsokat. Az emigránsok áthaladnak a teljes folt-hálózaton és az üres foltokat elfoglalják. Egy foltban található populáció kihalása és ugyanannak a foltnak újrakolonizációja viszonylag lassú folyamat a populáció demográfiai eseményeihez képest. Emiatt bármelyik folt két állapotban lehet, üres (abszencia, 0) és elfoglalt (prezencia, 1). A foltok elfoglalásának dinamikáját az alábbi differenciálegyenlet írja le:

$$\frac{dp}{dt} = cp(1-p) - ep, \quad (1)$$

t az idő, p az elfoglalt foltok száma, c (kolonizáció) és e (extinkció) paraméterek, a kihalási sebesség a foltokról pedig ep , ami feltételezi, hogy a kihalás azonos sebességgel és a más foltok populációitól függetlenül történik. A foltok kolonizációja $cp(1-p)$ sebességgel zajlik, ami ismét feltételezi, hogy az elfoglalt p számú folt mellett $1-p$ számú folt van üresen, melyek kolonizációja arányos a már elfoglalt foltok számával. Ez a két ráta meghatározza a dinamikát. Könnyen belátható, hogy egyensúly (p^*)

$$p^* = 1 - \frac{e}{c}, \quad (2)$$

érték mellett áll fenn. Amikor e kisebb, mint c , akkor p az egyensúlyi denzitás felé közeledik, máskülönben az elfoglalt foltok száma csökken. Az (1) formula a 23.TA4.2-ben található (11) formulában megadott alakra hozható, ezért a foltok számának időbeni változását megadó $p(t)$ megoldásfüggvény grafikonja szigmoid görbe.

23.TA8 HANSKI METAPOPOPULÁCIÓS MODELLE

Levins determinisztikus felfogásától (23.TA7) eltérően Hanski (1999) a sztochasztikus folyamatokra (➡ Markov-láncokra) helyezi a hangsúlyt. Szerinte **a metapopuláció lokális populációk együttese, melyek térben elkülönült élőhelyfoltokat foglalnak el.** Fontos feltételezése, hogy jelentős kihalási kockázat jellemzi a populációkat, amely során sztochasztikus egyensúly jön létre egy üres, de túlélésre alkalmas lokális folt kolonizációja és extinkciója között. A migráció távolságfüggő és ezért a foltok

térbeli elrendezése jelentősen befolyásolja a metapopulációs dinamikát. A foltok mérete eltérő, de nincs olyan méretű folt, amely egy az ott élő populáció hosszútávú túlélését megengedné. A modell realizistikusabbá tétele érdekében dolgoztak ki egy sztochasztikus folt-elfoglalási modellt, amelyet „előfordulási (incidencia) függvény modellnek” neveztek el (Hanski 1992) és szándékosan használja Diamond hasonló nevű függvényében kifejeződő tartalmat (21/6. ábra). Ennek értelmében: a lokális kihalás valószínűsége, a foltmérettel összefüggésben, a lokális populáció méretétől függ; a migráció és így az üres foltok kolonizációja pedig távolságfüggő. A modell a táj szerkezetét is figyelembe veszi és az ún. mentőhatást (23.TA16) is beépíti.

23.TA9 METAKÖZÖSSÉGEK SAJÁTOSSÁGAI LEÍRÓ ELMÉLETEK

A metaközösségek kialakulására az alábbi egymást nem teljesen kizáró, közös elemeket tartalmazó, elméletek jelentek meg (Leibold és mtsai 2004):

- Foltdinamikai koncepció.** Az eltérő foltok azonos értékűek: vagy foglaltak vagy szabadok. A lokális fajdiverzitást a diszperzió limitálja. A térbeli dinamikát a lokális kolonizáció és extinkció szabályozza. Erre az esetre Hanski és munkatársainak a kutatásai mutatnak példákat. Ők nemcsak egy faj populációival, hanem több faj által alkotott metaközösséggel is végeztek vizsgálatokat.
- Fajválogató koncepció.** Az eltérő folt típusok jelentős különbségeket okoznak a fajok lokális demográfiájában és a lokális fajkapcsolatok kimenetében. A fajgazdagságot a lokális foltkülönbségek és a diszperzió együtt alakítja. Ez a megközelítés a niche-elkülönülést jelentősebbnek tartja a térbeli foltdinamikánál. Leibold és mtsai (2004) példaként tavakban élő regionális plankton metaközösségeket említene, melyek rendkívül ellenállóak (rezisztensek) más, a régióból származó planktonfajok inváziójával szemben, hacsak jelentős „zavarás” nem éri a közösséget.
- Tömeghatás koncepció.** Ez a koncepció az immigrációra és emigrációra helyezi a hangsúlyt. Ezek befolyásolják a lokális populációdinamikát. Így a fajok „elkerülhetik” a lokális versenytől következő kizáródás egy olyan közösségben, ahol „rossz” versenyzőnek minősülnek, viszont sikeresek lehetnek egy másik közösségben. Ezt a másik közösséget diszperzió útján érik el. Ez a változat éppen a lokális dinamika jelentőségét hangsúlyozza (amely a jelenlegi esetben nem a foltminőségen keresztül jut érvényre!). A mentőhatás (23.TA16) jelentősége nagy. Két, egyelőre csak kevéssé meggyőző példa áll rendelkezésre, ahol diszperzióra alkalmas folyosókat (korridorok) alakítottak ki.

(d) **Neutrális koncepció.** Valamennyi faj populációja azonos versenyképességgel, mozgásképességgel és populációnövekedési rátával rendelkezik (lásd a makroökológia neutrális elméletét a 21.3.2-ben). A populációs interakció a fajok között **véletlen mozgás** (random walk) következtében jön létre és ez megváltoztatja a populációk relatív gyakoriságát. A fajgazdagság változása, fajvesztés, kihalás (extinkció), vagy emigráció és fajnyerés (immigráció), valamint fajképződés (speciáció) által zajlik. A 21.TA3-ban ismertetett példa alapján, valamint Hubbell trópusi esőerdőkben végzett vizsgálataiból következtettek egy ilyen modell lehetőségére.

A fentiek alapján látható, hogy még több vizsgálatra van szükség bármelyik koncepció realitásának megállapításához.

23.TA10 A SZIGETBIOGEOGRÁFIA ALTERNATÍV ELMÉLETE: ENERGIA–FAJSZÁM MODELL

A terület–fajszám összefüggés, különösen annak eredeti MacArthur és Wilson-féle megfogalmazása, az egyensúlyi fajszám elmélet, igen sok irányból és szinte folyamatosan kapott bírálatokat. Ezek egy részét sorra vettük. Megállapítható, hogy a legtöbbjük részleteket kifogásol, vagy olyan hiányokat vet fel, amelyek többsége nem is szerepelt célként az elmélet kidolgozásánál.

Egyik sem lépett fel azonban azzal az igénnyel, hogy teljes mértékben helyettesítse a terület–fajszám elmélet egyik vagy másik komponensét más paraméterrel. Nem sokkal az elmélet publikálása után azonban már jelentkeztek ilyen törekvések is. Kifogásuk az, hogy a terület, amely méretében ugyan változik, és növekedésével lehetővé teszi egyre nagyobb egyedszám és így fajszám jelenlétét, túlságosan általános fogalom, nem világos a tartalma. Emiatt egy sokkal pontosabb változóra van szükség, amely közvetlen módon kifejezi a populációmérettel és a fajszámmal a kapcsolatot. Ez lehet az **energia**, amit a produktivitással becsülhetünk viszonylag nagy pontossággal. Az alternatív elméletet **energia–fajszám elméletnek** nevezhetjük és mára egy erősen formalizált területté vált.

Az energia–fajszám elméletből kifejlődött egy új tudományterület, bár megtartva ezt a kifejezést is, önmagát az **ökológia maximális entrópia elméleté**ként (Maximum Entropy Theory of Ecology, METE) azonosítja és igen fejlett matematikai apparátussal értelmezi a makroökológia egész területét, a fajkölsönhatásokat, léptékfüggő folyamatokat, szigetbiogeográfiát és más területeket (Harte 2011).

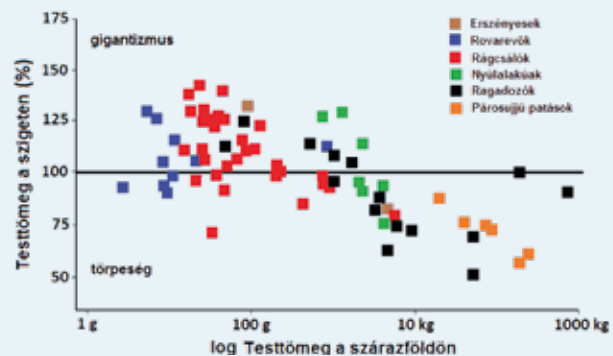
23.TA11 A SZIGETEN ÉLŐ POPULÁCIÓK SAJÁTOSSÁGAI

A kiterjedtebb területekhez hasonlóan a szigeteken is **populációdinamikai** folyamatok zajlanak. Hanski (1986) hat cickányfaj

(*Sorex* spp.) populációdinamikáját vizsgálta Finnországban 0,1-500 ha méretű, egymástól 10-3000 m távolságra lévő szigeteken. Populációk kihalását leggyakrabban kis szigeteken tapasztalta. A versengésben domináns és legnagyobb testméretű erdei cickány (*S. araneus*) csak a 2 ha-nál nagyobb szigeteken volt jelen. Kihalásukat a kisebb szigeteken **demográfiai okokkal** magyarázta (3. fejezet). A kisebb testméretű cickányok esetében a kihalás **környezeti sztochaszticitás** miatt következett be. A fajok diszperziós képessége meglepően nagy volt, de a kisebb testméret felé haladva csökkent. Emiatt több faj is hiányzott a nagyobb szigetekről, viszont egyes fajok olyan szigeteken is megjelentek, ahol a sziget méretet nem volt alkalmas életképes populációk fenntartására.

A szigetethatás gyakran rendkívül látványos anatómiai, élettani és morfológiai következményekkel járhat. Lomolino (1985) összehasonlította 71 szárazföldi és szigeten élő rokon emlősfaj testtömegét (23.TA11/1. ábra). Határozott tendencia mutatkozott mind a **törpeség**, mind a **gigantizmus** kialakulásának irányában.

Málta és Szicília szigetein egy méter magas törpe elefánt (*Loxodonta falconeri*), a Jeges-tengeren található Vrangel-szigeten



23.TA11/1. ábra. Szárazföldön és szigeteken élő rokon emlősfajok testtömegének összehasonlítása. A 71 emlősfaj Észak- és Dél-Amerika, Európa és Malajzia szigetein honos. A szigeten élő fajok testtömegét a szárazföldi fajok testtömegének százalékában fejezték ki. A folytonos vonal mentén a testtömegek azonosak a szárazföldön és a szigeteken, attól felfelé gigantizmusról, lefelé törpeségről beszélhetünk. A vízszintes tengely logaritmikus beosztású [Lomolino (1985) nyomán módosítva].

pedig törpe mamut élt a történelmi korok kezdetéig. A gigantizmusra is több példát ismerünk. A legnagyobb testű gyík, a komodoi varánusz (*Varanus komodoensis*), szigeten él. Köztudott, hogy a Mauritius szigetein a középkorban még életképes populációval rendelkező, mára azonban kipusztult, az egy méteres magasságot is elérő, 15-20 kg tömegű, **röpképtelen galamb**, a dodó (*Raphus cucullatus*) (27.TA8 és 27/12. kép) élt. Földbe vájt odúban költ Új-Zéland néhány kisebb szigetén az erősen veszélyeztetett és szintén röpképtelen bagolypapagáj, a kakapo (*Strigops habroptilus*) (7/6. kép), mely a 366 papagájfaj közül a legnagyobb termetű, a hímek elérhetik a 3,5 kg-ot is. McLain és Vives (1998) három rovarcsaládban, levél- (Chrysomelidae), ormányosbogarak (Curculionidae) és cincérek (Cerambycidae),

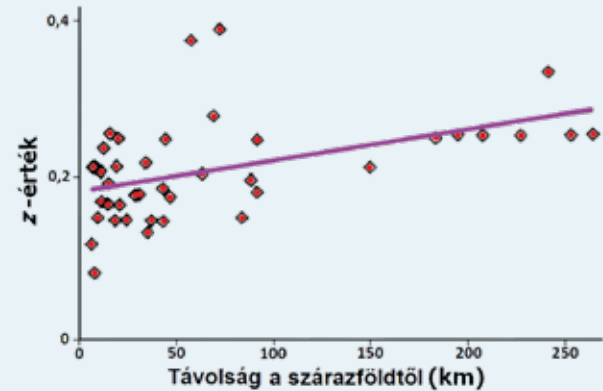
az imágók testméretének növekedését mutatták ki a szigetméret növekedésével összhangban.

A szigeteken zajló testméretben megnyilvánuló gyors evolúciós divergencia okai sokrétűek lehetnek: másfajta táplálék, ragadozó hiánya, elsodródás veszélye, nagyon eltérő környezetbe jutás (növényi szaporító képlet esetében), verseny más, hasonló igényű fajokkal, a kisebb szigeteken a fizikai környezet nagyobb variációt mutat stb. A testméret változása nem egyformán érinti egy adott szigeten élő fajokat. A szárazföldön élő nagytestűek kisebbek, a kisebb testméretű fajok pedig nagyobbak lehetnek szigeteken. A törpeség nagyméretű szigeteken ragadozók hiányában jelentkezik azoknál a fajoknál, amelyek a szárazföldön predációs nyomás, vagy más okból nagyobbak voltak. A szigeti gigantizmus megjelenik, ha azokon a szigeteken, amelyeken a szárazföldön kisebb fajok megtelepedtek, hiányoznak a versenytársak és ragadozók. Az indonéziai Flores szigetén valaha élt alacsony termetű (110 cm) *Homo*-faj (*Homo floresiensis*) esetében is felmerül a sziget hatás.

A növények sem kivételek: 40 növénytaxon magméreteit hasonlították össze Új-Zéland két főszigetén és a környező kis szigeteken. A magok a kis szigeteken nagyobbak voltak. Valószínű, hogy az evolúció a nagyobb magmérettel a szigeteken a korlátozott magdiszperzióknak kedvez, csökkentve az elsodródás miatti mortalitást (Kavanagh és Burns 2014).

23.TA12 FAJTELÍTETTSÉG, TÁVOLISÁG ÉS IZOLÁLTSÁG

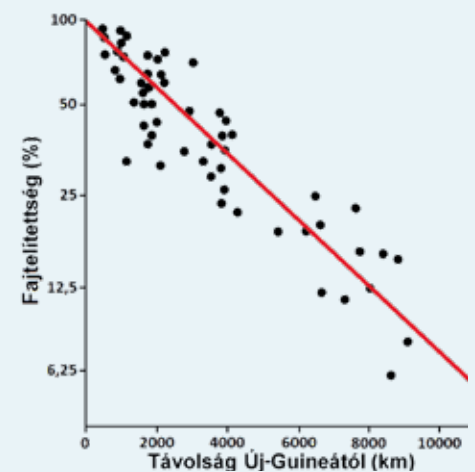
A **fajtelítettség** egy adott szigethez tartozó egyensúlyi fajszámot jelenti. Minél nagyobb a távolság a fajforrástól, annál kevesebb fajt várunk a szigeten, azaz annál kisebb a fajtelítettség. A **távoliság** azonban nem pusztán a sziget tényleges távolságát jelöli a fajforrástól, hanem az ennek következtében kialakuló állapotot, az izoláltságot is. Az **izoláltság** egy terület/sziget szárazföldhöz viszonyított, vagy egy szigetvilágon belüli helyzetére utal, melynek fő tényezője a távolság, de más, például szigeti sajátosságok (geológiai eredet, földtani erők, klimatikus viszonyok stb.) is közrejátszanak. Elméleti megfontolások szerint a logaritmizált terület–fajszám összefüggés egyenese meredekebb lesz (ξ értéke magasabb) növekvő távolságra lévő szigeteken, vagyis a bióta szegényebbé válik a távolsággal, mert izolálódik (23.TA12/1. ábra). A ξ értékre más tényezők (a sziget mérete, illetve a tranziens-fajok hiánya) is hatást gyakorolnak. Már MacArthur és Wilson is fontosnak tartotta az ún. „lépegető kövek” (stepping stones) analógiáját, amely olyan szigetek sorozatát jelenti, melyek kolonizációs láncszemek lehetnek egy távolabbi sziget elérésében. Ugyanakkora szárazföldtől mért távolság mellett két sziget eltérő mértékben lehet izolált akkor, ha az egyiknél közbülső megállási pontok (szigetek) találhatók, míg a másiknál ilyenek nincsenek. Az izoláció hatása eltérően mutatkozhat meg taxonok között: az emlősök esetében nem-egyensúlyi, a madaraknál egyensúlyi állapot keletkezhet. Belátható, hogy ez az elválasztás jórészt az eltérő diszperziós képességből adódik. Az előbbieket



23.TA12/1. ábra. Minél izoláltabb (távolabbi van a szárazföldtől) egy sziget, annál nagyobb a terület–fajszám összefüggés z értéke. Az ábra Nagy-Britannia partjainál található 41 szigeten élő edényes növényekre vonatkozó z értékeket mutatja [Rosenzweig (1999) nyomán módosítva].

emiat a kolonizációs és kihalási görbe nem „szimmetrikus” (23/17. ábra). Azonban egy szigeten zajló folyamatok mindaddig nem-egyensúlyi állapotot jeleznek, amíg akár az kolonizáció, akár a kihalás van túlsúlyban, vagy a szigetet „zavarások” (vihar, szárazság stb.) érik.

A fajtelítettséget Diamond (1972) a következő módon állapította meg. Az Új-Guineához 500 km-nél közelebbre található szigeteken meghatározta a (szárazföldön élő) madarak fajgazdagságát. Ezután egy 10 ezer km-es sugarú körszelet mentén (a csendes-óceáni szigetvilágában) azonos területű, de a közös fajforrástól (Új-Guineától) 500 és 10 ezer km között található szigetek madarainak fajgazdagságát is megállapította. Minden sziget fajgazdagságát a vele azonos méretű, de a fajforráshoz közeli sziget fajgazdagságának százalékában fejezte ki. Megállapítható, hogy a távolsággal egyre csökken a telítettség (23.TA12/2. ábra).



A fajtelítettséget és az izoláltságot tanulmányozhatjuk az újonnan keletkezett szigetek kolonizációja során is, ha a fajgazdagság növekedését **időben** tekintjük. A vulkáni szigetek (akár tengerből

23.TA12/2. ábra. A fajtelítettség (távolság) vizsgálata. Az Új-Guineához közeli (az 500 km-nél nem távolabbi) szigeteken megállapították a szárazföldi madarak fajgazdagságát. Majd egy 10 ezer km-es sugarú félkört húztak a Csendes-óceánon DK irányban és az összes, a kiindulási területen található sziget méretével azonos területű szigeten felmérték a madár fajgazdagságot. Ezt a kiindulási szigetek fajgazdagságának százalékában adták meg (ez a telítettségi százalék). A függőleges tengely logaritmikus beosztású [Begon és mtsai (1990) nyomán módosítva].

való kiemelkedés, akár egy nagyobb sziget szétrobbanása után) újranevesedése a kőzet lehűlését követően azonnal megindul. Az elsöre példa az Izland közelében található és 1963-ban keletkezett Surtsey-sziget, a másodikra az indonéz szigetvilágban a Krakatau-sziget, amelyen a vulkáni robbanás (1883) után a flóra és fauna teljesen kipusztult (23.TA17). A Surtsey-szigeten már 6 hónappal a kitörés után baktériumokat, magvakat és rovarokat találtak. 1973-ban 13 edényes növényfajt és több mint 66 mohafajt mutattak ki. 2003-ra a magasabbrendű növényfajok száma meghaladta az 50-et. A Krakatau-szigetmaradvány 26-35 évvel a robbanás után már egyensúlyi állapotot mutatott az állatfajokat tekintve, 1934 óta pedig 16 magasabbrendű növény-családot mutattak ki (Whittaker és mtsai 1992).

A **fajszegényedésről** (pauperizáció) akkor beszélhetünk, ha egy izolált szigeten, a szárazföldön található hasonló közösséghez képest kevesebb faj van jelen (ez a folyamat különbözik a **diszharmoniótól**, amelyben a terjedési képesség, vagyis a diszperzió okozza az alacsonyabb fajszámot). A fajszegényedésben nincs szerepe a diszperziós képességnek, inkább az izoláció és a sziget topográfiai heterogenitása befolyásolja a fajgazdagságot (Whittaker és Fernández-Palacios 2007).

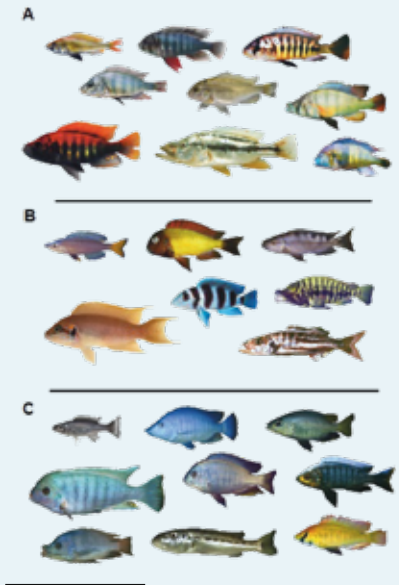
23.TA13 PÉLDÁK A SZIGETEKEN MŰKÖDŐ SPECIÁCIÓS FOLYAMATOKRA

A szigetek távolságából következő izoláltságuk, valamint a sajátos szigeti körülmények kedvező feltételeket teremtenek a speciációs folyamatokhoz. Ebben a szigetre érkezett fajok



23.TA13/1. ábra. A Hawaii-szigeteken élő 25 gyapjasmadár (Fringillidae, Drepanidinae) egy közös pintyóستól származik. Radiációjuk során foglaltak el változatos élőhelyeket és alakítottak ki speciális táplálkozási módokat, amelyeket a csőrök morfológiája mutat. Megtalálhatók közöttük a pintyóshoz hasonló magevők éppúgy, mint a szélsőségesen specializálódott nektárfogyasztók [Pratt (2005) nyomán módosítva].

genetikai változatossága és speciációs hajlama fontos tényezők, de a szigeti heteromorfia és forrásgazdagság sem elhanyagolható. A Galápagos-szigeteken élő 14 Darwin-pintyfaj – ma már molekuláris genetikai vizsgálatokkal is bizonyítottan – egyetlen, a dél-amerikai szárazföldről a szigetekre jutott pinty faj radiációjának tanújelei (2/16. ábra). Hasonlóan gazdag fajképződést mutatnak a Hawaii-szigeteken élő gyapjasmadarak (Fringillidae, Drepanidinae) (23.TA13/1. ábra), vagy a *Tetragath* genusba tartozó pókok (21/24. kép). Az utóbbiak esetében speciációs folyamatok során 38 faj jött létre. Az afrikai Tanganyika-, Viktória- és Malawi-tóban élő kb. 250 és 500-500



23.TA13/2. ábra. Az afrikai nagytavakban radiációval keletkezett bölcsőszájú halfajokat (Cichlidae) reprezentáló néhány típus. Az A ábrarész a Viktória-tóban élő kb. 500 faj, a B a Tanganyika-tóban kialakult kb. 250 faj, a C pedig a Malawi-tóban radiált kb. 500 faj néhány képviselőjét mutatja [Brawand és mtsai (2014) nyomán módosítva].

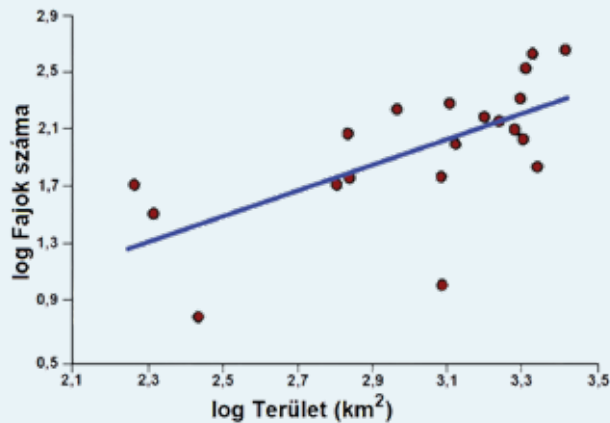
bölcsőszájú (Cichlidae) halfaj radiációját a szexuális szelekció, a vízmélységből következő fényviszonyok és az élőhely heterogenitása eredményezte. A fajok között elképesztő fenotípusos változatosság alakult ki például az állkapocs morfológiájában, a viselkedésben vagy a színezetben (23.TA13/2. ábra).

23.TA14 A TERÜLET-FAJSZÁM FÜGGVÉNY „REJTELMEI”

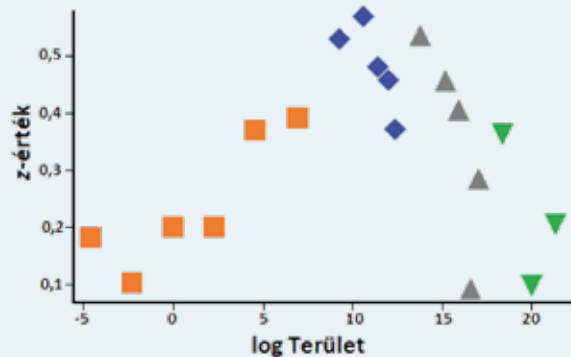
23.TA14.1 A lépték és a ζ paraméter összefüggése

A vizsgálatok alapján azt tapasztalták, hogy az Arrhenius-féle modell ζ értéke erősen változhat. Williamson (1988) például a következő sávokat adja meg: szokványos szigeteken ζ értéke 0,05 és 1,32, szárazföldön lévő élőhelyszigeteken 0,09 és 0,957 és egyéb a szárazföldi mintákban -0,276 és 0,925 között változott. Az utóbbi esetben tehát negatív is lehetett az alsó érték! Angliában és a szomszédos szigeteken őshonos, fákon élő herbivor rovarok fajszáma a fajok által elfoglalt terület nagyságával a $\zeta = 0,89$ kitevővel jellemezhető összefüggést mutat (23.TA14/1. ábra). Kontinensek összehasonlításakor a ζ -értéke jóval nagyobb, mint a régiószinten végzett összehasonlításokban.

A ζ paraméter nem, viszont a C paraméter (a logaritmizált Arrhenius-modellben az idealizált egyenes tengelymetszete) nagysága erőteljesen függ a mintavételi egységtől (m^2 , km^2 stb.), aminek összehasonlítások esetén van jelentősége (Rosenzweig



23.TA14/1. ábra. Angliában és a környező szigeteken megtalálható őshonos fajok által elfoglalt terület és a rajtuk előforduló herbivor rovarfajok számának összefüggése [Rosenzweig (1999) nyomán módosítva].



23.TA14/2. ábra. A terület–fajszám összefüggés z értékének léptékfüggősége. A random módszerrel (narancssárga négyzetek, 0,01–1000 m²), az egymásba ágyazott (kék négyzetek és szürke háromszögek, 1–110 ha) és a nagyméretű (zöld háromszögek, 1–100 km²) területekről vett minták alapján számolt z értékek [Crawley és Harral (2001) nyomán módosítva].

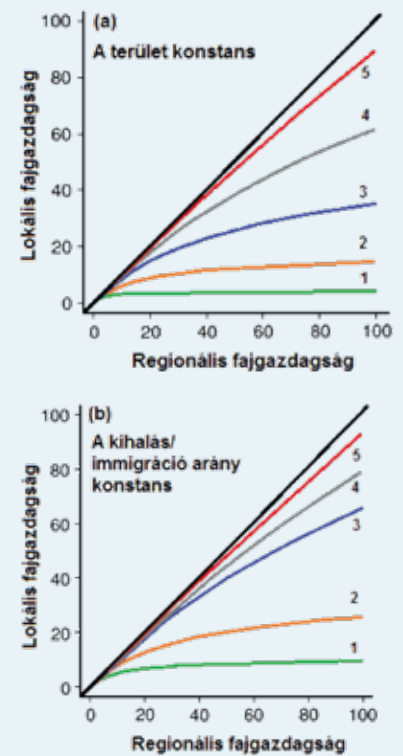
1999). Ugyanakkor z értéke változik, ahogy egyre nagyobb léptékeket alkalmazunk. Crawley és Harral (2001) egy folytonosan emelkedő léptékű sorozat mentén állapították meg z -értékeit. Növényfajok számát regisztrálták Angliában 11 térbeli léptéken, 0,01 és 10⁸ m² (azaz 100 km²) között. A logaritmizált összefüggés meredeksége szisztematikusan változott a térbeli léptékkel, továbbá élőhelyről-élőhelyre ugyanazon a léptéken. Ha z értékét $\log A$ függvényében tekintjük az összefüggés maximum görbére emlékeztet (23.TA14/2. ábra).

23.TA14.2 A regionális és a lokális fajgazdagság összefüggése: a fajtelítettség

He és mtsai (2005) a fajtelítettséget eltérően értelmezik a 23.TA12-ben leírtakhoz képest. Szerintük az a sziget telített a regionális fajkészlet tekintetében, ahol a fajegyütteseket lokális léptéken erős kölcsönhatások (pl. verseny) uralják. Ekkor a regionális és lokális fajgazdagság összefüggése aszimptotikusan

közelít egy maximum felé (23.TA14/3. ábrán az 1-es számú összefüggések). A fordítottja is igaz, azaz, ha a lokális fajgazdagságot a regionális dominálja, vagyis folyamatosan érkeznek új fajok, akkor a fajegyüttes a szigeten nem telített, és az összefüggés a regionális és lokális fajgazdagság között lineáris lesz (23.TA14/3. ábrán az 5-ös számú összefüggések), amíg a két helyen azonos fajszám nem alakul ki. Mindez függ a terület méretétől, illetve a kihalás/megtelepedés arányától is. A kettő a valóságban együtt alakítja ki a fajtelítettséget, azonban konstansnak tartva az egyiket (23.TA14/3a. ábra) vagy a másikat (23.TA14/3b. ábra), külön-külön is meghatározható a hatásuk.

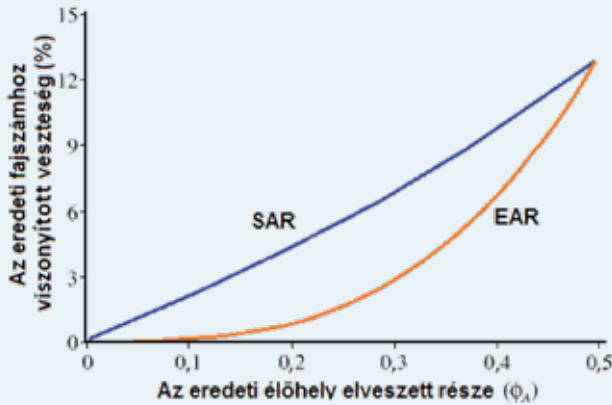
Hasonló összefüggést növényfajokkal vizsgálva Bartha és Ittész (2001) azt találta, hogy a regionális és lokális fajgazdagság közötti viszony függ az összehasonított területek méretétől, a lineáris illesztések meredeksége viszont változott a faj–egyedszám eloszlások két változata (random és aggregált) szerint. Következtetésük alapján úgy tűnik, hogy a fajgazdagság függvények felhasználhatók a nem telített–telített közösségek szétválasztására.



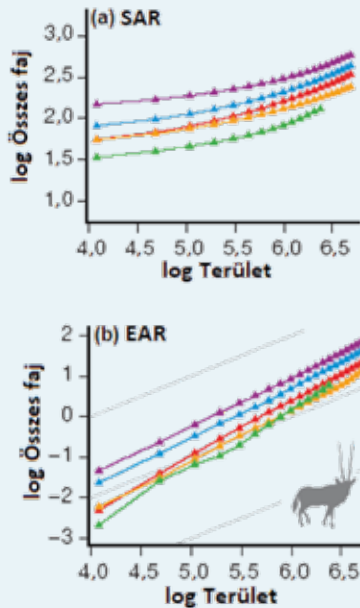
23.TA14/3. ábra. A regionális és lokális fajgazdagság összefüggése meghatározza a fajtelítettség mértékét. Mindkét ábrán alulról felfelé a görbék a nem lineáris felől a lineáris felé haladnak. Ez azt jelenti, hogy a kihalás által szabályozott közösség felől (amelyben erős kölcsönhatások vannak) a kolonizáció által dominált felé irányul a hatás. Az (a) ábrán a területet állandónak tekintjük, ezért a kihalás és immigráció aránya (1 = 1, 2 = 0,25, 3 = 0,075, 4 = 0,025, 5 = 0,005) határozza meg a görbék alakját. A (b) ábrán a kihalás és az immigráció aránya állandó és a terület méretének változása (1 = 1, 2 = 5, 3 = 50, 4 = 125, 5 = 625) alakítja a görbéket. A fekete egyenes mentén a két fajgazdagság azonos [He és mtsai (2005) nyomán módosítva].

23.TA15 A FAJKIHALÁS BECSLÉSÉNEK PROBLÉMÁI

A tradicionális terület–fajszám összefüggések az összes **magsabbrendű élőlényt** figyelembe veszik. Újabb fontosnak tartják az ún. EAR (endemics-area relationship) vizsgálatokat, amelyek csak az **endemikus fajok** előfordulásának területfüggésére koncentrálnak. Ennek legalább két indoka van: (a) az EAR függvények lényegesen eltérhetnek másfajta terület–fajszám függvényektől (23.TA15/1. ábra), és (b) jelentős koncepcionális viták tárgya a fajkihalásokat becselő módszerek pontossága. Az EAR függvények esetében a $\xi=1$ (23.TA15/2. ábra), ami arra



23.TA15/1. ábra. Az összes fajra vonatkozó fajszám–terület összefüggés (SAR) és csak az endemikus fajok alapján (EAR) számított fajvesztés. Az élőhely pusztulás az endemikus fajok esetében jelentősebb arányú csökkenést eredményez, mint a teljes fajkészlet esetében [Kinzig és Harte (2000) nyomán módosítva].



23.TA15/2. ábra. Öt kontinens emlősfajainak terület–fajszám görbéi (a) ha az összes fajt (SAR), vagy (b) csak a helyi endemikusokat (EAR) veszik figyelembe. Az EAR görbék linearitása sokkal kifejezettebb. A (b) ábrán a szürke vonalak a hatványkitevős egyenlet 1-es meredekségét jelölik, melyek mentén a terület és a fajszám arányos [Storch és mtsai (2012) nyomán módosítva].

(2013) munkája is, akik a klasszikus terület–fajszám összefüggésben alapuló kihalások megállapításához az élőhely-feldarabolódást (22.6) kívánták beépíteni modelljükbe. Azért kellett a módosítást elvégezni, mert az utóbbi folytonos élőhelyekre érvényes, ugyanakkor a fajvesztés tipikusan **tájéleptékű** fragmentálódás eredménye. Empirikus adatokon alapuló modelljük

utal, hogy a fajvesztés (logaritmus) nagyjából arányos a területcsökkenéssel (Storch és mtsai 2012), mások ennél nagyobb vagy kisebb mértékű fajkihalást becsülnek.

He és Hubbell (2011) arra a következtetésre jutottak, hogy a terület–fajszám módszer túlbecsüli (esetenként akár 160%-kal is) a valós kihalási mértéket. A hibás becslés háttérre szerintük az, hogy a terület–fajszám alapú számolás mindig az első egyeddel való találkozáshoz tartozó területet veszi figyelembe, ami mindig nagyobb, mint az utolsó észlelt egyedhez tartozó terület.

A fentiekből látható, hogy fontos módszertani kérdéstről van szó, amely a napjainkban zajló folyamatos élőhelyvesztés hatásaival foglalkozik, korántsem jutott el konszenzusig és további megfontolásokat igényel. Ezt jelzi Hanski és mtsai

jobb predikciót ad a fragmentált tájban élő fajok számára nézve, mint a terület–fajszám-alapú, amely ilyen élőhelyen alábecsüli a fajkihalások számát.

23.TA16 METAPOPOPULÁCIÓK A GYAKORLATBAN

Hill és mtsai (1996) a vesszős busalepkével (*Hesperia comma*) végeztek Hanskiékéhoz hasonló vizsgálatokat, 1982 és 1991 között, Anglia délnyugati részén (Surrey). Egy 25 km hosszú dombvonalon, 69 élőhelyfoltot azonosítottak, amelyből 48 volt foglalt 1982-ben. A vizsgálati idő 9 éve alatt 12 folt kolonizációját figyelték meg, 7 foltot a populáció kipusztult és 9 folt folyamatosan üres maradt. A foltokat akkor kolonizálták nagyobb valószínűséggel, ha azok nagyobb foglalt foltok közelében voltak. Fogás-jelölés-visszafogás módszerrel kimutatták, hogy a foltok közötti mozgás 67%-a 50 m-nél kisebb távolságú volt és a leggyakrabban nagy foltok között zajlott. Az egy egyedre eső emigráció és immigráció százaléka szignifikánsan nagyobb volt a 0,07 ha-nál kisebb foltokon, mint az ennél nagyobb foltokban. Azonban abszolút értékben több emigráns hagyta el a legnagyobb foltokat, ahol a forráspopuláció mérete a legnagyobb volt.



23/8. kép. Vesszős busalepke (*Hesperia comma*, Hesperidae)
© Sander van der Molen

Egy 7 éves finnországi vizsgálat során a kormos légykapó (*Ficedula hypoleuca*) egyik marginális nyelőpopulációjában (Järvinen és Väisänen 1982) a szaporodási ráta nem kompenzálta az elvándorlást vagy az egyedek pusztulását. Ez a maladaptívnek nevezhető helyzet nem szükségszerűen a genetikai leromlást jelzi, mert a foltok közötti jelentős diszperzió a beltenyésztés ellen hat.

Hasonló metapopulációs szerkezetet tapasztaltak a kék cinegénél (*Cyanistes caeruleus*) Dél-Franciaországban, amikor a lombhullató molyhos- (*Quercus pubescens*) és az örökzöld magyaltölgy (*Q. ilex*) erdőkben költő populációkat vizsgálták. A költések kezdete jól szinkronizált a molyhos tölgyön élő rovarok elérhetőségével. A kék cinege az örökzöld tölgy állományokban is többé-kevésbé ugyanakkor kezdte a költést, mint az előbbiben, de a szaporodása nem volt szinkronizált a táplálék elérhetőségével, hanem kb. 3 héttel megelőzte az elérhetőségi maximumot. Ennek súlyos következménye volt: a fiókák többsége elpusztult (Blondel és mtsai 1993). A magyaltölgyesekben költő (nyelő-) populációk csak úgy maradhatnak fenn, hogy a molyhos tölgy (forrás-) élőhelyekről folyamatosan vándorolnak a kék cinegék a magyaltölgyes élőhelyekre.

A metapopulációs dinamika a foltok megszűnési, kihalási és újranevesedési robusztus folyamataiban több fontos eseményt különíthetünk el. Mindenekelőtt észrevehető, hogy a különböző

minőségű és méretű foltok állandó keletkezése természetes folyamat, ezért a populációk eloszlása foltos. Hasonló folyamat zajlik az emberi tevékenység következtében is. Az akár természetes, akár emberi beavatkozás következtében zajló **élőhely-feldarabolódás** foltokat hoz létre (22/23. ábra). Az élőhelyek „foltosodása” igen súlyos következményekkel járhat természetes populációk fennmaradására. A foltokban megmaradó populációk sorsa nagymértékben függ demográfiai és diszperziós eseményektől. A foltok minőségének romlása következtében előálló egyedszámcsökkenést ellensúlyozhatja a diszperziós egyedek letelepedése. Ezt nevezzük **mentőhatásnak** (rescue effect). Egyben ez a diszperzió egy metapopulációs szintű **kockázatszétesztő** stratégiának is tekinthető, hiszen az utódok túlélése az élőhely-foltok különböző minősége miatt nem becsülhető. A metapopulációs struktúrában különösen fontos a diszperzió, mert lehetővé teszi a megüresedett foltok újbóli benépesülését (Hanski 2001).

23.TA17 A SZIGETI POPULÁCIÓK KÖZÖTTI KÖLCSÖNHATÁSOK

A szigetek mérete, távolsága, heteromorfiája, geológiai kora, valamint a kolonizáló fajok érkezési sorrendje és populációik mérete egyaránt jelentős hatást gyakorol a szigeteken kialakuló populációs kapcsolatok rendszerére. Bár a szigeteken közösségek formálódnak (lásd a következő pontot), ezt a témát azért tárgyaljuk külön, mert sajátos kérdéseket vet fel. Például a **kolonizációs sorrend** alapvető jelentőségű a ragadozó–zsákmány és más kapcsolatok létrejöttében. Ragadozó, parazitoid, parazita, beporzó, vagy egy kölcsönösségi kapcsolatot igénylő faj nem jelenhet meg előbb, mint zsákmánya, gazdája vagy partnere. Emiatt földtörténeti korok hosszán át hiányozhatnak bizonyos populációs kölcsönhatások adott szigeten. De a kölcsönhatásokat bonyolultabb szintre emelő újabb kolonizációra is sor kerülhet, például egy újabb herbivor faj egy szigeti közösségbe könnyebben léphet be, ha egy másik herbivor és annak ragadozója már jelen van. A specialista fajok kisebb valószínűséggel maradhatnak meg szigeteken, mint a generalisták. Ez könnyen belátható, mert a szárazföldtől távoli szigeteken ritkán jönnek létre a specialista-
táknak nélkülözhetetlen feltételek, például egy speciális beporzó

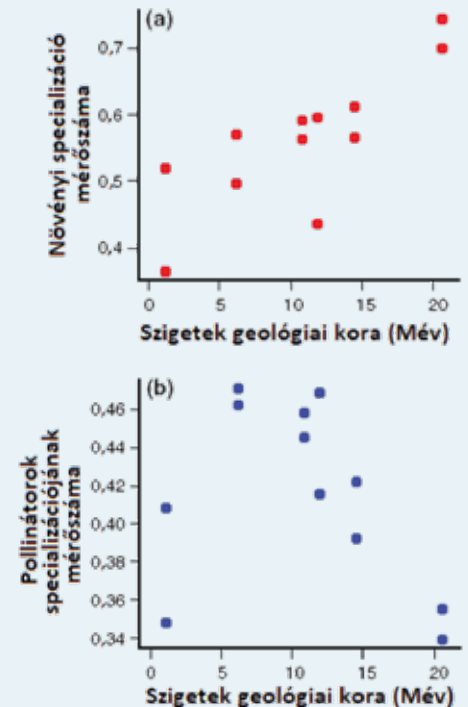


23/9. kép. A *Glochidion grayanum* faj szaporodási sikere a mutualista *Epicephala* sp. molytól függ
© Hembry és mtsai (2012),
doi: 10.1098/rsbl.2011.0771

rovarfajtól függő növényfaj megtelepedése. Kivételesen előfordulhat ilyen eset is: például a csendes-óceáni Társaság-szigeteken (Tahiti, Raiatea és mások), valamint a Cook-szigeteken megtalálható *Glochidion* (Phyllanthaceae) (21/8. kép) fák az *Epicephala* lepke genus (Gracillariidae család) fajait igénylik a szaporodásukhoz. A kistestű lepkék nőstényei speciális szájszerv morfológiájuk révén képesek szállítani a pollent, lárváik viszont felélik a fejlődő magkezdemények

egy részét a mutualisztikus kapcsolatban. Jelenleg még rejtély, hogy az egymástól és a szárazföldi területekről is igen távol található 17 óceáni szigeten jelenlévő 19 endemikus *Glochidion* faj beporzására specializálódott lepkék hogyan terjedtek szét a szigeteken (Hembry és mtsai 2012). A lepkék aktív diszperziója valószínűtlen kis testméretük és gyenge repülési képességük következtében.

A szigetek geológiai kora igen jelentős tényező lehet a populációs kapcsolatok alakításában. A Kanári-szigeteken növény és beporzó kapcsolatot vizsgáltak Trøjelsgaard és mtsai (2013). Az nem szokatlan, hogy mindkét élőlénycsoportot a fiatal szigeteken generalista fajok képviselik, mert általában ezek a legsikeresebb korai kolonizálók. Viszont meglepő módon a kapcsolatban résztvevő szervezetek specializációja a szigetek geológiai korának növekedtével csökkenhet is (23.TA17/1. ábra). Konkrétan, a növények egyre specializáltabbak lettek, a beporzók a „közepes” korú szigeteken mutatták a legnagyobb mértékű specializációt, majd ez az idősebb szigeteken ismét lecsökkent. Míg a szigetek fajtelődési szakaszában diffúz kapcsolatrendszer dominált, addig a késői szakaszra a szigeteken zajló kölcsönhatások evolúciós kényszerpályákat hoztak létre, például az interspecifikus verseny következtében. Ez évelő és unikális legitim beporzókért versengő növényfajok között a virágszerkezet, nektármennyiség, toxinok stb. változáshoz vezetett. A generalista beporzók jelenlétét az idősebb szigeteken már nehezebb magyarázni. Feltételezik, hogy az élőhelyek számának és heteromorfiájuknak csökkenése lehet a háttérben. Ilyen környezetben a generalista fajok sikeresebbek lehetnek.



23.TA17/1. ábra. Növények és beporzó szervezeteik specializációjának változása a Kanári-szigetek geológiai korának függvényében. (a) Míg a növények növekvő, (b) a beporzók, a kezdeti növekedést követően csökkenő specializációt mutatnak a szigetek korának növekedésével. Mév = millió év [Trøjelsgaard és mtsai (2013) nyomán módosítva].

23.TA18 KÖZÖSSÉGEK A SZIGETEKEN

A szigetbiogeográfiai elméletek nem foglalkoznak a fajok közötti kapcsolatokkal, vagyis a szigeteken kialakuló közösségekkel. Azonban a szigeteken megtelepedő fajok előbb-utóbb



23.TA18/1. ábra. Az indonéz szigetvilág egy részének (felül) és Krakatau közvetlen környezetének térképe (alul), az 1883-as vulkánkitörést követően. Az alsó képen a sárga színrel jelzett szigetek ma is léteznek. A kék pontozott vonal az időszámítás kezdete után 530-ban létrejött vulkáni kaldera határait, a belső fekete szaggatott vonal pedig az 1883-as kitörésor megsemmisült szigetreszt mutatja. A kitörés után két földterület maradt meg: a Rakata sziget és az Anak Krakatau (ahol jelenleg is vulkáni aktivitás zajlik).

közösségeket formálnak, a fajok eltérő kombinációkban és gyakorisággal fordulnak elő bennük ahhoz képest, ami véletlenszerűen várható lenne. Az összetételt a már megismert kölcsönhatások és evolúciós folyamatok alakítják.

A közösségek, figyelembe véve, hogy a szigetekre csak a távolságokat leküzdő fajok jutnak el, nagyon sajátosak lehetnek összetételükben, szerveződésükben és működésükben is. Gondoljunk arra, hogy – szemben az összefüggő szárazföldi élőhelyekkel, ahol az energia alapvető forrása a növényi primer produkció – egyes szigetek csaknem teljes anyag- és energia ellátását a tenger biztosíthatja. Extrém esetben ez csak a partra vetett elhalt szerves anyagot (tetemek, algák) jelenti. A MacArthur-Wilson-elmélet ez irányú hiányosságát kívánták pótolni Gravel és mtsai (2011) azzal, hogy a megtelepedő fajok közötti trofikus kölcsönhatásokat is figyelembe vették. A **táplálkozási lánc hossza** összefüggésben áll a sziget méretével. Hús eltérő méretű finnországi szigeten gyűjtött adatok alapján, egy egyszerű lánc vizsgálatával bizonyították ezt. A lánc tagjai növények, herbivor rovarok (lepkefajok), ezek parazitoidjai és hiperparazitoidjai voltak (Roslin és mtsai 2014). Gyakori, hogy kisebb szigeteken nem találunk teljes táplálkozási láncokat, mert a ragadozók hiányoznak, és a herbivorokat is csak néhány faj képviseli (19.4.2). Ennek háttérrokkait elsősorban a szigetek kolonizációs történetében, a források és heteromorfia hiányában, a sokszor igen mostoha abiotikus körülményekben kereshetjük.

Figyelembe véve a fajgyensúly kialakulásának időbeni folyamatát a szigetek fajgazdagságának csökkenése figyelhető meg, melyet esetleg az **interspecifikus versenynek** tulajdoníthatnánk. Bár a lehetőségét nem zárhatjuk ki, bizonyítékot találni nehéz és a verseny elkerülésének mechanizmusait is érdemes figyelembe venni. A Sousa-féle kísérletek (22. fejezet) egy ilyen helyzet modelljének foghatók fel. A szigeteken gyakran kevesebb felsőbb szintű fogyasztó (mezopredátor és csúcsragadozó) faj található, vagy azok teljesen hiányoznak. A parazita fajok is alacsonyabb számban lehetnek jelen, mert a kolonizáló fajok populációi a szárazföldieknek csak egy töredékét képviselik.

A szigeteken található közösségek szerveződési folyamataira általában érvényesek a 21. fejezetben ismertetett modellek. Míg azonban a

fajok közötti versenyt, vagy a guildek szerveződését nem tartják gyakorinak szigeteken, aránytalanul nagy jelentősége van a szerveződés egy speciális változatának, az egymásbaágyazottságnak (23/3a. ábra). A közösségek **egymásbaágyazottsága** azt jelenti, hogy egy nagyobb szigeten létrejött közösségnek, egy kisebb szigeten megtalálható közösség az alegysége lesz és nem egyszerűen a forráskészletből véletlenszerűen „válogatott” fajok együttese (Feeley 2003).

Ward és Thornton (2000) szerint determinisztikus és sztochasztikus folyamatok egyaránt jellemzőek a szigeti közösségek kialakulásában, az előbbi a korai időszakban, az utóbbi későbbiekben, mert ekkor mind a fajok érkezésének sorrendje, mind pedig az érkezések között eltelt időtartamok hossza nagyon variábilis lesz. Állításukat a szerzők az indonéz szigetvilágban található nevezetes Krakatau vulkánkitörés és szigetrobbanás helyszínén (23.TA18/1. ábra) visszamaradt szigetek növény- és állatfajainak megtelepedésével illusztrálják. A vulkán ősi kalderájának közepén található Anak Krakatau 50 évvel a kitörés után keletkezett és jelenleg is aktív vulkán, ismételt „sterilizáló” hatása ellenére is a szigeten 155 növényfaj, 33 költő madárfaj, 3 denevérfaj, 3 hullófaj, 2 patkányfaj és ízeltlábúfajok száza található, melyek a szukcesszióban jóval előbbre tartó, a kaldera szélén megmaradt szigetetről (Rakata, Sertung és Panjang) települtek be. Ezeken a szigeteken a **determinisztikus** szerveződést a verseny alakítja, elsősorban a növényfajok között, mert a már jelenlévő fajok akadályozzák az újonnan érkezők megtelepedését. A **sztochasztikus** szerveződés az említett 3 régebbi szigetre jellemző. Ezeken gyakran faközösségek vagy liánközösségek találhatóak, amelyek a véletlenül elsőként érkező propagulumok megtelepedésével és dominánssá válásával alakultak ki (21. fejezet).

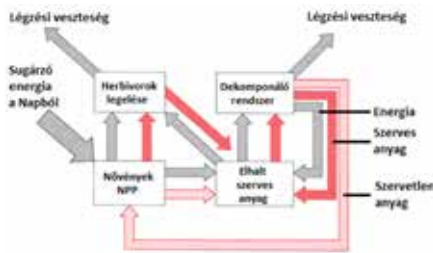
Energiaáramlás az ökológiai közösségekben

24.1 Bevezetés	658
24.2 Az oxigéntartalmú légkör kialakulása: az O ₂ története	660
24.3 Az energiaforgalom alapjai	661
24.4 A primer produkció mértéke és eloszlása	662
24.4.1 A szárazföldön	663
24.4.2 A vízi ökoszisztémákban	664
24.4.3 Az <i>in situ</i> keletkező és kívülről érkező energia	667
24.5 A produktivitást befolyásoló tényezők	669
24.5.1 A szárazföldön	669
24.5.2 A vízi ökoszisztémákban	671
24.6 A primer és szekunder produkció összefüggése	672
24.7 Az energia sorsa a közösségben	673
24.7.1 Egy trofikus szinten	673
24.7.2 A táplálkozási hálózatban	673
24.7.3 A biomokban	673
24.8 Az energiaátvitel hatékonysága	674
Támogató anyagok	
24.TA1 Miért nincs több oroszlán?	674
24.TA2 Az atmoszférikus oxigéntartalom szabályozása	675
24.TA3 Az NPP, az NBP, a NÖP és a NÖK	676
24.TA3.1 A nettó primer produkció (NPP)	676
24.TA3.2 A nettó biom (NBP) és nettó ökoszisztéma produkció (NÖP)	677
24.TA3.3 Az időse faállományok mint CO ₂ -nyelők	678
24.TA4 A nettó primer produkció modellezése	679
24.TA5 A talajfelszín alatti széntartalom meghatározása	680
24.TA6 Esettanulmány az energia áramlására	680
24.TA7 Energia nyerése kemosztézissel	682
24.TA8 Tengeri halak ürüléke és a producensek produkciója (kísérlet)	682
24.TA9 Allochton DOC szubvenció hatása (kísérlet)	682
24.TA10 Az ökoszisztémák működésének termodinamikai alapjai	683
24.TA11 Vírusok az óceáni mikrobiális közösségben	684
24.TA12 C-, N- és P-arányok a szárazföldi és vízi rendszerekben	684

24.1 BEVEZETÉS

A jelen és a következő (25., Anyagáramlás) fejezet a közösségökológia igen fontos fejezetei. Kézzelfogható módon bizonyítják, hogy a természetes közösségek nyitott rendszerek, melyekbe az energia és anyag belép vagy távozik. A két, egyébként szoros kapcsolatban lévő azért tárgyaljuk különálló fejezetekben, mert táplálkozási hálózatokban felhasználásra kerülő energia az élőlények biomaszájában jelenik meg, ennek keletkezését, mennyiségi viszonyait szükséges először megismernünk. Az anyagok, ezzel szemben, ahogy azokat különböző formáikban az élőlények használják, az ökológiai környezetben, önmagukban és az élőlények által módosítva egyaránt előfordulnak, ami eltérő tárgyalást kíván.

A közösségekben kölcsönhatásba kerülő populációk növekedésükhöz energiát és anyagokat vesznek fel, munkavégzéshez energiát használnak, életfolyamataik során anyagokat bocsátanak környezetükbe. Az adott közösség trofikus hálózatában anyag mozog, mely egyben energiahordozó is. A közösségbe belépő energia elsődleges forrása a Nap sugárzó energiája. A növények által megkötött energia szerves anyagba zárva jut a táplálkozási hálózat magasabb szintjeire. A szerves anyag elfogyasztását követően a makroerg (energiát akkumuláló) molekulákban (pl. ATP) tárolt energia használható munkavégzésre, miközben hővesztés formájában egy része távozik a rendszerből. Egy adott egységnyi (pl. 1 Joule) energia csak egyetlen alkalommal lép be a trofikus hálózatba, majd fokozatosan felfelé haladva a táplálkozási láncon, valamelyik szinten végleg kilép belőle. A források gazdagsága a közösségekben elérhető energia mennyiségét is megszabja, ami a populációk méretében, aktivitásuk mértékében és a közösség diverzitásában lemérhető. Az anyag- és energiaáramlás vázlatos rajzát a közösségekben az 24/1. ábra mutatja.

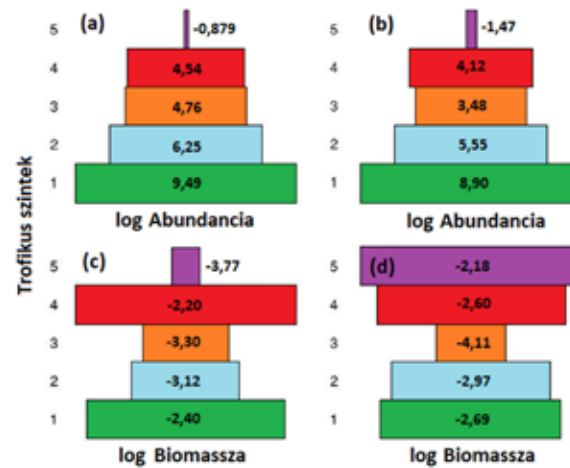


24/1. ábra. Az energia (szürke nyilak) áramlásának vázlatos rajza egy ökológiai rendszerben. (NPP = nettó primer produkció.) Bővebben lásd a szövegben [Begon és mtsai (1990) nyomán módosítva].

vagy energiahasznosító folyamatokat a közösség-egységen belüli szinttől a szukcesszió folyamatáig”. Ez a megközelítés az energiát helyezi a középpontba, mert (p. 400) „... a trofikus dinamika alapfolyamata az energia átjutása az ökoszisztéma egyik részéről a másikra.” Elsősorban a táplálkozási láncok fogyasztóinak biológiai hatékonyságát és a produktivitást

kifejező kvantitatív tényezőket keresi, de tárgyalja többek között a túlzott tápanyagtartalomtól származó állapotváltást, az eutrofizációt is. Egy közösség tagjainak fogyasztáson alapuló kapcsolatát többféle módon kifejezhetjük és ez a szemlélet tükröződik az ún. **Elton-féle piramisokban** (Bevezetés III/4a. és 19/5. ábra). Ezeknek időben háromféle változata alakult ki: az egvedszám- (abundancia), a biomassza- és az energiapiamis.

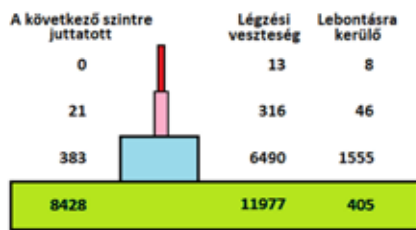
- Az **egvedszámok piramisa** az egyes szinteken megtalálható élőlények egységnyi területre vonatkoztatott összegevedszámát ábrázolja (24/2. ábra).
- A **biomassza-piramis** az élőlények egységnyi területre vonatkoztatott össztettömégét (19.TA5/5. és 24/2. ábra) mutatja.



24/2. ábra. A Tuesday Lake (Michigan, USA) legfelső rétegének (epilimnion) trofikus piramisai 1984-ben (a és c) és 1986-ban (b és d). A piramisok alakja jelentős eltérést mutatott a két évben. Az adatok (a) és (b) ábrán egvedszám/m³ egységeiben, a (c) és (d) ábrán kg/m³ egységeiben szerepelnek. A vízi rendszerekre jellemző trofikus szintek: 1 = fitoplankton (zöld), 2 = zooplankton (kék), 3-5 = különböző méretű ragadozó halfajok (narancs, piros, lila) [Jonsson és mtsai (2005) nyomán módosítva].

- Az **energetikai piramis** az élőlények egységnyi területen, egységnyi idő alatt mért összes energia tartalmát veszi figyelembe. Pontosság és igényesség tekintetében ez a változat a legelfogadottabb, melyet Odum (1957) nagyon részletes, a floridai Silver Springs édesvízi ökoszisztéma vizsgálata alapján kapott adatainak felhasználásával készített Phillipson (1966) első alkalommal (24/3. ábra).

(Megjegyzendő, hogy a szárazföldi biomokban mindhárom esetben területegységre vonatkoztatunk, a vízi ökoszisztémákban a térfogat az egység.) Az egvedszám és a biomassza értékeket kevésbé pontosan lehet megmérni az energiataralomhoz képest. Általában igaz, hogy a kisméretű szervezeteket egvedszámuk szerint, a nagyméretűeket pedig biomaszájuk szerint becsülik pontatlanul. Ezzel szemben az energia összehasonlítható, azonos nevezőt képez. Hairston és Hairston (1993) hangsúlyozza, hogy nem az energia szabályozza a trofikus szerkezetet, hanem fordítva, a szerkezet határozza meg az energia áramlását.



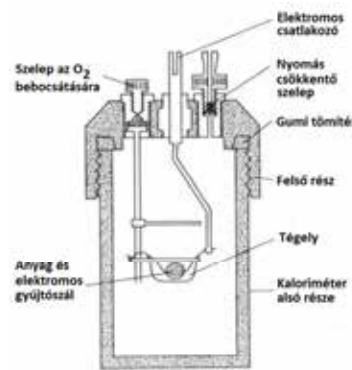
24/3. ábra. Eltoni energia piramis, amely a termelő és fogyasztó szintek szárazanyag-tartalom alapján mért energia viszonyait mutatja kcal/m²/év egységeiben (1 cal = 4,2 Joule). A floridai Silver Spring patak növényei 410 ezer kcal/m²/év napenergiát abszorbeáltak, amelyből 20810 kcal bruttó primer produkció keletkezett. Kívülről a rendszerbe 486 kcal jutott be, a rendszerből kijutó veszteség 2500 kcal. A zöld színű mező a primer producenseket, a világoskék a herbivorokat, a rózsaszínű a mezopredátorokat és a piros a csúcsragadozókat jelöli. Az ábrán a légzési veszteségek és a lebontásra kerülő mennyiségek is láthatók [Odum (1957) adatai alapján Phillipson (1966) nyomán módosítva].

mákban tapasztalhatunk, például a La Manche-csatorna fito- és zooplankton közössége mutat inverz biomassza-piramist.

Lindeman közleménye nagy hatással volt az 1950-es évek ökológiai gondolkodására és bár alapvető jelentőségű, nem az egyedüli forrása azoknak az inspiratív gondolatoknak, melyek a későbbi évtizedekben lassan világméretű, kormányok által is támogatott kutatási programokká szerveződtek. Hutchinson, akit a modern niche-elmélet megalkotójaként ismertünk meg, szintén ebben az időben publikálta limnológiai alapozó munkáját (1944), melyben a vízi trofikus rendszerekben mozgó, az egyes szintekre jutó energia mennyiségét vizsgálta. Látni fogjuk, hogy a fogalomrendszer némileg átalakult, nem utolsósorban annak a kiterjedt kutatási programnak az eredményeként, melyet Nemzetközi Biológiai Programnak (International Biological Programme, IBP) neveztek. Az IBP 1964 és 1974

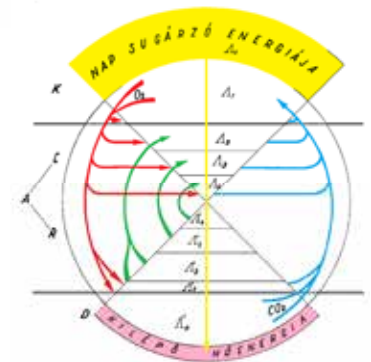
A piramisok alakja természetesen változik biomok és ökoszisztémák, valamint a résztvevő szervezetek kapcsolata szerint (lásd részletesebben a 24.TA1-ben). Megemlítjük még az ún. **inverz eltoni piramist** (Bevezetés III/4b. ábra), amely akkor keletkezik, amikor a primer producenszint-biomassza tekintetében jóval kisebb, mint az első fogyasztószint, ennek ellenére – a gyors szaporodása következtében – képes fenntartani azt. Ilyet csak vízi ökosziszté-

között óriási adatmennyiséget gyűjtött össze a különböző szárazföldi és vízi biomok produktivásáról. Az adatok kalóriában vagy biomasszában kifejezve szolgáltatják az alapokat egy új terület kibontakozásához, a rendszerszintű ökológiai modellezéshez. Egy ilyen tipikus, az IBP keretében végzett, mellesleg nagy munkai igényű és értékes adatokat szolgáltató munka (Heal 1968) eredményeinek egy részletét mutatja be a 24/4. ábra. A tundra ökoszisztémában egy lúp energiafolyamatát ábrázolja. Figyeljük meg, hogy valamennyi adatot kalóriában közli és megjegyzi, hogy az energia legnagyobb része közvetlenül mikrobiális szervezetekhez kerül.

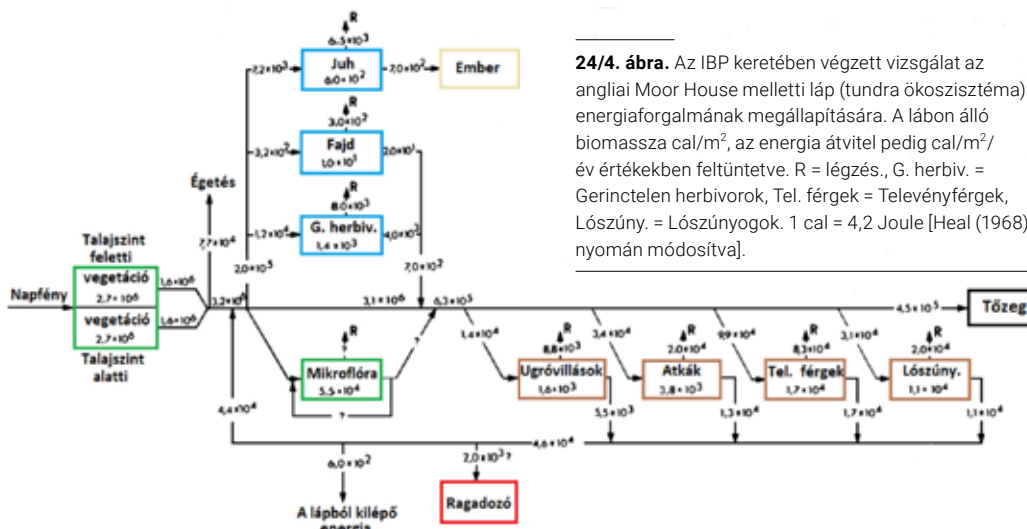


24/1. kép. Kaloriméter. Az IBP-korszakra jellemző vizsgálati eszköz, amely szervesanyag minták energiataralmának meghatározására szolgált. Az ismert tömegű mintát a kaloriméterbe helyezték, majd lezárása után vízfürdőbe süllyesztették. Oxigén bevezetése mellett a mintát elégették és a tömegvesztéséből, valamint a vízfürdő hőmérsékletemelkedéséből kiszámolták a minta energiataralmát. © Lieth (1975), doi: 10.1007/978-3-642-80913-2

A magyar ökológiai kutatásokban ezt az időszakot az ún. **produktív biológia** jellemzi. Balogh (1953) összefoglaló munkájának III. fejezete foglalkozik, Thienemann és Lindeman nyomán, a biológiai produktíval. Az energiaszintek kapcsolatát a 24/5. ábra alapján mutatja be. Az ábra



24/5. ábra. Korábbi próbálkozás egy ökológiai rendszer energiafelhasználásának bemutatására. Az ábra a két háromszögon kívül a vízszintes vonalakkal három részre osztható. A felső háromszög a táplálkozási lánc négy szintjét (A₀-A₄) mutatja, amely a primer producenseket (K), a továbbiakat az erre épülő fogyasztókat (C) jelölik. Az alsó háromszög szintjei (A'₀-A'₄) az ún. rekuperálók (R), amelyek elválasztva a legelső dekomponáló (D) szinttől (baktériumok), az elhalt szerves anyag felhasználásával (nekro-, koprofágok stb.) testanyagukat építik, egyben ezzel táplálékot szolgáltatnak a felsőbb szinteknek (zöld nyilak). Emiatt ezek a szervezetek a fogyasztókkal együtt „felhalmozók” (A). A rekuperálók nem az energiát nyerik vissza (az energiaátalakulás irreverzibilis), hanem csak újrahasonosítják az élettelen szerves anyagot [Woyanovich után Balogh (1953) nyomán módosítva].



24/4. ábra. Az IBP keretében végzett vizsgálat az angliai Moor House melletti lúp (tundra ökoszisztéma) energiaforgalmának megállapítására. A lúpban álló biomassza cal/m², az energia átvitel pedig cal/m²/év értékekben feltüntetve. R = légzési, G. herbiv. = Gerinctelen herbivorok, Tel. férgek = Televényférgék, Lószűny. = Lószűnyogok. 1 cal = 4,2 Joule [Heal (1968) nyomán módosítva].

jelei is illusztrálják azt a problémát, amit a nem egészen világos fogalmi rendszer jelentett ebben a korban. Jermy (1959) munkája, a fogalmi tisztázás mellett, bizonyítja, hogy a produkciobiológiai rendszerek energetikai értelmezése termodinamikai (entrópia, szabadenergia, energia minimum stb.) alapokon történt, vagyis hőtani modell alkalmazásával keresték a magyarázatot a biocönózisok működéséhez. **Kalorimetrikus** módszerek alkalmazása alapján figyelemre méltó hazai eredményeket közölt Gere (1956, 1982). Az IBP kutatások magyar vonatkozásai elsősorban a „Síkfőkút projekt”-tel összefüggésben jelentkeznek, melyben a Debreceni Kossuth Lajos Tudomány Egyetem Ökológiai Tanszéke 1972-től végzett hosszú távú produkciobiológiai vizsgálatokat egy, ma a Bükki Nemzeti Parkhoz tartozó, 64 ha méretű *Quercetum petraeae-cerris* állományban (Jakucs 1973, 1985).

Amennyire jelentős szempontnak tekinthetjük a közösségekben, biomokban zajló energiaáramlást mint az összes populációs kölcsönhatás alapját, annyira meglepő lehet, hogy manapság elenyészően kevés közlemény foglalkozik a témával, például az ezzel a területtel szervesen összekapcsolódó anyagáramlás kérdéséhez képest. Talán éppen ebben rejlik a hiány magyarázata, ti. az anyagáramlás a táplálkozási hálózatokban energiaáramlást is jelent és sok tudományos közlemény alternáltan használja a két kifejezést. Az energiaáramlást nem közvetlenül, hanem az anyagáramláson keresztül észleljük (Balogh 1953). De a hangsúly elterelődése Sprugel (1985) szerint több okban is keresendő: az ökoszisztéma-szintű energetikai ismeretek hiányosak összehasonlítva a táplálék lokális ciklizációjának vizsgálataiból származó adatokkal; a rövid távú hatások energetikai folyamatokban kevésbé jelentkeznek, például a nettó primer produkció (lásd alább) akár 50%-kal is csökkenhet, mégis kevésbé látványos, mint a diverzitás csökkenése; végezetül, az energiaáramlási jelenségeket sokkal nehezebb mérni, mint az anyagforgalmat. Félrevezető, ha az energia jelentőségét csak produkciobiológiai összefüggésekben tárgyaljuk. Az energia szerepe ennél sokkal több, például a táplálkozási stratégiák (16. fejezet) vagy az életmenetkomponensek közötti kényszer-kompromisszumok (5. fejezet) is az energetikai megközelítést helyezik előtérbe.

Szükséges megjegyezni, hogy az energetikai vizsgálatok túlnyomó részét korábban és napjainkban is növényekkel és kevésbé állatokkal végzik. Ez a megközelítés több szempontból is érthető: a növények mint primer producensek, alapvető jelentőségűek a további fogyasztói szintek szempontjából is; a növények produkciója tartósan ugyanazon a helyen mérhető; az ún. másodlagos (magasabb szintű fogyasztók) produkciója közvetve is meghatározható; az utóbbiak mozgékonyasága következtében jóval több nehézség jelentkezik és további szempontok is vannak.

24.2 AZ OXIGÉNTARTALMÚ LÉGKÖR KIALAKULÁSA: AZ O₂ TÖRTÉNETE

Furcsának tűnhet, hogy a közösségek energia-forgalmával foglalkozó fejezetet az oxigéntartalmú légkör kialakulásának leírásával kezdjük. Ennek legalább két oka van:

(1) szinte minden megtermelt joule energia vagy megkötött szén (C) a növényi **fotoszintézis** eredménye, amely nemcsak szerves molekulák felépítését végzi, hanem oxidációs folyamatok során, oxigént (O₂) felhasználva, a megtermelt földi biomassa egy részét vissza is alakítja szén-dioxiddá (CO₂);

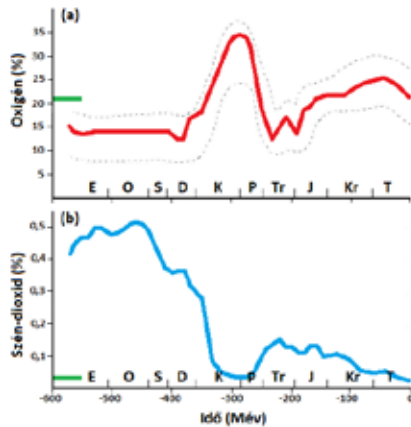
(2) a köztudatban makacsul tartja magát az a téves nézet, hogy az előbbi folyamatokhoz és a heterotrof szervezetek légzéséhez szükséges oxigén mennyiségét a jelenlegi vegetáció biztosítja, amit a kutatók túlnyomó többsége megkérdőjelez.

A valóság jóval sokrétűbb. Bár az élet kialakulása a Földön oxigénmentes környezetben történt, jelenleg az oxigén atmoszférikus részesezése magasnak tekinthető, 21%. Az oxidatív légkör földtörténeti kialakulásában elengedhetetlen szerepe volt a fotoszintézis útján keletkező oxigénnek. A kutatók szerint a jelenlegi szárazföldi vegetáció O₂-termelő és felhasználó folyamatai kiegyensúlyozottak, a növények nagyjából ugyanannyi oxigént fogyasztanak, mint amennyit előállítanak. Könnyen belátható, hogy a vegetáció által termelt és felhasznált mennyiségen túl hatalmas oxigéntöbbletnek kell lennie, hogy az egyéb biológiai folyamatok és az ember által létrehozott technológia működjön. A becslések alapján olyan nagy mennyiségről van szó, hogy ha a bolygó összes ismert fosszilis energiahordozó anyagát egyszerre elégetnénk is, csak egy töredékét használnánk el az atmoszférikus oxigénnek. Az oxigént „előállító” növények mellett a hatalmas területen található szubtrópusi oligotrof óceánok egyes részei viszont több oxigént termelnek, mint amennyit felhasználnak a légzéshez (Karl és mtsai 2003, Riser és Johnson 2008, Williams és mtsai 2013, Alexander és mtsai 2015). Azért **nettó O₂-termelők**, mert a légzési CO₂ nagyobb része nem jut vissza a légkörbe a „biológiai pumpa” működése következtében (25.TA9). Ez a mennyiség azonban csak azt biztosítja, hogy az O₂-molekulák kb. 4 millió évente **kicserélődjenek**, a légköri oxigén „megújuljon”.

A Föld jelenleg elérhető oxigénje a **cianobaktériumok** terméke, melyek már 2,7 milliárd évvel ezelőtt jelen voltak (Kasting 2001, Dismukes és mtsai 2001). A kora-földtörténeti élet ezen képviselői az ún. sztromatolitokban láthatók ma is. A bolygó mai összes oxigénje nagyjából **két oxigéneseési földtörténeti időszak** terméke, bár ezek hosszát tekintve viták folynak. Ezek előtt és közben a tengerekben túlnyomóan anoxiás állapotok uralkodtak. Az első (2,45-1,85 milliárd év) mindössze 0,02-0,04 atm-ra (0,8%) emelte a légköri oxigén arányát, a



24/2. kép. Sztromatolitok a Thetis-tó partján Ny-Ausztráliában © Ruth Ellison



24/6. ábra. A paleoatmoszferikus oxigén- és szén-dioxid-koncentráció modellezése légköri és óceáni C-kicszerélődés és óceáni üledék vizsgálatok alapján [Graham és mtsai (1995)]. (a) Az oxigén koncentrációjának változása a földtörténeti korokban napjainkig. (b) Ugyanez a szén-dioxid koncentrációjára nézve. A molibdén (Mo)-izotópos vizsgálatok (a $^{98}\text{Mo}/^{95}\text{Mo}$ -arány mérése az óceáni üledékekben) megerősítették az oxigénmodell [Dahl és mtsai (2010)]. A zöld vonal a jelenlegi szinteket jelöli. A halvány szaggatott vonal az eltéréseket mutatja. A vízszintes tengelyen a földtörténeti időszakok rövidítése. E = Ediacara-fauna. Mév = millió év.

második 850-540 millió évvel ezelőtti (az ún. Ediacara-fauna időszaka) kb. már a mai arányt érte el (Holland 2006). Mások (Dahl és mtsai 2010) a 360-400 millió évvel ezelőtti karbon időszakot is kiemelik, mely az edényes növények diverzifikációjával és így ismét az oxigéntartalom növekedésével járt. Ekkor kb. 120 millió éven át az oxigén mennyisége jelentősen változott, max. 35% is előfordult a jelenlegi 21%-hoz képest, majd a perm időszak alatt lecsökkent 15%-ra (Graham és mtsai 1995, 24/6. ábra). Jogos a kérdés, hogy ha a növények már a földtörténeti korokban

is nagyjából ugyanannyi oxigént termeltek és fogyasztottak, hogyan keletkezett a felesleg? Ebben alapvető folyamatnak a szerves anyag jelentős részének **eltemetődését** tartják, vagyis azt a biomassza különbséget, ami fosszilizálódott (olaj, földgáz), de nem oxidálódott. Ezt és az oxigéntartalom szabályzásának kérdését és további részleteit tárgyalja a 24.TA2.

24.3 AZ ENERGIAFORGALOM ALAPJAI

A közösségek energiaforgalmának részletesebb tárgyalásához mindenekelőtt használható (operatív) fogalmakra van szükségünk. Bár az energiaáramlás mennyiségi viszonyainak pontos leírására a joule megfelelő egység, mégis (kényelmi szempontok miatt is) gyakran a szén tömege használatos mint „váltópénz”. A száraz biomassza kb. 48%-a szén. Az anyag és energia szoros kapcsolata következtében akár energiában, akár tömegben adhatjuk meg az alábbiakat:

- **Biomassza** (B, produktum): az élő szervezetek terület egységre eső szárazanyagban vagy C-ben kifejezett tömege (g/m^2 , tonna/ha) vagy energiatartalma (Joule/m^2 vagy cal/m^2). A biomassza (vagy produktum) közvetlen mérése a legtöbb esetben nem lehetséges, ezért közvetett módszerek, például fotoszintetikus aktivitás, növényi anyagok áramlása vagy a levélterület index (LAI), és becslések (pl. fásszárúaknál a mellmagasságban mért törzsátmérő) használatosak.

- A **lábán álló biomassza** (standing crop) az élő auto- és heterotrof szervezetek testének össztömege adott területen **egy aktuális időpontban**. Ez elsősorban **nedves tömeget** jelent, melynek nagy része a szárazföldi növények esetében **nekromassza**, vagyis nem élő szerves anyag (testen belüli szilárdító és szállító szövet), valamint az élő növényi testhez csatlakozó elhalt részek (pl. ágak, kéregdarabok). Amennyiben ezek a talajra esnek, akkor már az elhalt szerves anyag részévé válnak, és nem a biomasszát alkotják. A másodlagos produkció tagjai (azaz a heterotrof szervezetek) a testen belül nem rendelkeznek ilyen elhalt részekkel, ezért elpusztulásuk után az adott területen megtalálható testük számít nekromasszának. Ugyanez érvényes a vízi fitoplanktonra is, amelyek elhalt teste képezi a nekromasszát. Az elpusztult testek elfogyasztása lebomlásuk előtt fontos energetikai útvonalat jelent.
- A táplálkozási hálózatok anyag- és energiaforgalmának vizsgálatok nagy jelentőségű az, hogy mekkora **sebességgel** képződik új szerves anyag, amelyet elfogyasztanak. Ez a **primer produkció** (PP) folyamatában keletkezik. A primer produkció egy adott területen, **időegység alatt** megtermelt növényi biomassza (tonna szárazanyag/ha/év, vagy $\text{joule}/\text{m}^2/\text{nap}$).
- A növényi növekedés során a primer produkció először mint **bruttó primer produkció** (BPP) mérhető, vagyis tartalmazza az összes, a fotoszintézis folyamatában képződött száraz anyagot (energiát), többek között az újonnan képzett nekromasszát is. A növény által termelt biomassza (energia) egy része munkavégzés közben **légzéssel távozik** (autotrof respiráció, R_a) hő formájában a közösségből.
- A **nettó primer produkció** (NPP) tehát a termelés és légzés különbségét jelenti: $NPP = BPP - R_a$.
- Megemlítjük még a **nettó ökoszisztéma produkciót** (NÖP), amely a bruttó primer produkcióból, az autotrof és heterotrof légzés levonása után megmaradó rész. (Lásd az NPP-ben rejlő ellentmondások, a NÖP, valamint további produkciós mutatók részletesebb tárgyalását a 24.TA3-ban.)

A heterotrof szervezetek is képeznek új biomasszát, amit gyakran **másodlagos** (szekunder vagy heterotrof) **produkcióval** (MP) becsülnék. Ebből a légzést le kell vonnunk, hogy a **nettó másodlagos produkciót** megkapjuk. A másodlagos produkció speciális abban a tekintetben, hogy a heterotrof szervezetek egy lépésben konvertálják a táplálékot különböző szövetekké. A heterotrof fogyasztók teljes energia áramlása – ami analóg az autotrofik BPP-jével – tehát valójában asszimilációnak számít.

A továbbiakban, amennyiben egy ökoszisztéma, biom vagy közösség **produkciójáról** van szó, nettó primer vagy másodlagos produkcióként értelmezzük. Az NPP-t azonban nemcsak a szárazanyag tömegével vagy energiájával adják meg, hanem ezeket átszámítják széntartalomra. Igen gyakori a $\text{gC}/\text{terület}/\text{időegység}$ formában való kifejezése is. Az NPP élő

részének mérése szárazföldi ökoszisztémákban nehéz, mert a frissen képződő nekromassa elválasztása és mennyiségi meghatározása szinte lehetetlen. További probléma, hogy a gyökérszet biomasszájának mérése szinte kivitelezhetetlen a hozzáférés nehézsége miatt. A vízi ökoszisztémák produktivitásának meghatározása pontosabb, mert a fitoplankton szinte egyáltalán nem tartalmaz nekromasszát. Az NPP mennyisége alapvetően a napsugárzástól függ, de az önmagában nem határozza meg, mert több további tényező (pl. víz, hőmérséklet, tápanyagok), illetve rendszerint azok hiánya is befolyásolja.

Az ökoszisztémák produktívóját jellemezhetjük annak **megújulási sebességével** (turnover) is. Ez általában naponta vagy évenként mért biomassa egységekben fejezik ki. Ahol a megújulás sebessége, azaz az időegység alatt újraképződött biomassa tömege nagy, ott a lebontás sebessége is jelentős és kevesebb biomassa vagy C tárolódik. A megújulás sebessége általában szoros összefüggésben áll a tápanyagtartalommal, de kapcsolata van a fogyasztókkal is. Például egyes herbivorok gyors „visszaforgatást” okozhatnak ürülékükkel, különösen a preferált növények esetében és ezzel elősegítik más herbivorok tápanyagfelvételét is (14/17. ábra). A vízi rendszerekben a biomassa megújulási sebessége gyorsabb, mint a szárazföldön, ami az előbbiben az oldott szerves anyag (DOM, Dissolved Organic Matter) jelenlétének tulajdonítható. Cebrían (1999) több mint 200 vizsgálat eredményeinek összegzése alapján 13 különböző vízi és szárazföldi közösségben, többek között a biomassa megújulási sebességét értékelte. Azt az eredményt kapta, hogy a megújulásnak nem volt kapcsolata az NPP-val, sem a herbivorok általi fogyasztás, sem a dekomponálás sebességével (mindkettő $gC/m^2/nap$ egységekben). Az első látásra furcsának tűnő korrelációhiány az NPP és biomassa megújulása között azzal magyarázható, hogy a közösségek az N és a P elérhetőségében, valamint egyéb tulajdonságokban eltérőek egymástól, ezért az általánosítás nem lehetséges.

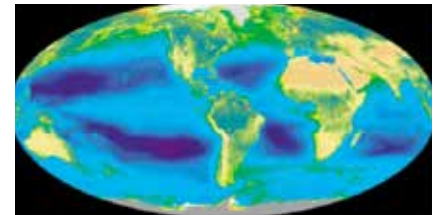
24.4 A PRIMER PRODUKCIÓ MÉRTÉKE ÉS ELOSZLÁSA

Előjáróban egy nagyon fontos adatot kell megjegyezni: a fotoszintézis, mint minden munkát végző biokémiai, mechanikai stb. folyamat és eszköz, adott hatásfokkal rendelkezik. A **hatásfok** (százalékban kifejezve) arra vonatkozik, hogy a befektetett energia mennyiségéhez képest mennyi energia fordítódik hasznosítható munkára. (Például a valaha épített legnagyobb hatásfokú gőzmozdony 12%-ot ért el, azaz a közölt energia kb. 1/8-ad részét volt képes mozgási energiává alakítani, a többi hő formájában elveszett.) A földre érkező napenergia mennyisége bőven elegendő lenne a jelenleginél több nagyságrenddel nagyobb NPP létrehozására. (Magyarországon az évente abszorbeált napsugárzás energiája átlagosan $1,26 \text{ joule/cm}^2/\text{perc}$.) Ennek lehetőségét azonban a napfény spektrum fotoszintézisre nem alkalmas nagyobb része és a kloroplasztiszokban

zajló biokémiai folyamatok rendkívül **alacsony hatásfoka** és más veszteségek is akadályozzák (1.3.1 pont és 1/10. ábra). Az USA Georgia államának tengerparti sós-mocsaraiban végzett mérések szerint a *Spartina alterniflora* [jelenleg *Sporobolus alterniflorus*] (23/6. kép) fűfaj bruttó fotoszintetikus hatásfoka, igen magasnak adódott, 6,1%, a nettó pedig 1,4% (Teal 1962). Más édesvízi és tengeri területeken 0,1 és 3,0% között mérték a fotoszintézis hatásfokát. Ugyanakkor erdei fenyő (*Pinus sylvestris*) ültetvényben már 6,0%-os nettó hatásfokot is mértek.

A primer produkció **globális eloszlása** nagyon egyenetlen (22.TA2/1. ábra). A szárazföld teljes területére vonatkoztatva az évente képződő NPP $110\text{--}120 \times 10^9$ [milliárd, vagy giga (G)] tonna (t) **szárazanyag**, tengerekben kb. a fele, azaz $50\text{--}60 \times 10^9$ t, annak ellenére, hogy a bolygó felületének kétharmada tenger. A talajfelszín alattit legalább ugyanakkorára becsülik, mint a talajfelszín felett mért értéket. Globális átlagos becsült mennyisége kisebb, mint $400 \text{ g C/m}^2/\text{év}$ (Begon és mtsai 1990).

A tág értelemben vett produkció (BPP, NPP) és biomassa meghatározása direkt és indirekt módszerekkel történik. **Direkt módszerek** számít, ha egy adott területen, térfogatban minden élőlényt megszámlolunk, tömegüket és kalória tartalmukat (kaloriméterrel) megmérjük. **Indirekt módszerek** közé tartozik például a klorofill-*a* mérése mesterséges holdak segítségével (24/7. ábra). Az így keletkezett hatalmas mennyiségű adattal nemcsak globális eloszlási térképek készülnek, hanem modellek is, amelyekbe további (pl. klimatikus) változókat beépítve bizonyos változásokat előre jelezhetnek. Egyszerű NPP modellezést mutat be a 24.TA4.



24/7. ábra. A SeaWiFS műhold által regisztrált átlagos évi klorofill-*a* (zöld színű területek) globális eloszlása. A mélykék színű jelzett óceáni területek az ún. szubtrópusi köráramlatok, ahol a klorofill-*a* mennyisége rendkívül alacsony ($<0,1 \text{ mg/m}^3$ tengervíz). A sárga szín felsivatagi vagy sivatagi területeket jelöl [Karl (2002) nyomán módosítva].

Az 24/1. táblázat az NPP és biomassa kapcsolatáról ad információkat. A nagy biomasszával rendelkező trópusi erdők relatív produktívós hatékonysága jóval alacsonyabb a nyílt óceánokéhoz képest. A nekromassa az NPP-nek és a biomasszájának egyaránt alkotó eleme, de az előbbinek jóval kisebb részét képezi. Míg tehát a különféle erdei állományokban a biomassa túlnyomó részét nekromassa teszi ki és ehhez képest az éves produkció csekély, a tengeri fitoplankton relatíve alacsony biomasszája, melynek nincs számottevő nekromassa összetevője, a gyors szaporodás következtében mégis jelentős produkcióval bír. A fentieket figyelembe véve, különböző biómokban a produktivitás és a biomassa aránya (P:B arány) a következő módon alakul: erdőkben 0,042, füves pusztaságokon 0,29, vízi rendszerekben 17 (ami ebben a sorrendben ismét a nekromassa csökkenésére utal).

24/1. táblázat. Biomok évi átlagos nettó primer produkciója (NPP, kg/m²/év), biomasszája (kg/m²) és a produkció hatékonysága [az éves NPP a biomassza (BM) százalékában]. A BM egy része nekromassa, ami az óceánokban elhanyagolható mértékű. A nagy biomasszával rendelkező trópusi esőerdők produkciós hatékonysága alacsony a nyílt óceánéhoz képest [Begon és mtsai (1990) nyomán módosítva].

Biom	NPP	BM	Hatékonyság (%)
Trópusi esőerdő	2,2	45	~5
Mérsékelt övi lombhullató erdő	1,2	30	4
Tajga	0,8	20	4
Szavanna	0,9	4	~ 23
Tundra	0,14	0,6	~ 23
Nyílt óceán	0,125	0,003	~ 4000

24.4.1 A szárazföldön

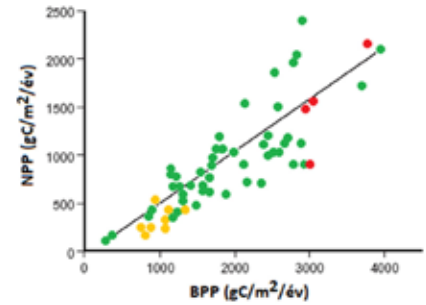
A szárazföldi BPP átlagos mennyiségét 120 ± 8 (SD) GtC/év értékre becsülik (Beer és mtsai 2010). Ennek kb. fele CO₂-formájában jelenik meg. Az értékek meghatározása nehéz és így a becslések pontossága is kétséges. Például a fenti adat alsó értéke 105, a felső 130 GtC/év. Ez a 25 GtC/év különbség majdnem négyszerese a fosszilis tüzelőanyag égetéséből származó CO₂ mennyiség becsült értékének. A **trópusi esőerdők** a szárazföldi szén 40%-át tárolhatják, ami megfelel 30-50%-os biomassza produkciónak (Phillips és mtsai 1998). Érdekes azonban, hogy míg a trópusi erdők elsősorban farészbe és gyökérbe, a nem tropikális erdők (főleg a tajgaerdők) levelekbe és fotoszintetikus vegyületekbe alakítják a CO₂-vel felvett szenet (Bloom és mtsai 2016). A trópusi erdők és fás szavannák területe 1990-ben a teljes földi erdőfelület kb. 50%-a volt. A dél-amerikai trópusi erdők az összes trópusi erdő kb. 50%-át jelentik. A trópusi erdők nettó C-produkciója 18 Gt/év, a szavannáké 17 Gt/év (Malhi és Grace 2000). A **tajga biom erdőségeinek** területi aránya az összes földi erdőterülethez képest kb. 17%. Egyes szerzők szerint a **tundra biom** nem jellemezhető egységes vegetációval és közösségek elkülönítése is kétséges (Bliss és mtsai 1973). Az északi sarkon sivatagi körülmények is találhatóak, ezeken a helyeken elsősorban kriptogám növényfajok dominálnak. A talajfelszíni edényes növények NPP-je 40-110 g/m²/év között változik. Közismert a **szárazföldi sivatagok** alacsony produkciója is (átlagosan 6 kg biomassza/km²), pedig ezek alkotják az egyik legnagyobb biotot, a Föld szárazföldi felületének 1/5-ét, mintegy 33,7 millió km²-t. A meleg és mérsékelt égövi sivatagok mellett jégmentes sivatagok is léteznek, például a hiperszáraz McMurdo-völgy az Antarktiszon, ahol a vegetációs periódus hossza 60 nap. A mérhető produkció alapvetően bakteriális produkciót jelent a talajban és a talajfelszínen, amely a legtermékenyebb helyen átlagosan 217 gC/m²/év (Geyer és mtsai 2017). A baktérium kolóniák a sivatagokban a nyomokban jelenlévő atmoszferikus gázok (hidrogén és szén-monoxid) valamint CO₂-felhasználással, kemoszintetikus úton nyernek energiát (Bay és mtsai 2018). (Lásd még a 24/2. táblázatot.)

Domináns vonása a szárazföldi produkciónak az **autochton** jelleg, azaz a biomassza helyben, a fotoszintézis útján keletkezik. A BPP és NPP viszonyát a 24/8. ábra mutatja. Az ábra szerint a **légzés** a BPP kb. felét jelenti és különösen kifejezett ez a trópusi erdők esetében, ahol a biomassza beépülés kisebb, a légzés nagyobb, míg a tajga-erdőkben fordítva.

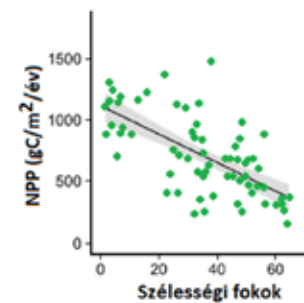
Ez összhangban van az egész biotokra is megadható **szén-felhasználási hatékonysággal**, amelyet $1-R_a$ (R_a = autotrof légzés) különbségeként számítanak. Értéke az esőerdei trópusokra 0,42-0,44, a száraz trópusi területekre 0,45-0,50, a mérsékelt égövre 0,47-0,50 és a tajga biomra 0,49-0,50 (Bloom és mtsai 2016). A légzés nem konstans része a BPP-nek. A feltételezések szerint a talajlégzés a legnagyobb CO₂-forrás az atmoszféra felé (del Giorgio és Duarte 2002).

A legtöbb vizsgálat szerint az NPP az északi féltekén növekedik észak-déli irányban a szélességi fokok mentén és maximumát a trópusi területeken éri el (24/9. ábra). Általában elfogadott, hogy a trópusi esőerdők kb. 60%-kal magasabb NPP-vel rendelkeznek, mint a mérsékelt égövi erdők, valamint, hogy nettó C-nyelőként funkcionálnak. Újabb vizsgálatok (Gillman és mtsai 2015) is megerősítik, hogy a produktivitás szignifikáns negatív korrelációban van a szélességi fokok növekedésével. A szélességi fokok szerinti nagyobb produkció a magasabb hőmérséklet, több csapadék és hosszabb vegetációs időszak eredménye. Szubarktikus viszonyok közepette a *Sphagnum* és *Pleurozium* moha genusok fajai a teljes ökoszisztéma BPP 20 ± 9 (SE)%-át építik be (Street és mtsai 2013).

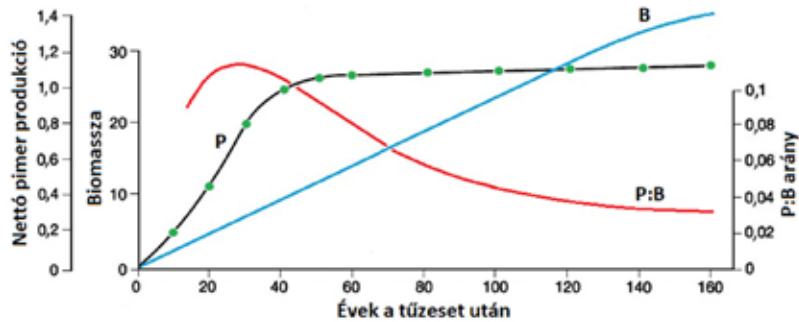
A **szukcesszió** során a biomassza folyamatosan növekedik, a produkció a maximális szinten marad, de a P:B arány csökken



24/8. ábra. A nagyobb bruttó primer produkcióhoz (BPP-hez) tendenciaszerűen nagyobb NPP tartozik. A piros pontok a trópusi, a sárgák a tajgában mért adatok. A zöld pontok az egyéb biotokat mutatják. Az NPP, a BPP és a légzés különbsége. A légzés kb. fele a BPP-nek. A trópusi erdőkben nagyobb arányú a légzés, mint a tajga területeken [Schlesinger és Bernhardt (2013), valamint DeLucia és mtsai (2007) nyomán módosítva].



24/9. ábra. Összefüggés a szélességi fokok és a nettó primer produkció között az északi féltekén. A magas NPP területeket a trópusokon találjuk. A szürke színű sáv a regressziós vonal mentén a 95%-os megbízhatósági intervallumot jelzi [Gillman és mtsai (2015)].



24/10. ábra. Erdei szukcesszió P:B arányának változása egy tüzesetet követően. A szárazanyagban kifejezett nettó primer produkció (P) a klimax állapotban állandó értékre áll be, ellenben a biomassa (B) folyamatosan növekedik az egyre nagyobb arányban jelenlévő nekromassza következtében. Ennek eredményeként a P:B arány fokozatosan csökken a szukcesszió folyamatában [Whittaker és Woodwell (1968, 1969) adatainak felhasználásával, Begon és mtsai (1990) nyomán módosítva].

(24/10. ábra). Abban a tekintetben, hogy az **idős állományokban** a nekromassza növekedik, egyetértés van. A vita a légzés intenzitása körül zajlik, mely a nagyobb biomassa esetében szintén nagyobb kell, hogy legyen (24.TA3).

A szárazföldi produkció megállapításában speciális nehézséget jelent a **talajfelszín alatti biomassa** vagy szén mérése, ezért is találunk viszonylag kevés pontos adatot erre, sokkal több a becslés. Vannak adatok arra nézve, hogy az északi féltekén magasabb szélességi körök felé haladva az erdei biomassa mind nagyobb része „költözik” a gyökerekbe, összehasonlítva például a lombozattal, mind nyitva-, mind pedig zárwatermő állományokban (Reich és mtsai 2014). A nehézségek ellenére a talajban mérhető NPP mennyiségét a teljes teresztris mennyiség 50%-ának, vagy afölöttinek tartják (Coleman és mtsai 2004). Ennek jelentős része finom gyökérszövet, amelynek megújulási sebessége magas, hetek, hónapok alatt zajlik. Viszonylag könnyebben mérhető egygyári növények esetében: például a kukorica 100-400 kg/ha 2 mm-nél vékonyabb gyökereket képez évente. Ezzel szemben a gyökér biomassa direkt mérése – fa méretű növények esetében – szinte kivitelezhetetlen, ezért közvetett módszert alkalmaznak. Ennek lényege, hogy a

24/2. táblázat. Biomok összes mikrobiális szén- (C) és nitrogéntartalma 0-30 és 0-100 cm-es talajmélységben 1 millió km²-re számítva [Xu és mtsai (2013 után módosítva)].

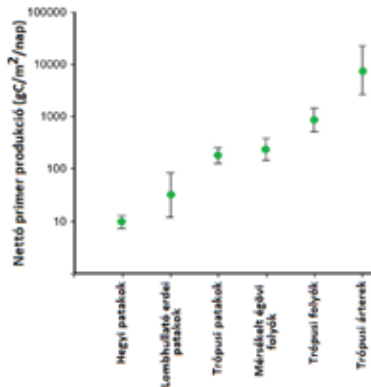
Biom	Összes mikrobiális C (millió tonna)		Összes mikrobiális N (millió tonna)	
	0-30 cm	0-100 cm	0-30 cm	0-100 cm
Tundra	260	280	26	27
Tajga	483	583	56	67
Mérsékelt övi lombhullató erdő	103	158	17	26
Trópusi/szubtrópusi erdő	117	169	18	26
Szavanna	134	180	22	30
Sivatag	74	133	17	30

legkönnyebben megmérhető változókat veszik figyelembe: a talajfelszíni detritusz produkciót és a talajlégzést. (Részletek a 24.TA5-ben.) A nehézségek ellenére néhány adat rendelkezésre áll (14.TA6/3. ábra, és a 24/2. táblázat). A talajban található összes C- és N-mennyiségből, melyek azonos területegységre vonatkoznak a táblázatban, kitűnik, hogy a tárolt mennyiségek a lebontási gyorsasággal függenek össze, amely viszont a hőmérséklettől függ. Kivételt képeznek a sivatagi területek, ahol a produkció és a lebontás nem számottevő. Globálisan az egységnyi területre vonatkoztatott összes P mennyisége 0-30 cm-es talajrétegben 16,6 millimol/kg talaj volt. Bonyolító tényezőként jelentkezik a növényfajok nagy többsége esetében a gyökérszövet megtalálható mikorrhiza tömegének meghatározása és figyelembe vételének módja.

A 24.3 pontban említettük, hogy a primer produkciónak mintegy „melléktermékei”, de annak nem része, a talajra hullott kisebb-nagyobb méretű ágak, vagy a teljes kidőlt törzsek, azaz a **durva fahulladék** (coarse woody debris). A durva fahulladék a nekromasszának sem része, mert az utóbbi a biomassa alkotóeleme. Egyes erdőalkotó fajok aktívan hullajtják a talajra az elhalt ágakat a tűzkerülő stratégia részeként (22.2.1). A durva fahulladék a továbbiakban részét képezi a teljes talajlégzésnek, magában foglalva azokat a heterotrof szervezeteket is, amelyek a bontásában részt vesznek és emiatt fontos eleme a C-ciklusnak. Ohtsuka és mtsai (2014) 10 éven át mérték a talajra hulló elhalt szerves anyag mennyiségét egy mérsékelt égövi erdőben, és ez átlagosan 77 gC/m²/év volt. Ezzel egyidejűleg természetes körülmények között meghatározták az öt cm-nél nagyobb átmérőjű ágak CO₂-leadását egy éven át, melyre 34 gC/m²/év értéket kaptak, vagyis jelentős tényezője az erdei C-ciklusnak.

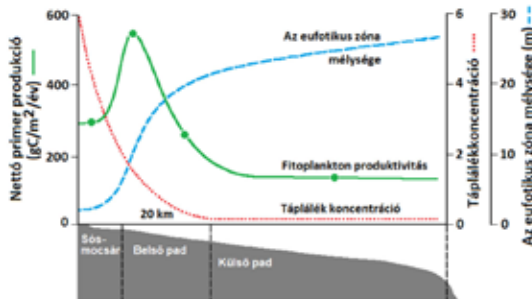
24.4.2 A vízi ökoszisztémákban

A szárazföldi rendszerekkel ellentétben, a víztest mérete, mélysége és mozgásának mértéke jelentősen befolyásolja a szerves anyag produkcióját. Nagyon sok közösségben a víztest kis tömegű és árnyékolt, vagy a víz mozgása gyors, ezért *in situ* autochton produkció nem, vagy elenyésző mértékben keletkezik. Ezeknek a vizeknek mégis lehet akár jelentős szervesanyag-tartalma, mert a víztestbe kívülről (**allochton szubvenció**) kerül be anyag (24.4.3). Ennek archetipusa egy erdőt átszelő keskeny patak és a fölé boruló fák, melyek lombhulláskor, vagy egyéb módon nagy mennyiségű elhalt szervesanyagot juttatnak a vízbe. Például a braziliai esőerdőben a vízfolyásokba jutó növényi elhalt szervesanyag-mennyisége 0,4-1 kg/m²/év. Amint a vízfolyás szélesebb lesz és mozgása lassul, egyre inkább a víztestben élő fitoplankton, a szubmerz hínár vegetáció és a partmenti, valamint nedvességkedvelő parti növényfajok határozzák meg a biomassa mennyiségét. A föld különböző földrajzi területein



24/11. ábra. Nettó primer produkció (gC/m²/nap) a Föld különböző édesvíztípusaiban. A pontokon látható vékony vonalak \pm SE értékeket jelentenek. A függőleges tengely logaritmikus beosztású [Davies és mtsai (2008) nyomán módosítva].

kontinentális padok produkcióját megnöveli (24/12. ábra). A torkolatokban keletkező **sós-mocsarak** a folyamatos árapály tengermozgás következtében gyakran sajátos, szerves anyagban és fajokban gazdag közösségeket tartanak fenn. (Lásd egy ilyen

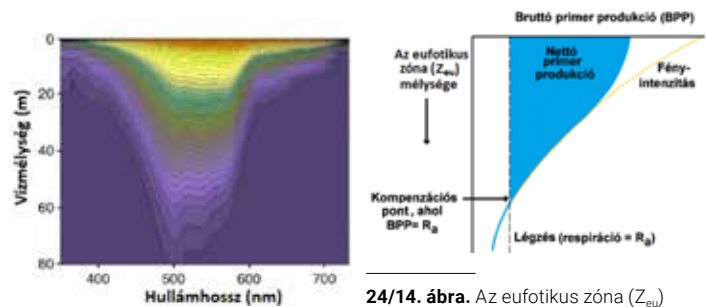


24/12. ábra. Kontinentális padka főbb részei. Az NPP a belső padon, a szárazföldtől számított kb. 20 km-es távolságon belül a legnagyobb, mert a szárazföld közelében magas táplálékkoncentrációk jelentkeznek (sós-mocsarak, folyó torkolatok, partszakaszokról történő beemosódás, parttal párhuzamos áramlatok stb.) következtében. A plankton produktivitása a nyílt tenger felé csökken. A vízátlátszóság (és így az euphotikus zóna mélysége) a part közelében alacsony a magas táplálékkoncentráció miatt. A nyílt óceán felé azonban nő az átláthatóság és az euphotikus zóna mélysége is nagyobb lesz [Begon és mtsai (1990) nyomán módosítva].

közösség részletes energetikai vizsgálatát az 24.TA6-ban.) A fitoplankton fotoszintetikus aktivitása a vízmélységgel csökken, mert a lehatoló fény mennyisége is csökken és spektruma megváltozik az elnyelés következtében (24/13. ábra). Azt a vízmélységet, melyben új produkció (NPP) már nem keletkezik, mert a bruttó produkció egyenlővé válik az autotrof légzéssel ($BPP = R_d$), **kompensációs pontnak** nevezzük. Ezt tekintjük az **eufotikus zóna** alsó határának (24/14. ábra). Az óceáni partvonalak mentén gyakoriak a felfelé irányuló áramlások (upwellings), amelyekben magas a táplálék koncentrációja. A feláramlások előidézői főként a parttal párhuzamos szelek.

patakok, folyók és árterületek primer produkcióját a 24/11. ábra mutatja. A hegyi patakokhoz képest a trópusi folyóvízi árterek NPP-je három nagyságrenddel nagyobb. Míg a nagy trópusi folyókban a fitoplankton, az ártereken a makrofita produkció dominál. A szárazföldi vízi élőhelyek közül az eutrofi-zálódott tavak produkciója a legmagasabb.

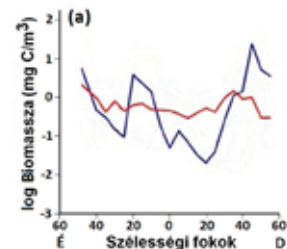
A szárazföldi vizek a tengerekbe, óceánokba érve hatalmas szer- ves anyag-mennyiséget terítenek szét, mely a



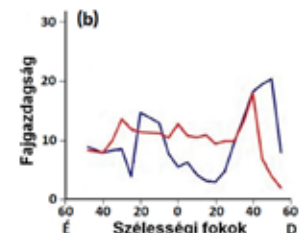
24/13. ábra. A fény hullámhosszának változása a norvégiai Masfjord tengerben a vízmélységtől függően [Claes és mtsai (2010) nyomán].

24/14. ábra. Az euphotikus zóna (Z_{eu}) addig a vízmélységig tart, ahol a bruttó primer produkció és az autotrof légzés kiegyenlíti egymást, vagyis NPP nem keletkezik (kompensációs pont) [Begon és mtsai (1990) nyomán módosítva].

A nyílt óceáni és mélytengeri energia- és anyagforgalom vizsgálata komoly technikai kihívásokat jelent, azonban rendkívül fontos új ismeretekkel gyarapítja tudásunkat. Mindenekelőtt a fitoplankton eloszlása és fajgazdsága vált ismertté (pl. a Bevezetés III/8. és III/9. ábrák). Az óceánokban kb. 25 ezer fitoplanktonfaj ismert. Közülük a kovamoszatok és a kokkolitoforák (24/15a,b. ábra) az atmoszférikus CO₂ szabályzásában – bár ellentétes módon – jelentős szerepet játszanak. További jelentőségük, hogy táplálékként eltartják a magasabb trofikus szinteket.



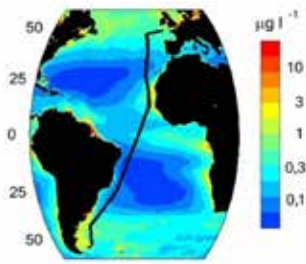
24/15a. ábra. A kovamoszatok (kék) és kokkolitoforák (piros) biomasszájának eloszlása szélességi fokok szerint. É = észak, D = dél [Cermeño és mtsai (2008) nyomán módosítva].



24/15b. ábra. A kovamoszattípusok (kék) és kokkolitoforafajok (piros) fajgazdságának változása szélességi fokok szerint. É = észak, D = dél [Cermeño és mtsai (2008) nyomán módosítva].

Az óceáni zooplankton is fajgazdag, például kb. 125 evezőlábú rákfaj (Copepoda) található a közösségben. Az új elképzelések szerint nem a tengervíz fizikai jellemzőinek változásai, hanem a biológiai kölcsönhatások tartják fenn a zooplankton rendkívüli fajgazdságát (Karl 1999).

A nagy **szubtrópusi óceáni köráramlatokat** (Subtropical Gyres), melyekből legalább ötöt különböztetünk meg (8/2. kép), általában oligotrofikus víztesteknek tekintik. Ilyen például az Észak Csendes-óceáni Szubtrópusi Köráramlat. Élőlényközösségét kora és hálózati szervezethez alapján tengeri klimax társulásnak tekintik. Kevés információnk van arról is, hogy vajon ezek a hatalmas víztestek autotrof vagy heterotrof úton hozzák-e létre a biomassza nagyobbik részét. Egy 12 éven át tartó vizsgálatban (Serret és mtsai 2015) az



24/16. ábra. Fitoplankton klorofillkoncentráció eloszlása az Atlanti-óceán területén. Látható, hogy az értékek magasabbak (sárga színű részek) az északi Atlanti-óceán és a parti sávok tápanyagban dús területei következtében. A fekete vonal a mintavételi utat jelzi [Cermeño és mtsai (2008) nyomán módosítva].

Északi és Déli Atlanti-óceáni Szubtropikus Köráramlatokon átvezető észak-déli irányú adatgyűjtések során 194 vertikális mintát vettek a fitoplankton összetételének és produkciójának meghatározására (24/16. ábra). Megállapították, hogy az északi köráramlatban **heterotrof**, a déliben **autotrof** plankton metabolizmus dominál, bár mindkét rendszer oligotrof. A lényeges különbség a két terület között a légzésben, ennél fogva a fotoszintézis és légzés arányában, valamint a NÖK-ben van. Például a Sargasso-tengerben (6/12. ábra) a planktonikus

bakteriális biomassza nagyobb, mint a fitoplanktoné, emiatt nettó heterotrof állapotú (Cole 1999). Ez annak a kérdésnek eldöntésében kritikus, hogy a vajon az óceánok források-e vagy nyelők a szén globális ciklusában. Ennek kiderítésére napjainkban jelentős kutatásokat végeznek (24.3).

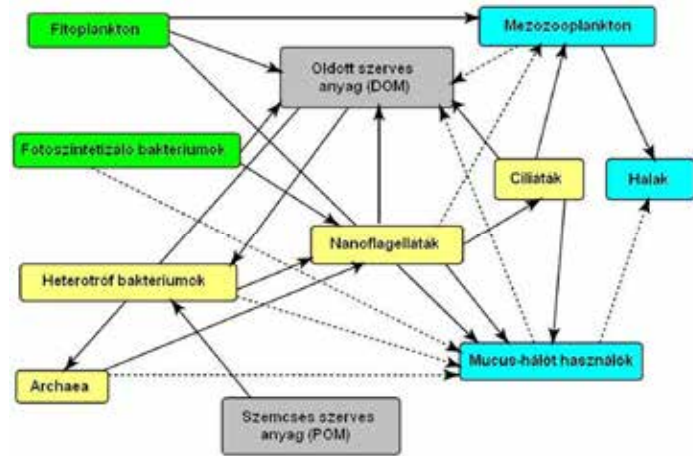
Az óceánok a földfelület 71%-át foglalják el, de az átlagos óceáni NPP mindössze kb. 20%-a a szárazföldinek (kb. 35-65 Gt C/év). Nagy területük miatt azonban a földi produkció kb. 50%-a óceáni eredetű. A legproduktívabb óceáni területek a korallpadok, a makroalga erdők, a tengerparti sós-mocsarak. A korallszirtek legjellemzőbb vonása a magas produkció/légzés arány, amit több szerző is kb. 1-nek talált (Wiebe 1988). Tehát egy nagy BPP-jú rendszerről van szó, amely ugyanakkor oligotrof tengervízben él. A trofikus input ugyan nagy lehet, de az NPP azonban csak marginálisan nagyobb a környező tengeri területeknél.

A **nyílt óceánban** termelődik az összes óceáni produktum kb. 60%-a, amiért elsősorban a **pikoplankton** felelős (Chapin és mtsai 2011). Ez a produktum azonos a tundra vagy sivatag produkciójával. Az átlagos óceáni szerves anyag-produkció ~ 75 gC/m²/év, amely nagyjából megfelel a szárazföldi produkció 1/5-ének. Az óceánban nem a fény, hanem a tápanyag elérhetősége szabja meg a produkciót. Mivel a tápanyag sokszor limitált mennyiségben érhető el, ezért becslések szerint a lehetséges maximális produkciónak csak 25-30%-a keletkezik (Polis 1999). A felszíni 100 méteres vízrétegben valóban gyakran nincs mérhető tápanyag koncentráció. Az eufotikus zóna egyenletes csökkenéséről és az így keletkező produkciós gradiensről kialakított kép is jóval bonyolultabb. Az eufotikus zónában legalább két réteg különíthető el, egy 0-75 m mély, fényteltett, tápanyag által limitált, de magas PP-vel rendelkező, és egy alsó fény által limitált, de tápanyagteltett réteg. A tápanyag belépése a mélytengeri és intermedier vízrétegekből függőleges örvénylő fel- és horizontális beáramlásokkal történik. A megtermelt szerves anyagnak csak egy része ülepedik az aljzatra (az eufotikus zóna PP-jének 0,5-2%-a jut le a mélytengeri régiókba), kb. a fele

remineralizálódik a víztestben lebegő heterotrof baktériumok közreműködésével. A fitoplankton megújulási sebesség igen gyors, 20-40 alkalom/év (Karl 2002).

Mikrobiális hurok

Az energiaáramlási vizsgálatok során a táplálkozási hálózat klaszszikus kapcsolatai mellett az ún. **mikrobiális hurok** (ezekben az oldott szerves anyag baktériumok segítségével kerül vissza a táplálkozási láncba) dominanciájára és jelentőségére derült fény (Karl 1999, Pomeroy és mtsai 2007) (24/17. ábra és a 19. fejezet).



24/17. ábra. Egyszerűsített óceáni táplálkozási hálózat, amely a mikrobiális hurok domináns szerepét mutatja. A szén és energia fontosabb útvonalait folyamatos, a kisebb nagyságrendűeket szaggatott vonalak jelzik. A mucus-háló használó szervezetek [szalpák (Urochordata, Salpidae) és más mikroágók], eltérő táplálkozási módjuk miatt elkülönülnek a mezozooplanktontól. A kék színnel jelzett csoportokon kívüli szervezetek és források a mikrobiális hurok résztvevői [Pomeroy és mtsai (2007) nyomán módosítva].

A mikrobiális hurok felfedezése nemcsak új baktériumfajok (*Synechococcus* és *Prochlorococcus*) kiemelkedő szerepét, hanem ezek táplálkozási, energianyeresi módszereinek nagy változatosságát is megmutatta. Kritikus jelentősége van ebből a szempontból az oldott (DOM) és szemcsézett (POM, Particulated Organic Matter) szerves anyagnak. A mikrobiális hurok alapvetően nyelő (sink) hálózatként működik, mert a DOM és POM feldolgozásával a remineralizációban van szerepe.

Azonban producens elemei is vannak, mert a cianobaktériumokhoz tartozó *Prochlorococcus* nemzetség fajai a klorofill-*a*-mennyiség 50%-ért felelősek és jelentős a hozzájárulásuk a légkör oxigéntartalmához is. Az eddig dominánsan kemoorganoheterotrofnak tartott baktériumokról, melyek a DOM feldolgozásában fontosak, kiderült, hogy fotolitoautotrofként, sőt kevert mixotrofként képesek funkcionálni, amivel nemcsak esszenciális mikroelemeket, hanem energiát is szolgáltatnak. Új felismerés az 5 μ m-nél kisebb tengeri pikoplankton mixotrofiája is. Saját biomasszájuk 25%-át bakteriofágia, tehát szerves anyag fogyasztása útján nyerik, mert az oligotrof környezetben elegendő foszfor csak így áll rendelkezésre (Zubkov és Tarran 2008). A mikrobiális hurok tagjai képesek versenyezni a

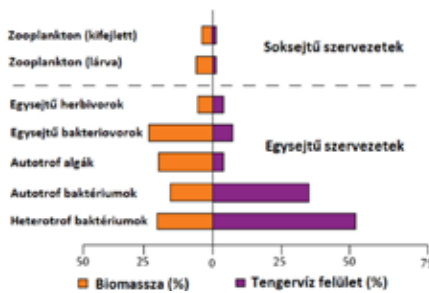
fitoplanktonfajokkal, például kovamoszatokkal, a mineralizálódott anyagokért is. Természetesen, mikrobiális hurkok az áramló vizekben is előfordulnak.

A mikrobiális szervezetek jelentőségét az energia előállításában, a mikrobiális hurkokon kívül is, igen jelentősnek tartják az óceánokban. Energia előállításukat részben egy, a fotoszintetikus apparátus nélkül is működő, proteorodopszin gén segítségével végzik (pl. a *Pelagibacter ubique*), részben egyéb útvonalakon: anoxikus fototrofia, kemolitotrofia stb. A heterotrof bakteriális gének mennyisége egy liter tengervízben eléri a 2×10^{12} értéket (Moran 2015). A proteorodopszin a pelagikus vizek baktériumfajainak kb. 40%-ára jellemző, de megtalálható az archaeáknál, sőt egyes vírusoknál is. Természetesen ekkor nincs CO₂ fixálás. Más vizsgálatok kiemelik, hogy a bakteriális szervezetek abundanciája



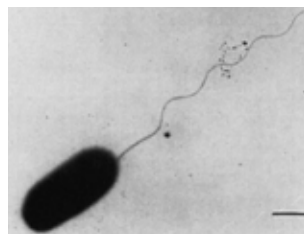
24/3. kép. A *Pelagibacter ubique* (Alphaproteobacteria) sós- és édesvízben egyaránt előfordul, talán a leggyakoribb baktérium a Földön, a baktériumplankton 20-50%-át alkotja © NOAA: Ocean Exploration and Research

és biomasszája messze meghaladja az eukariótáit (24/18. ábra), akár metabolikus aktivitás, genetikai és biokémiai diverzitás tekintetében is (Pomeroy és mtsai 2007). Például 100 ember tömegének megfelelő mennyiségű *Beneckeia (Vibrio) natriegens* óceáni baktérium kb. 1 GW energiát képes produkálni. Metabolikus sebességük 1 milliószor gyorsabb az emberénél és 10 percnél is rövidebb interval-



24/18. ábra. Az egysejtű és soksejtű szervezetek biomasszája az eufotikus óceáni területeken, valamint az általuk „elfoglalt” óceáni területek mérete. Mindkét paraméter a teljes biomassa, illetve a teljes óceáni felület százalékában kifejezve. Az egysejtű szervezetek meglepően nagy biomasszával és elterjedtséggel rendelkeznek [Pomeroy és mtsai (2007) nyomán módosítva].

lumokban osztódnak. A baktériumok jelenlétét az óceáni pelagikus vizekben gélyszerű polimer mátrixba ágyazva képzelik, melyben koloid anyagok és POM-részecskék is vannak. Ez foltosságot hozhat létre a vízi környezetben. Az óceáni üledékben található baktériumok elsősorban az ugyanott található korábbi bakteriális nekromassa fogyasztói, amit a lesüllyedő szerves anyaggal és hidrogén felhasználással egészítenek ki. Ismeretes, hogy a DOC képezi az óceáni legfontosabb



24/4. kép. *Alteromonas*-fajok (Gammaproteobacteria) a DOC egyik fő fogyasztói a tengerekben © Enger O és mtsai. (1987). Int. J. Syst. Bacter. Oct., 416-421.

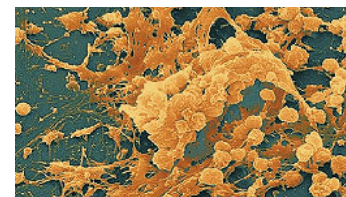
tápanyagforrást. Heterotrof baktériumok végzik a szén reciklizációját, azonban lényeges különbségek vannak az egyes baktériumfajok és azon belül is a különböző törzsek reciklizációs képessége között. A baktérium közösségből kiemelkednek a viszonylag nagyméretű *Alteromonas*-fajok, melyek a partközeli vizekben az abundancia 12%-át, a baktérium-biomasszájuk pedig 24%-át képezik. Ezen fajok metabolikus sebessége jóval gyorsabb a többi „fajnál” és a DOC legnagyobb részét ez a csoport hasznosítja.

A mikrobiális táplálkozási hálózatok olyan anyagokat termelnek, amelyek tisztító jellegük következtében akadályozzák más fogyasztók jelenlétét. Például egy friss tetem sokkal több fogyasztót vonz, mint az, amelyik a mikrobiális bontásban már előrehaladt. Másrészt azonban, éppen



24/5. kép. *Heptagenia sulphurea* (Heptageniidae, Ephemeroptera) kérészfaj © JC Schou

fordítottja igaz az allochton forrásokra épülő rendszerekben, mint például patakokban, ahol a bejutó elhalt szerves anyagra települő gomba- és baktériumbevonat fogyasztására specializálódott szervezetek élnek (pl. *Heptagenia* genus kérészfajai).



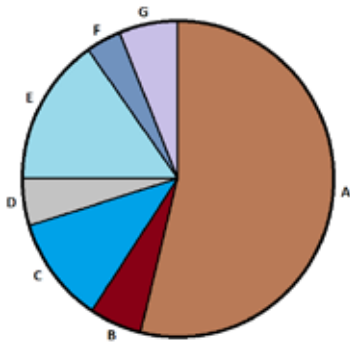
24/6. kép. Baktériumok által képzett biofilm © NIH

álódnak a kémiai anyagok a környezetből, melyeket a biofilm extracelluláris enzimeji feldolgozhatnak.

24.4.3 Az *in situ* keletkező és kívülről érkező energia

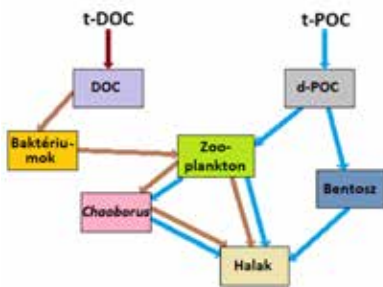
A tengeri ökoszisztémákban az alapvető energia forrást az **autochton** produkció jelenti. A fitoplankton pusztulás és a vírusok által okozott bakteriális sejt-lízis folyamán, továbbá a halak által kibocsátott salakanyagokkal jelentős mennyiségű POM és DOM kerül szét, amely heterotrof szervezetek (mikroorganizmusok, plankton, vagy akár makrofiták) tápanyagául szolgál, egyben rendkívül gyors forrásmegújulást biztosít. Nem ritka, hogy a tápanyagok 90 vagy akár magasabb százaléka helyben (az adott víztestben) mineralizálódik, amit baktériumok végeznek el.

Az álló és áramló édesvizekben, valamint a partközeli tengerrészekben jelentős lehet a kívülről bejutó biomassa, vagy DOM mennyisége. Az áramló vizekbe jutó **allochton** szerves anyagot először makrogerinctelenek darabolják és gombák



24/19. ábra. Tipikus folyóvízi DOM kémiai alkotórészei. A túlnyomó részét a minden pH érték mellett jelen lévő fulvin-sav (A) alkotja. A további összetevők: humusz-savak (B), bázisok (C), neutrális anyagok (D), alacsony mólusúlyú savak (E), magas mólusúlyú savak (F) és az ún. transzfil frakció (G), ami átmeneti polarizáltságot jelent a hidrofíl és -fób állapot között [McKnight és mtsai (2003) nyomán módosítva].

60%-át jelenti a folyókban és több min 95%-át az óceánokban. A POM tömegét, melyet **szesztonnak** nevezünk, kb. 45-50%-ban alkotja szén (POC). Gyakori, hogy a bemosódó szerves savak alacsony pH tartományt (3-6 között) tartanak fenn, ami megakadályozza a gyors bakteriális bontást. Ezen felül az áradások, viharok és az emberi tevékenység is igen nagy mennyiségű szerves anyagot juttatnak a folyóvizekbe és ez által lényeges időbeli fluktuációt okoznak a POM elérhetőségében.



24/20. ábra. Egy átlagos édesvízi tó allochton anyagbeáramlásának vázlatos hálózati sorsa. A teresztris DOC (t-DOC, az autochton DOC-kal keveredve), valamint a teresztris POC (t-POC, az autochton lebontásból származó d(detritusz)-POC-cal elegyedve) feldolgozásában és a magasabb fogyasztói szintek felé továbbításában a baktériumok és a zooplankton egyaránt fontos szerepet játszanak. A baktérium bevonatot és d-POC-ot fogyasztó zooplankton a Chaoborus-lárvák (Diptera, Chironomidae), majd ezek a zooplanktonnal együtt a halak táplálékát alkotják. A víztestbe kívülről bekerülő ízeltlábúakat a halak fogyasztják (az ábrán nincs feltüntetve) [Cole és mtsai (2006) nyomán módosítva].

bontják. A keletkezett különböző méretű POM jut a további heterotrof metabolizmus útjára. A durva POM szemcsemérete 1 mm-nél nagyobb, a finom POM-é 1 mm és 0,5 μm közé esik, a DOM szemcséi pedig kisebbek mint 0,5 μm . Természetes, hogy az édesvízi DOM és POM mennyisége napi szinten változik, ezért csak tág határokat lehet megadni a C-tartalomra nézve, amely ezek redukált formája. Például 45 patak és kisebb folyócska átlagos évi DOC-tartalma USA-ban 0,7 és 28 mg/liter víz között változott. A DOC tipikusan a teljes szerves szén kb.

értéke 1-nél kisebb, ami rendszeres allochton inputot feltételez. Egy átlagos folyóvízi DOM kémiai összetételét a 24/19. ábra, egy édesvízi tó allochton anyagbeáramlását és annak sorsát a 24/20. ábra mutatja.

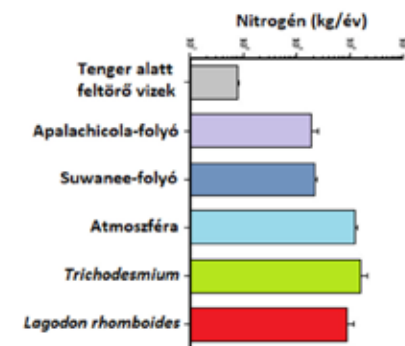
Jelentősek a fordított irányban zajló allochton folyamatok is: a tengerből a szárazföld felé, az áramló vizekből a partvonalra nagy mennyiségű biomassza és így nitrogénforrás jut. Ennek egy igen látványos és közismert példája az anadrom halfajok évente ismétlődő vonulása szaporodási helyeikre Kanadában, vagy a Kamcsatka-félszigeten. A szaporodás után elpusztult lazacetemek óriási „N-löketet” jelentenek (a teljes N-mennyiség max. 70, átlagosan 25%-át) a zúgókkal teli (lotikus) és part menti táplálkozási hálózat szereplőinek (14.TA11.1). Ez nem más, mint az óceán energia transzportja a szárazföldre. Azonban az ellenkező folyamat is gyakran előfordul: a tengerparti sós-mocsarak nagy mennyiségű nitrogént és biomasszát juttatnak a partközeli víztestekbe. Egy vizsgálat alapján a tengeri durbincsohhoz (Sparidae) tartozó *Lagodon rhomboides*



24/7. kép. A tengeri durbincsohhoz (Sparidae) tartozó *Lagodon rhomboides* © Smithsonian Environmental Research Center

fajnak lehet ilyen szerepe. A hal a Mexikói-öböl partvonala mentén, a kb. 2700 km^2 -nyi sós-mocsár tengerifüvel (*Thalassia* sp.) borított területén fejlődik, majd szaporodásra a partközeli vizekbe vonul, ahol kb. 90%-uk ragadozók áldozata lesz (Nelson és mtsai 2013). A különböző forrásokból származó N-mennyiségek összehasonlításakor a *Lagodon rhomboides* biomasszája által szállított 1,1 millió tonna N a felsőbb hálózati szintek teljes N-szükségletének kb. 23%-át biztosítja (24/21. ábra).

Míg a legtöbb esetben csak a vízi, vagy csak a szárazföldi oldal jut forrásokhoz allochton inputból, addig folyamatos ciklus tapasztalható egyes óceáni szigeteken. Például az Antarktiszról északra található Ramsar területnek nyilvánított Prince Edward-szigeteken nagyméretű ragadozópopulációk (2 foka-, 4 pingvin- és más vízi madárfajok) szállítanak partra változatos mennyiségben szerves anyagot (guanó, vedlett bőr, ürülék, tetemek, toll, szőr, ételmaradék



24/21. ábra. Különböző N-források hozzájárulása a Mexikói-öböl partvonala mentén található vízi ökoszisztémák működéséhez. Piros színnel kiemelve a *Lagodon rhomboides*, egy tengeri durbincsfaj biomasszája által az öbölbe juttatott N mennyisége. A *Trichodesmium* az egyik legfontosabb N-kötő fitoplankton genus. A vízszintes tengely logaritmikus beosztású. Az oszlopokon látható vékony vonalak a standard hibákat jelzik [Nelson és mtsai (2013) nyomán módosítva].

stb. formájában), amelynek egy része a szárazföldi, nagyobb része a partközeli tengeri (visszamosódás miatt) táplálkozási hálózatba kerül. Ez évente kb. $0,73 \text{ t N/km}^2$ mennyiséget jelent ammónia formájában, ami kb. ötszörös bentikus produkció növekedést okoz. Ez azután felfelé halad a táplálkozási hálózaton és 25 nagyobb fogyasztó csoportot érint (Treasure és mtsai 2015). A legnagyobb hozzájárulást a szárazföldi N-produkcióhoz a pingvinek teszik, különösen a partvonal mentén. A tengerbe visszamosódó ürülékük elősegíti fitoplankton növekedést, amit a szigetek direkt hatásának tartanak.

24.5 A PRODUKTIVITÁST BEFOLYÁSOLÓ TÉNYEZŐK

A produktivitást meghatározó körülmények egyikével, a fajgazdagság hatásával, már részletesen foglalkoztunk (20.3). A jelenlegi tágabb téma tárgyaláshoz fontos a **limitálttság** fogalma (1.TA3). Az ott leírtak kiegészítéseként érdemes feltenni a kérdést: milyen az **optimális táplálék** összetétele az elemi komponensek (C, N és P) szempontjából? Hessen és Anderson (2008) szerint olyan, amelyben a limitáló elemek arányai csak minimális veszteséget engednek meg a felsorolt elemi összetevőkből. Amennyiben tehát a táplálék nagy feleslegben tartalmaz szén, akkor azt a szervezet kiüríti vagy felhasználja (védelem, szimbiózis, UV-szűrés stb.). Kompenzatórikus, „egyensúlyra” törekvés más formái is ismertek, például a CO_2 fokozott kibocsátása figyelhető meg sáskáknál kedvezőtlen táplálék esetén. Az oligotrof óceáni köráramlatokban erős fényviszonyok és alacsony tápanyag elérhetőség mellett élő fitoplankton gyakran bocsát ki szén DOC formájában a környezetbe, és további példák is említhetők.

Tápanyag egyensúlytalanságból eredő hatások ökoszisztéma-szinten is felfedezhetők; egy erdő önmagában is példa a nagy C:N arányra. A növényi tápanyagok mozgását, elérhetőségét és hiányát pedig a 25. fejezetben tárgyaljuk részletesen.

Valamennyi szervezet azonos alapvető elemekből (C, N, P) épül fel. Ezek egyensúlya befolyásolja a produktív, a táplálék ciklizálását és a táplálkozási hálózat dinamikáját. Általánosan érvényesnek fogadják el, hogy a **szárazföldi** növényi produktívot az északi féltekén a nitrogénhiány, a trópusi területeken pedig gyakran a foszforhiány limitálja (Vitousek és Sanford 1986). Ez az állapot azonban csak nagy vonásokban érvényes, mert a talaj valamint a hőmérsékleti és csapadék viszonyok jelentős környezeti heterogenitást és ezáltal variációt okoznak az összefüggésben (14.TA6.2). A trópusi esőerdőkben gyakran megfigyelhető, hogy az N-gazdag helyeken intenzív N_2O -kötés zajlik szimbioták közreműködésével, annak ellenére, hogy ezek a helyek szegények P-ben és ezért a P limitáló tényező lehetne. Kísérletesen kimutatták, hogy az N-fixációra képes növényfajok az arbuskuláris mikorrhiza gombák és extracelluláris foszfátok segítségével hatékonyan képesek felvenni a kevés foszfort is, ezáltal magas abundanciát érhetnek el (Nasto és mtsai 2014).

A hidroökológiába mélyen beépült az a felfogás, hogy a fő limitáló faktor az óceánokban az N, míg az áramló vizekben a P. Azonban ma úgy látszik, hogy a foszfor kulcsszerepet játszik mindkét rendszerben. Elsősorban a foszfor alacsony koncentrációja korlátozza a produktívot és csak másodsorban a nitrogén. Az utóbbi természetes megkötése könnyíti a helyzetet, viszont a P nem megújítható (szedimentálódik) a hagyományos szemlélet szerint. Emiatt feltételezik, hogy az óceánokban a nagy, elszigetelt köráramlatok P-limitált állapotok felé evolválta. (Ezen a ponton lép be a vas, aminek hiánya nemcsak a fotoszintézist, de az N-kötést is gátolhatja). Viszont az újabb vizsgálatok szerint a foszfornak más, könnyen felvehető formái (DOP-ok) is elérhetők az oldott szerves (orto)foszfáton kívül (25.TA4). Az Észak-Csendes-óceáni Köráramlat területén végzett kísérletben növelték az N-mennyiséget és ezzel a vízi rendszert ortoP-stressz állapotába vitték. Azonban a mikrobiális növekedés nem lett mégsem P-limitált, mert a lúgos foszfátok aktivitás növekedett az N-adás hatására, ami lehetővé tette a foszfomonoészterek formájában jelen lévő DOP bontását (Duhamel és mtsai 2014). Figyelembe kell azonban venni azt, hogy a P-limitáció egy teljes mikrobiális közösséget érint, ahol a fajgazdagság jelentősen befolyásolja a felvételt.

Az óceáni NPP eloszlását tér-időben jól leírja a limitáció a fény, a tápanyagok és a hőmérséklet korlátozó hatása. A szárazföldön – a fent említettek kivételével – a csapadék mennyisége is fontos korlátozó faktor. A tengeri NPP termelése gyors, akár egy napos megújulással rendelkezhet, a szárazföldi NPP esetében lassú, mivel a növényi gyökérrendszerek, melyek csak a légzés arányát növelik, igen jelentős részét képezik a biomasszának.

24.5.1 A szárazföldön

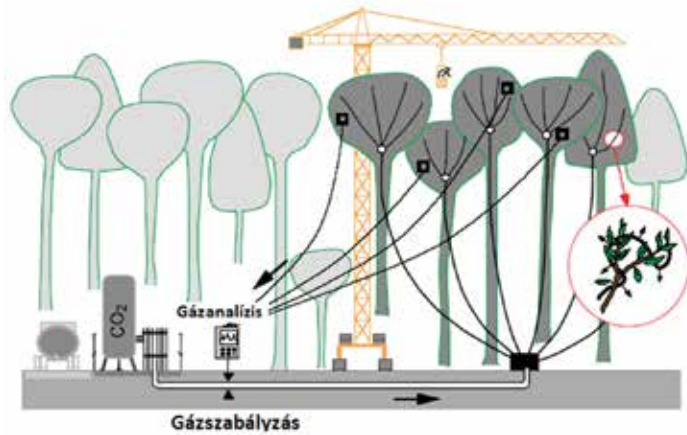
Az alábbi részben a hangsúlyt a **korlátozó** (limitáló) **tényezőkre** fektetjük, azonban nem általánosíthatunk, mert több tényező csak meghatározott körülmények között válik korlátozóvá.

Fény

Amennyiben a fény az egyetlen limitáló faktor, akkor annak növekedésével a nettó fotoszintézis lineárisan emelkedik a **fényteltettség** eléréséig. Függvényként ábrázolva, az egyenes szakasz meredeksége a fotoszintézis hatékonyságát adja meg, amit a CO_2 felhasználással mérhetünk (24.TA3/7. ábra). A fényintenzitásra adott válasz még egy növényen belül is eltér, például a lombzat legfelső rétegében és az alatta található levelek között. Az előbbieket általában több sejtréteggel rendelkeznek, vastagabbak, nagyobb a fotoszintetikus kapacitásuk miatt az utóbbiaké. Ugyanakkor az árnyéklevelek légzése is alacsonyabb.

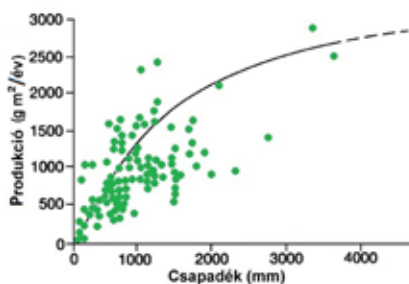
Szén-dioxid

A szén-dioxid nem tekinthető limitáló tényezőnek a növényi produktívban, ennek ellenére jelentős figyelmet kap napjainkban a produktívitás változásának jellege a **megnövekedett légköri szén-dioxid koncentráció** következtében (25/15. ábra).



24/22. ábra. A természetesnél magasabb szén-dioxid-koncentráció kísérleti alkalmazásának vázlatos rajza. A CO₂-t csöveken vezetik a hajtásokhoz, miközben folyamatosan méri a gázösszetételt a lombzatban [Ozanne és mtsai (2003) nyomán módosítva].

Kísérletes körülmények között (24/22. ábra) a CO₂-koncentráció növekedésével a fotoszintézis valóban jelentős emelkedést mutat, ellenben a produktivitás változása ezzel nem tart lépést és jóval variábilisabb is. Emiatt egy adott ökoszisztéma produktivitása változásának iránya és mértéke nem jelezhető előre (Koch és Mooney 1996). Természetes körülmények között egy magasfüves prérin a megnövekedett CO₂-koncentráció 80%-kal emelte a C4-es fajok produktivitását száraz évben és csak 40%-kal, vagy annál is kisebb mértékben, ha a csapadék több volt. A megnövekedett légköri CO₂-koncentráció hatással van a talaj mikroflórájára, a heterotrof lebontó baktérium közösségre és a növényi szimbiontákra (N-kötés) is, valamint az ezeket fogyasztó mikrobivorokra. Erről azonban még kevés ismeret áll rendelkezésre, de nem zárja ki azt, hogy a megnövekedett méretű mikroflóra jóval nagyobb mértékben immobilizálja a növényeknek szükséges tápanyagokat. Az emelkedett CO₂-szint kedvez a fásszárú fajok növekedésének és tekintettel a fotoszintetikus utak közötti



24/23. ábra. A szárazanyagban mért növényi produkció és a csapadék mennyiségének összefüggése. A függvény kezdeti szakasza közel lineáris. A csapadékszegény területeken a csapadék mennyiségével arányosan nő a produkció. A szaggatott vonal azt jelzi, hogy a görbe további alakja bizonytalan, legvalószínűbb, hogy lefelé hajlik [Begon és mtsai (1990) nyomán módosítva].

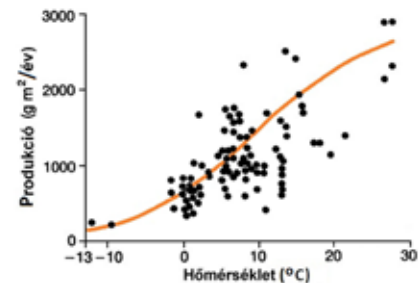
különbségre, a C3-as növényfajoknak. Egyes növényfajok növelik a strukturális (pl. lignin) vagy a másodlagos növényi anyagok (pl. fenol vegyületek) előállítását emelkedett CO₂-koncentráció mellett.

Víz és hőmérséklet

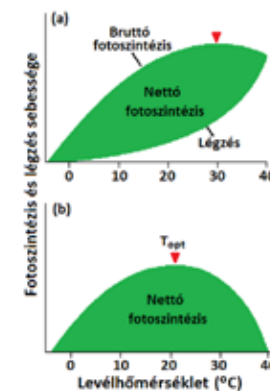
A **csapadék** és a növényi produkció szorosan összefügg (24/23. ábra) és telítődési görbét mutat, azaz

a vízelérhetőség magas szintje már nem emeli a produktiót. A maximális produkció a trópusi területeken kb. 3000 mm csapadék mellett keletkezik, e fölött csökken, mert a talaj O₂- és tápanyagtartalma csökken a kimosódás következtében. Vegyük azonban észre, hogy a függvény kezdeti szakasza erős lineáris összefüggést mutat, vagyis a produkció egyenesen arányos a víz elérhetőségével. Ez a csapadékszegény területek produkciójának limitáltságát mutatja.

A **hőmérséklettel** való összefüggés bonyolultabb. Elméletileg a függvény (24/24. ábra) közelítően logisztikus jellegű, ami lassú produkciónövekedésre utal alacsony, nagyon intenzívre közbülső és ismét lassúbbodóra magas hőmérsékleten. A magyarázat a növényi fotoszintézis egy adott hőmérsékleti spektrumra



24/24. ábra. A növényi produkció (szárazanyagban mérve) és a hőmérséklet kapcsolata I. A növekvő hőmérséklet emeli a produktiót, azonban a hőmérsékletemelkedés fokozott vízigénnyel is jár, ami a magasabb hőmérsékleten már korlátozó hatású [Begon és mtsai (1990) nyomán módosítva].



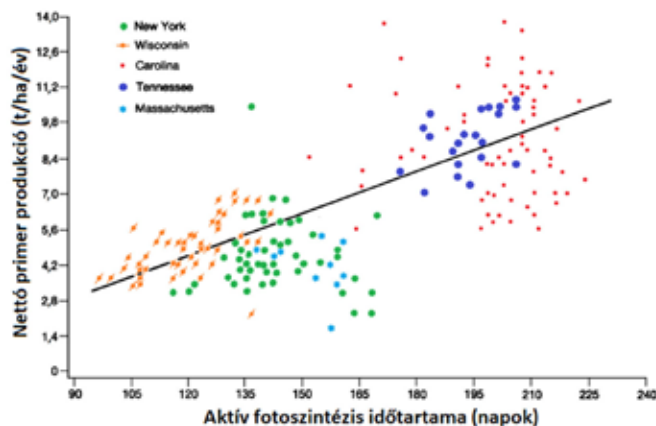
24/25. ábra. A növényi produkció és hőmérséklet kapcsolata II. (a) A levélhőmérséklet emelkedésével a bruttó fotoszintézis maximumot ér el (piros nyílfej), a légzés pedig meredek emelkedést mutat egy adott hőmérséklet felett. (b) A bruttó fotoszintézis és a légzés különbségének (a nettó fotoszintézis) maximuma alacsonyabb hőmérsékleten jelentkezik, mint a bruttó fotoszintézis maximuma az evapotranspirációs deficit következtében. T_{opt} = optimális hőmérséklet [Begon és mtsai (1990) nyomán módosítva].

mutatott válaszában keresendő. A növényi növekedés hőmérsékleti optimummal jellemezhető, e tartomány alatt és felett a növekedés lassabb. A hőmérséklet emelkedésével növekedik a bruttó fotoszintézis, ellenben egy adott hőmérsékleti értéken túl a légzés, pontosabban az **evapotranspiráció** sokkal gyorsabban emelkedik, amit a vízutánpótlás nem képes kompenzálni (24/25a. ábra). Emiatt a nettó fotoszintézis a maximumához érkezik sokkal alacsonyabb hőmérséklet mellett (24/25b. ábra), mint ami még hatással lehetne a fotoszintézisre, ha nem lépne fel vízhiány és párolgotatási deficit.

A fentieket megerősítő, Cleveland és mtsai (2011) globálisan 113 trópusi erdő adatait feldolgozva, a földfeletti NPP legfontosabb meghatározó változójának az átlagos évi hőmérsékletet találták. A hőmérséklet a variancia 20%-át, a talajtípus 9%-át magyarázta. Ugyanakkor ez a kapcsolat elkülönült a 32

trópusi hegyvidéki (1000 m felett, <18 °C átlag hőmérséklet) és 81 alföldi (1000 m alatt, > 18 °C) terület között és a talaj típusok, és azok N- és P-tartalma tovább bonyolították a viszonyt. Az alföldi területeken a levél P-tartalom az NPP variáció 7%-át magyarázta, de több N volt jelen a P-hez képest.

A fölös mennyiségben lévő napsugárzás alacsony szintű kihasználtságát a gyér vegetáció (vagyis az alacsony borítási érték) okozza, és nem feltétlenül a vízhiánnyal küzdő növények csökkent fotoszintézise. A kevesebb növény kevesebb napsugárzást tud megkötni.



24/26. ábra. A vegetáció növekedési időszakának hossza és a nettó primer produkció kapcsolata észak-amerikai lombhullató erdőkben [Begon és mtsai (1990) nyomán módosítva].

24/3. táblázat. Azonos abiotikus hatásoknak kitett két, egymástól 1 km távolságra lévő növényfaj állományainak produktivitása. A növekedésre alkalmas időszak hosszából adódóan a lucfenyő (*Picea abies*) produktivitása nagyobb [Begon és mtsai (1990) nyomán módosítva].

Életmenet-, morfológiai és produktívási változók	<i>Fagus sylvatica</i>		<i>Picea abies</i>	
Életkor (években)	100	89	0-30 cm	0-100 cm
Magasság (méterben)	27	26	26	27
Levélalak	Széles	Tű	56	67
Éves levélprodukció	Nagyobb	Kisebb	17	26
Fotoszintetikus kapacitás/egységnyi levél szárazanyag	Nagyobb	Kisebb	18	26
Anövekedési szezon hossza (napok)	176	260	22	30
Primer produkció (tonna C/ha/év)	8,6	14,9	17	30

Évszakos hatások

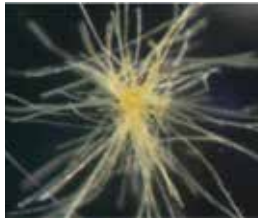
A **vegetációs idő hossza** jelentősen befolyásolja a produktívot (24/26. ábra). A mérsékelt égövi lombhullató erdőkben a produktív időszak hossza a fotoszintetikusan aktív levelek jelenlététől függ, amely a lombhullással megszakad. A tajga biom fenyőfajainak túlévelei sokkal hosszabb ideig lehetnek – bár változó intenzitással – aktívak, ami jelentős produktívobeli különbségben mutatkozhat meg (24/3. táblázat).

24.5.2 A vízi ökoszisztémákban

A vízi rendszerekben a táplálék és a fény mennyisége lehet limitáló. Tapasztalatok szerint a zooplankton általi legelés nem képes szabályozni a fitoplankton produktívóját, míg a zooplankton abundanciáját a ragadozó halak képesek korlátozni. Kisebb vízfolyások a környezetükből származó (allochton) anyagokból jutnak tápanyagokhoz. A kőzetek mállása és kémiai oldódása, az esőzéseket követő anyagbemosódás, valamint az emberi tevékenységből származó anyagok (pl. műtrágyák) folyamatos utánpótlással érkeznek a tavakba a vízgyűjtő területekről. A vizek tápanyagmennyisége szerinti állapota lehet alacsony (oligo-), közepes (mezo-) és magas (eutrof). Bennünket közelebből az utóbbi érdekel, melynek következménye lehet az **eutrofizáció**, amely azonban egy általános kifejezés az akvatikus állapot olyan leírására, amikor egy víztestben a tápelemek jelentősen felszaporodnak túlermelés vagy túladagolás miatt, vagyis nem köthető csak a vízbe jutott szennyezésből származó N-hez, vagy P-hez. Általános vonásai az algavirágzás, zavaros víz és anoxia, mégis jelentős különbségek mutatkoznak az édesvízi és tengeri eutrofizáció között. Rendszerint a megnövekedett P-tartalommal hozzák összefüggésbe, ugyanakkor vízvirágzás lehetséges az N-kötő cianobaktériumok tevékenysége következtében is. A tavakban és lassan mozgó vizekben helyileg kialakuló magas primer produkció a bőségesen elérhető tápanyaggal függhet össze. Ennek eredménye a mérgező (pl. hepatotoxinokat termelő) kékalgafajok túlszaporodása. A foszforterhelés ilyenkor meghaladhatja a 2000 g/m²/év mennyiséget. Tavakban végzett hosszú távú (37 éves) kísérletek azt mutatták, hogy az eutrofizáció **lényege a foszfor jelenléte**, mely súlyos nitrogénlimitáltság (azaz a nitrogén korlátozott bejutása) esetén is ugyanazt eredményezi, mert a vízvirágzásért elsődlegesen felelős cianobaktériumok képesek N-fixálásra (diazotrof fajok) és ezzel megteremtik a biomassza lényeges növekedéséhez szükséges feltételt. A csak a P-mennyiség csökkentésére irányuló erőfeszítések (N csökkentése nélkül) nem váltak be az eutrofizációs állapot javításában. Például a foszfortartalom csökkentése a sekély part menti tengervízben és sós-mocsarakban (pl. a Mexikói-öböl, a Balti-tenger partvonalára vagy az USA Maryland államában található Chesapeake Bay) nem akadályozta meg az eutrofizációt. A továbbiakban (meglehetősen költséges eljárásokkal) megkísérelték szabályozni az N-tartalmat. Az egyébként is N-limitált sós-mocsarak és partközeli tengerszakaszok azonban az N-fixációban is

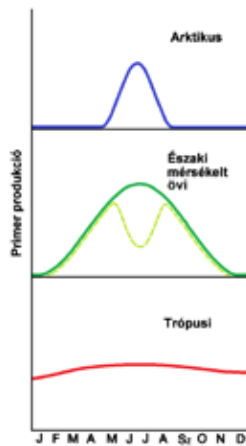
gátoltak, amit a magas **sótartalom** okoz. A gátlás már 8-10 g/liter sókoncentráció esetén mutatkozik és nagyobb sótartalom mellett tovább fokozódik. A tengeri eutrofizáció meggátlása céljából tehát a P és az N együttes csökkentésére kell törekedni (Conley és mtsai 2009).

Az előbbieket alapján nem várhatunk N-fixációt azokon az óceáni területeken, ahol nagy a sótartalom, mégis a trópusi és déli tengerek régiójában az N-fixáció jelentős, feltehetően azért, mert a vas elegendő mennyiségben van jelen. A vas a *Trichodesmium* genus cianobaktérium fajainak nitrogén-fixációjához szükséges kofaktor (Kolber 2006), jelenlétében nem gátolódik az N-fixáció.

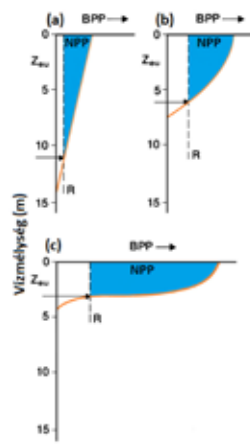


24/8. kép. *Trichodesmium* sp. (Microcoleaceae, Cyanophyceae) nitrogénkötő cianobaktérium
© Horner-Devine és Martiny (2008), doi: 10.1126/science.1147012

Az óceánok fitoplankton termelésében **szezonális mintázatok** jelennek meg. A nagyobb csúcsok az északi féltekén, az alacsonyabbak a délin tapasztalhatók. Az alacsonyabb termelés a vashiánytól tulajdonítható, ui. a szárazföldi területekről származó por, mely a vasat tartalmazza, csak kisebb mértékben jut el a déli félteke tengereire. Amint látható, egy fontos faktor hiánya lényegében csak az aktivitás mértékét befolyásolja. A fitoplankton primer termelésére



24/27. ábra. A fitoplankton primer termelési szezonális változásai az északi sarktól az egyenlítő felé haladva. Az arktikus vizeken rövid időszak áll rendelkezésre, ezért az aktivitás csúcs szűk tartományba esik. Az északi mérsékelt övben általában egy aktivitás csúcs mutatkozik. Ritkán kettő jelenik meg (zöld szaggatott vonal). A trópusi tengerekre egész éven át egyenletes termelés jellemző. Az ábra alján a hónapok kezdő betűi láthatók [Begon és mtsai (1990) nyomán módosítva].



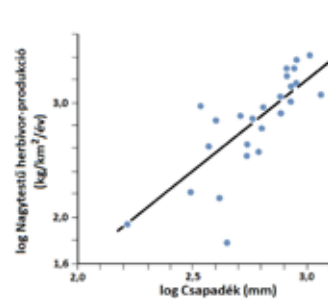
24/28. ábra. Az oldott (DOC) és lebegő (POM) szerves anyag növekedésével egyre nagyobb mértékű a BPP, azonban emiatt csökken az euphotikus zóna mélysége. A vízben lebegő szerves anyag koncentrációja egyre kisebb vízmélységig engedhető el a fényt. Az ábrán a vízmélység változásával az NPP (kék felületek) eloszlása is változik. BPP = bruttó primer termelés, R = légzés. Z_{eu} = az euphotikus zóna mélysége, amely (a)-tól (c)-ig csökken. A nyílak a kompenzációs pontra mutatnak. A narancssárga vonal a fény intenzitását jelzi. [Begon és mtsai (1990) nyomán módosítva].

jellemző szezonális aktivitás azonban a szélességi foktól függően másként jelenik meg (24/27. ábra). Az arktikus vizek hőmérséklete csak lassan emelkedik arra a szintre, ami a téli időszakban a mélyebb rétegekbe sodródott, majd a nyári hónapokban a felszín közelébe került fitoplankton fotoszintézisének kedvez. Ezzel szemben a trópusi tengerek fajai egyenletes intenzitással szinte egész éven át aktívak. A kettő között az északi mérsékelt övi tengeri területek fitoplankton-termelése rendszerint egy csúccsal rendelkezik, azonban két okból is mutathat kettős csúcsot: egyrészt, a táplálékforrások a legaktívabb időszakban limitáló lehetnek, ami csak ősszel szűnik meg, másrészt, a zooplankton legelése, amely szintén a nyári hónapokban a legnagyobb mérvű, okozhat két csúcsot.

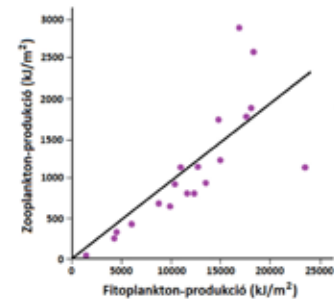
A vízi termelés, a már megismert módon, az **eufotikus zóna mélységének** is függvénye, mely jelentős mértékben változhat a vízben található szerves anyag (POM, DOC stb.) mennyiségétől (24/28. ábra).

24.6 A PRIMER ÉS SZEKUNDER PRODUKCIÓ ÖSSZEFÜGGÉSE

A **másodlagos (szekunder) termelés** a heterotrof szervezetek termelése, amely a táplálékosztály hálózat primer termelési felett található összes szint (herbivorok, ragadozók), valamint a detritivorok, más heterotrof lebontó szervezetek termelését jelenti. Tekintettel arra, hogy a táplálékosztály hálózat első fogyasztási szintjét a herbivorok képezik, abundanciájuk és a primer termelés között pozitív korrelációt várunk. A tapasztalatok ezt is mutatják, azaz a szárazföldi herbivorok termelése szorosan követi a növényi szervezetekét (24/29. ábra), ellenben a zooplankton termelése egy nagyságrenddel kisebb a fitoplankton termelésénél (24/30. ábra).



24/29. ábra. A nagytestű herbivorok testtömege egy afrikai vadvédelmi területen pozitívan korrelál a csapadékmennyiséggel, ami arányos a primer termeléssel [Begon és mtsai (1990) nyomán módosítva].



24/30. ábra. Évszakonkénti primer és szekunder termelés kapcsolata tavi plankton közösségben. Figyeljünk a tengelyek léptékének különbségére [Begon és mtsai (1990) nyomán módosítva]!

Több oka is lehet annak, hogy a rendelkezésre álló hatalmas növényi biomasz ellenére a herbivorok termelése miért nem nagyobb. Egyike ezeknek az a tapasztalat, hogy a

növényi biomassza 1-10%-át fogyasztják el, a megmaradó rész – az élőhely jellegétől, szezonálisától stb. függően – a detritivorok, dekomponálók forrása lesz. Másodsor, az elfogyasztott növényi anyag sem teljes egészében fordítódik új herbivor produkcióra, mert egy része ürülék (melynek jelentős része, kb. 50%-a, lebontatlan növényi anyag) formájában kerül vissza a környezetbe. Harmadsor, még az asszimilált energia sem teljes egészében alakul új biomasszává. A légzés és munkavégzés során hővesztésig keletkezik. A vízi biotópokban ellentmondásos a kép, az általános felfogás szerint azonban a vízi herbivorok fogyasztása elérheti az 50%-ot is, ami fitoplankton szilárdító szöveteinek alacsonyabb százalékkal függhet össze. Találunk azonban jelentős eltérést is (1.TA3/1. ábra). Az utóbbi magyarázata a vízi közösségekben gyakran jelentkező limitációval és az abból következő sztöchiometriai tápanyagegyensúly-hiánnyal (pl. P vagy N csökkent mennyiségével) függhet össze. Következésképp, változó mennyiségű szén jut a táplálkozási láncban felfelé, ezért gyenge a korreláció a második esetben az autotrof és heterotrof biomassza között. A másodlagos produkció is változik szélességi körök (biotóp) szerint és várható, hogy abszolút értékben ez jóval nagyobb a szavannákon, mint a tundrán. A másodlagos produkció a talajban a gyökereken élő herbivorokra is vonatkozik, amelyekről még kevesebb adatunk van. Ezek a mikro- (amőbák) és mezofauna (fonálférgek), valamint a makrogerinctelen-fauna tagjai (gyökereken élő kabócafajok, levél- és pajzstetvek, pattanó- és cserebogarak lárvái, bagoly-lepkék hernyói) és ezek ragadozói (ragadozó fonálférgek, atkák, százlábúak, pókok, hollyvák, vakondok). Egyes lombhullató erdőségekben 80 ezer egyed/m² ízeltlábú egyedszámot mértek, amelyben természetesen lebontó szervezetek is benne voltak (Coleman és mtsai 2004).

A „harmadlagos” produkció a herbivorokat vagy mezopredátorokat fogyasztó ragadozók produkciója; erre van azonban a legkevesebb adat. Gondoljunk a produkció meghatározásának nehézségeire, például egy több ezer km² területigényrel rendelkező jegesmedve esetében, amely az arktikus télen elsősorban gyűrűsfókákat fogyaszt, nyáron viszont a zsírtartalékaiból él.

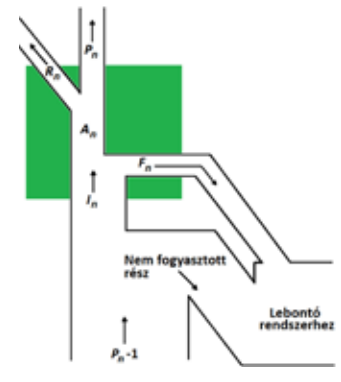
24.7 AZ ENERGIA SORSA A KÖZÖSSÉGBEN

Az előbbi bekezdésben leírt három szempont érvényesül az energia sorsát illetően minden trofikus szinten, a táplálkozási hálózat egészében, de biom szinten is:

- a rendelkezésre álló biomassza nagyobb részét nem fogyasztják el,
- az összes elfogyasztott mennyiség nem asszimilálódik,
- az összes asszimilálódott anyag nem konvertálódik új biomasszává.

24.7.1 Egy trofikus szinten

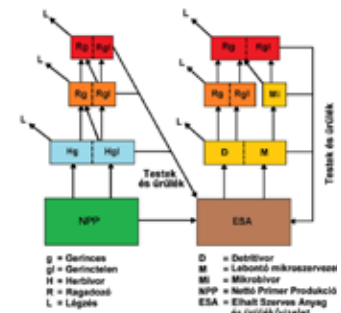
Egy adott szintre az előző ($n-1$) szintről P_{n-1} produkció áll rendelkezésre. Ebből az n -edik szinten az élőlények I_n mennyiséget fogyasztanak el és F_n mennyiséget ürülékként kibocsátanak, A_n mennyiséget pedig asszimilálnak. R_n mennyiség légzési hő formájában elveszik és P_n mennyiség új biomasszaként keletkezik, amely a következő szint részére rendelkezésre áll (24/31. ábra).



24/31. ábra. Egy táplálkozás hálózati szint produkciós egyenlege. P_{n-1} = az elérhető produktivitás az $n-1$ szintről, I_n = biomassza felvétele az n -edik szinten, F_n = energiavesztés ürüléssel és vizelettel az n -edik szinten, A_n = asszimilált biomassza az n -edik szinten, R_n = energiavesztés légzéssel az n -edik szinten, P_n = produkció az n -edik szintről, mely elérhető a következő szint számára. (A zöld felület az n -edik szintet jelöli) [Begon és mtsai (1990) nyomán módosítva].

24.7.2 A táplálkozási hálózatban

Egy teljes közösség táplálkozási hálózatában a trofikus kapcsolathoz hasonló lépésekben jut át a biomassza vagy energia az egyik szintről a másikra (24/32. ábra). Az ábrán két nagy rendszer kapcsolódik össze, kiemelve azt a szoros és fontos viszonyt, ami a produkciós szintek és a lebontó közösség között fennáll. Figyeljük meg, hogy a lebontó közösségnek is szintjei vannak, saját „primer producensekkel”, első és második szintű fogyasztókkal.



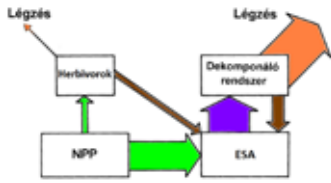
24/32. ábra. Egy közösség teljes táplálkozási hálózata szintekkel ábrázolva. A nyilak a biomassza (energia) útvonalaikat jelölik. Két rendszer kapcsolódik össze: a bal oldali a biomasszát, a jobb oldali az elhalt szerves anyagot hasznosító [Begon és mtsai (1990) nyomán módosítva].

24.7.3 A biotópokban

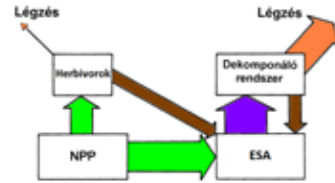
Az egyes biotópokban jelentős kvantitatív energetikai különbségeket fedezhetünk fel. Ez nyilván a termelő, fogyasztó és lebontó szervezetek relatív számarányával függ össze, melyek az adott ökológiai környezet feltételei között jelen lehetnek.

Az eddig megállapítottakkal összefüggésben jól értelmezhetőek a 24/33-36. ábrák (ügyeljünk a szintekre irányuló nyilak vastagságára). Például az édesvízi közösségbe jelentős allochton input kerül a detritivorok és dekomponálók szintjére, míg a saját primer produkció és a herbivorok fogyasztása nagyon alacsony. Az erdei biotóp herbivorjainak fogyasztása a nagy primer

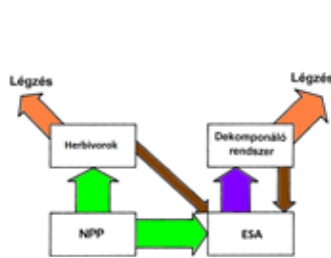
produkciónak képest alacsony, összehasonlítva a füves puszta biomok jelentősebb herbivorhatásával.



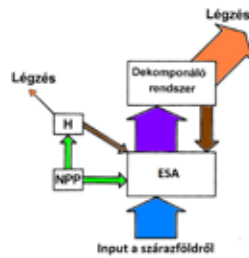
24/33. ábra. Energiaáramlás vázlat a táplálkozási hálózat szintjei között egy **erdei** biomban. A nyilak szélessége a relatív mennyiségekre utal. NPP = nettó primer produkció, ESA = Elhalt szerves anyag [Begon és mtsai (1990) nyomán módosítva].



24/34. ábra. Energiaáramlás vázlat a táplálkozási hálózat szintjei között egy **füves puszta** biomban. A nyilak szélessége a relatív mennyiségekre utal. NPP = nettó primer produkció, ESA = Elhalt szerves anyag [Begon és mtsai (1990) nyomán módosítva].



24/35. ábra. Energiaáramlás vázlat a táplálkozási hálózat szintjei között **édesvízi és tengeri plankton** közösségekben. A nyilak szélessége a relatív mennyiségekre utal. NPP = nettó primer produkció, ESA = Elhalt szerves anyag [Begon és mtsai (1990) nyomán módosítva].



24/36. ábra. Energiaáramlás vázlat a táplálkozási hálózat szintjei között kisméretű **áramló édesvízi** közösségekben, például egy erdőt átszelő patakban, amely jelentős allochton szerves anyagot kap a szárazföldről. A nyilak szélessége a relatív mennyiségekre utal. NPP = nettó primer produkció, ESA = Elhalt szerves anyag, H = herbivorok [Begon és mtsai (1990) nyomán módosítva].

24.8 AZ ENERGIAÁTVITEL HATÉKONYSÁGA

Az energiaátvitel hatékonyságának kvantitatív kifejezésére szolgálnak a **hatékonysági együtthatók** (koefficiensek). Ezek teljes mértékben összhangban vannak a fent leírtakkal.

Fogyasztási hatékonyság: $FH = (I_n/P_{n-1}) \times 100$, egy adott trofikus szintről (P_{n-1}) elérhető produktivitás, amelynek egy része fogyasztásra kerül egy szinttel feljebb (I_n). Értéke 5% erdei, 25% füves pusztákon és kb. 40% fitoplankton környezetben. Fogyasztási csoportokra nézve is eltér, például a herbivorok 1-10%-nyi növényi biomasszát fogyasztanak el nagyrészt függetlenül a biom típusától.

Asszimilációs hatékonyság: $AH = (A_n/I_n) \times 100$, az adott fogyasztó szinten a bélbe (I_n) került és a bélfalon (A_n) átjutott táplálék (energia) aránya százalékban kifejezve. Alacsony (20-50%) a herbivorok, detritivorok és mikrobivorok, viszont magas (80%) a ragadozók esetében és gyakorlatilag 100%-nak tekinthető a baktériumok és mikrogombák körében, ahol ürülék sem képződik. Tápanyag típusonként is változik, mert nemcsak ezek hasznosítható és nehezen (v. csak szimbiontákkal) lebontható részének (magvak, gyümölcsök > levelek > faanyag) arányától, hanem a másodlagos növényi anyagok mennyiségétől is függ.

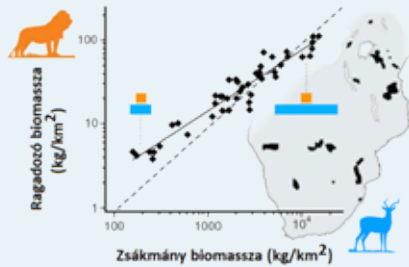
Produktív hatékonyság: $PH = (P_n/A_n) \times 100$, a bélfalon átjutott (asszimilált) energia (A_n) azon része, amelyből új biomassa (P_n) lesz. A maradék elvész hő formájában. A gerinctelen és gerinces ektotermekre magas (30-40%-os) hatékonyság jellemző a kis hővesztés következtében. Ezzel szemben az endoterm szervezeteké csak 1-2%, mert az állandó testhőmérséklet fenntartása költséges. A produktív hatékonyság továbbá testméretfüggő is, mert a kis testtömegű állatok relatív testfelülete nagy (emiat a hővesztés is jelentős). A cickányfajok produktív hatékonysága a legkisebb (0,86%-os), ezért szinte folyamatos táplálkozásra van szükségük. Ezzel szemben a mikroorganizmusoké, protozoákat is beleértve, igen magas.

Az energetikai hatékonyság értelmezhető a táplálkozási hálózat szintjén is. Az energia horizontális eloszlása (retikuláltság) és alternatív energiaszállítási útvonalak nagyobb stabilitást kölcsönöznek egy hálózatnak (19. fejezet).

24.TA1 MIÉRT NINCS TÖBB OROSLÁN?

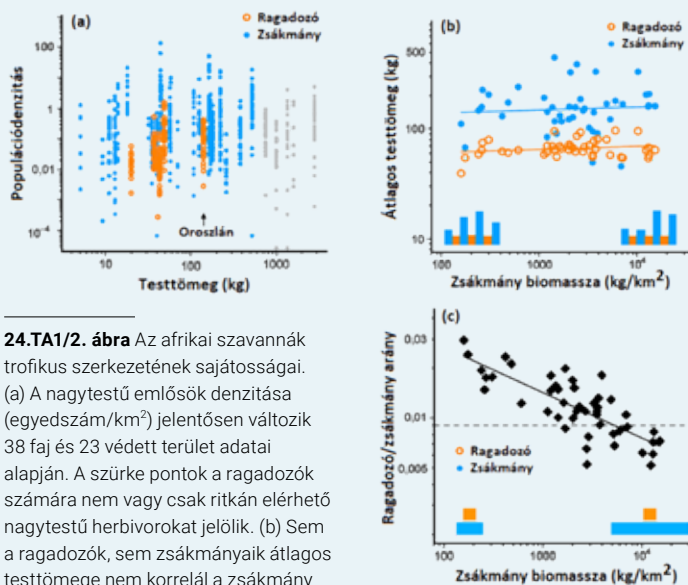
A furcsa cím fontos összefüggést takar: a trofikus szerkezet energia-áramlásán és biomassza eloszlásokon alapuló egyesített elméletét vezeti le a ragadozó és a zsákmány biomasszájának arányai alapján (Cebrián 2015, Hatton és mtsai 2015). A lényege azon összefüggés magyarázata, mely szerint a **zsákmány biomasszájának növekedésével a ragadozó:zsákmány (R:Zs) biomasszájának aránya csökken** az ökoszisztémákban, a vízi planktonikus rendszerektől a szavannáig. A szerzők robusztus lépték-szabálynak tartják az összefüggést, melynek a meredekségét mutató kitevő (k) értéke leggyakrabban 0,7-hez van közel, függetlenül az ökoszisztémától. A k hasonló közösségi szerkezetre és funkciókra utal. Az összefüggést

eltoni biomassza-piramissal is demonstrálják, melynek eltérései a különböző ökoszisztémákban a k értékében jelennek meg (24. TA1/1. ábra). Az ábra azt mutatja, hogy a ragadozó és a zsákmány biomasszája **közötti összefüggés** 1-nél kisebb meredekségű. Alacsony zsákmány biomasszához viszonylag magas, és magas zsákmány biomasszához viszonylag alacsony ragadozó-biomassza tartozik. Vagyis a biomassza-piramis alakja még egy ökoszisztémán belül is változik. Az összefüggést egy egyenlettel írhatjuk le: $y = c x^k$, amelyben c egy koefficiens és ahol y értéke $x = 1$, k pedig egy dimenzió nélküli arányossági kitevő. Logaritmikus tengelyeken **ábrázolva a kapcsolatot** egyenest kapunk, ahol a k a lineáris összefüggés meredekségét **jellemzi**. Ha $k > 1$, akkor a piramis „fejnehéz”, azaz relatíve sok a ragadozó, ha $k < 1$, akkor „farnehéz”,



24.TA1/1. ábra. A ragadozó-zsákmány közösségek szerkezete – biomassa adatok alapján – jellegzetes változásokat mutat az egyes ökoszisztémákban, melyet Afrika egy részének vázlatos ábráján a fekete foltok (természetvédelmi területek) reprezentálnak. A szaggatott vonal a ragadozó és zsákmány biomasszák várható ideális kapcsolatát, míg a folytonos regressziós vonal (meredeksége 0,7 körül van) a valós adatok összefüggését mutatja. A tapasztalat szerint a nagyobb zsákmány biomassa-szinteken a vártnál kisebb a ragadozó biomassa, kevés zsákmány esetében viszont a vártnál nagyobb a ragadozók biomasszája. A biomassa piramisokat a kisebb ábrák jelképezik, amelyekben a kék szín a zsákmányfajokat, a narancssárga a ragadozó fajok biomasszáját mutatja. Mindkét tengely logaritmikus beosztású [Hatton és mtsai (2015) nyomán módosítva].

a ragadozók felé. Ez az ökoszisztémák egy közös és alapvetően konzervatív vonását emeli ki, amely a szerkezet és funkció közötti lényegi kapcsolatra utal. Itt emlékeztetünk arra, hogy az említett ökoszisztéma-szintű biomassa összefüggés lényegében azonos az egyedi szinten értelmezett **allometriai** (testméret, metabolizmus) összefüggésekkel (1.2.1 pont és 1.TA1).



24.TA1/2. ábra Az afrikai szavannák trofikus szerkezetének sajátosságai. (a) A nagytestű emlősök denzitása (egyedszám/km²) jelentősen változik 38 faj és 23 védett terület adatai alapján. A szürke pontok a ragadozók számára nem vagy csak ritkán elérhető nagytestű herbivorokat jelölik. (b) Sem a ragadozók, sem zsákmányaik átlagos testtömege nem korrelál a zsákmány biomassa növekedésével. A különböző méretosztályok gyakorisági eloszlása (a narancssárga és kék oszlopok az ábra bal és jobb oldalán) szintén csaknem állandó. (c) A trofikus szerkezet változását mutatja. A ragadozó-zsákmány arány szignifikánsan csökken a zsákmány biomassa függvényében [Hatton és mtsai (2015) nyomán módosítva].

vagyis több a zsákmány. Logikusan, ha $\ell = 1$, akkor a piramis alakja nem változik. Hatton és mtsai 1520 helyen vizsgált 2260 ökoszisztéma biomassa és produkció adatait értékelték. Úgy találták, hogy a biomassa-piramis alakja egyre jobban „farnéhez” (azaz $\ell < 1$) alakú lesz, amint a piramis mérete növekedik egy biomassa gradiens mentén. Ez azt jelenti, hogy azok az ökoszisztémák, amelyekben növekedik a zsákmányproduktivitás és biomassa, nem biztosítanak arányosan több táplálékot a ragadozók számára. A zsákmányproduktív az ökoszisztémákban egy szintet ér el és aszimmetrikussá válik

Visszatérve a már bemutatott ábrára, a viszonylag alacsony produkciójú Kalahári-sivatagtól a termékeny Ngorongoro-kráter szavannájáig az R:Zs arány harmadára csökken annak ellenére, hogy az utóbbi élőhely sokkal produktívabb. Vagyis miért nincs több oroszlán a Ngorongoro-kráterben? Az abundanciák igen változatosak, az átlagos testtömegben kifejezett méretstruktúra állandó, ellenben az R:Zs arány a zsákmány **biomasszájának függvényében** csökken, jelezvén a biomassa-piramis lényeges változását (24.TA1/2. ábra).

Mi magyarázza ezt? Egyértelmű magasabbrendű. A szerzők szerint az eredmények a közösség egy magasabbrendű szerveződési folyamatára utalnak, amit kellő mértékben még nem ismerünk.

24.TA2 AZ ATMOSZFÉRIKUS OXIGÉNTARTALOM SZABÁLYZÁSA

Az oxigén mennyisége a földi atmoszférában való megjelenése legkorábbi időszakában (kb. 3,5 milliárd évvel ezelőtt) csekély volt, elsősorban a víz fotolízissel történő bomlásából származott. **Nagyobb mennyiségű légköri oxigén megjelenése a cianobaktériumok tevékenységéhez köthető.** Ekkor a vulkáni tevékenységből származó metán hidrogénje már nem kötötte le az oxigént és így felesleg keletkezhetett. A nagy mennyiségű O₂ jelenlétét jellegzetes oxidációs termékek bizonyítják. Ilyen például a szalagos vas oxidációs



24/9. kép. Szalagos vas-oxidációs kőzet Ausztráliában, amely a Föld korai időszakában (kb. 1,9 milliárd évvel ezelőtt) a cianobaktériumok által termelt oxigént megkötötte © Graeme Churchard

kőzetek (banded iron formation), a kén és foszfor oxidatív alakjainak megjelenése. Ez az ún. „**nagy rozsdásodási időszak**”. Az oxidatív időszakot követő periódus atmoszférikus oxigéntöbblete a **szerves szén eltemetődése** miatt keletkezhetett. A nagytermetű edényes növények kb. 470 millió évvel ezelőtti szárazföldi megjelenése lényegesen megnövelte, és a jelenkori szintre emelte a légköri oxigént (Lenton és mtsai 2016). A fogós kérdés jelenleg is az, hogy milyen visszacsatolás tartotta a légköri oxigén arányát azon a szinten, amely nem okoz folyamatos tüzeket és egyben oxidatív folyamatok sem csökkentik lényegesen a mennyiségét. Az egyik elmélet szerint (Schlesinger és Bernhardt 2013) a visszacsatolás az oxigén termelése és a szerves anyag eltemetődésének mértéke között van. Azaz, amikor az O₂-szint emelkedik, akkor kevesebb szerves anyag marad meg (intenzívebbek a dekomponáló folyamatok). Ennek hatására a növekedése megáll, ha csökken az oxigén mennyisége, akkor a fordított folyamat játszódik le. Egy másik hipotézis (Holland 1996) szerint a tengeri környezet foszfát (PO₄³⁻)-tartalma a kulcsszereplő. A foszfor egyike a fontos limitáló tápanyagoknak, melynek hiánya miatt leáll a fotoszintézis. A foszfor litoszférikus eredetű (25. fejezet), vagyis a szárazföldről mosódik be a tengerekbe, és feltételezhető, hogy a bejutó mennyiség évmilliók óta

hasonló a maihoz. A testekbe beépült foszfor nagyobb része a légzés során ismét felszabadul és elérhetővé válik a következő fitoplankton generáció számára, más része pedig az üledékbe kerül. Ha a légköri O_2 szintje magasabb 0,2 atmoszféránál (itt a nyomás mértékegysége, ami 20,3 kPa-nak felel meg), akkor az üledék oxidálódni kezd, a vastartalma $Fe[(OH)_3PO_4]$ formában foszfátot távolít el a tengervízből, így foszfor-hiány keletkezik, és ez csökkenti a fotoszintetikus oxigén produkciót. Alacsonyabb oxigénszint esetén értelemszerűen kevesebb O_2 van a vízoszlopban és a foszfor **újrafelhasználása** is magasabb mértékű, a fotoszintézis intenzívebb.

Az elmúlt 30 évben évenként 0,03%-kal (azaz 2 ppm-es mértékben) csökkent az oxigén mennyisége a légkörben (a teljes 210 000 ppm). Ez a csökkenés a XVIII. század végétől jelentkezik (ipari forradalom). Az elsődleges okának a fosszilis üzemanyagok elégetéséhez szükséges oxigén-felhasználást tekintik (Wuebbles 2008).

24.TA3 AZ NPP, AZ NBP, A NÖP ÉS A NÖK

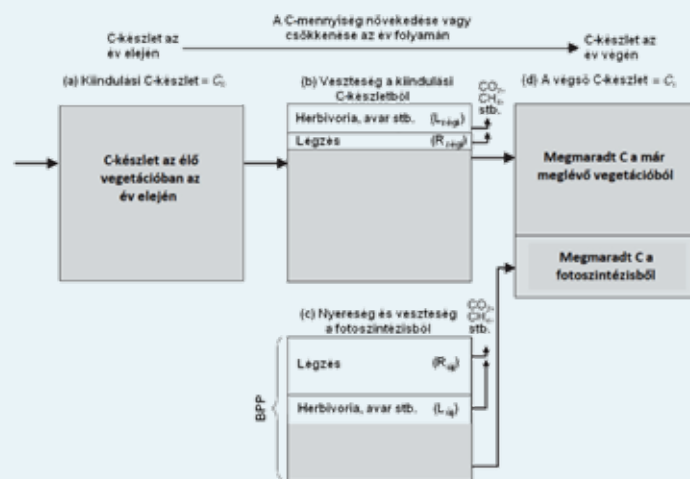
24.TA3.1 A nettó primer produkció (NPP)

Chapin és Eviner (2004) szerint a valós NPP kb. 30%-kal nagyobb, mint amit a kutatók „mérnek”. Ennek oka, hogy az NPP több komponense hiányzik a mérésekből. A komplett lista ez lenne (zárójelben a becsült százalékos hozzájárulásuk az NPP-hez): levelek és reprodukív részek (10-30), apikális növekedés (0-10), másodlagos szárnövekedés (0-30), új gyökér növekedés (30-40), gyökér exudátumok (10-30), gyökerek által szállított anyagok a mikorrhizának (10-30), herbivorok miatti veszteség (1-40), illékony anyagok (0-5).

Az $NPP = BPP - R$ egyenlet legalább két értelmezésben használatos (Roxburgh és mtsai 2005). Az első (A) szerint az NPP minimális értéke **nulla** lehet, a második (B) alapján egyaránt felvehet **pozitív és negatív** értéket. Mi a magyarázata az eltérésnek? Az (A) alapján az NPP az új szerves anyag keletkezésének a mértéke, ami az elméleti feltevésekkel megegyezik, de az ebből nem derül ki, hogy negatív vagy pozitív lehet-e. Például a széles körben használt ún. Miami-modell az átlagos évi hőmérséklet és csapadék figyelembevételével számítja és e szerint az $NPP \geq 0$. A (B) megközelítés megengedi, hogy az NPP negatív legyen. Ekkor az R (autotrofok légzése) nagyobb a BPP-nél. A B megközelítés vizsgálatainál jellegzetesen rövid (1 hónapos) időtartamú méréseket végeztek (bár negatív érték hosszabb időlépték alapján is keletkezett, pl. száraz, sivatagos élőhelyeken). Hogyan egyeztethető össze a két értelmezés?

A magyarázatot a 24.TA3/1. ábra segíti. Az (a) és (d) egységekben láthatjuk az év kezdetén és befejezésekor rendelkezésre álló C-készletet. A (b) és (c) egységekben pedig azt, hogy mi történik a C-vel ez alatt az idő alatt. A C-készlet pillanatnyi változása így modellezhető:

$$\frac{dC}{dt} = BPP - R = L', \quad (1)$$



24.TA3/1. ábra. Egy hipotetikus ökoszisztéma C-akkumulációja és vesztesége egy év alatt. A szürke és fehér területek arányosak a C-készlettel, amely ott rendelkezésre áll. További magyarázat a szövegben [Roxburgh és mtsai (2005) nyomán módosítva].

ahol BPP' a pillanatnyi bruttó primer produkció, R' a pillanatnyi légzés, és L' a pillanatnyi nem légzés jellegű veszteségek (herbivoria, lehulló ág stb.). Miután ezek mind pillanatnyi értékek, jelentősen és aszinkron módon fluktuálhatnak időben. Mivel azonban az NPP -t meghatározott időtartamra vonatkoztatjuk, ezért egy véges időtartamra kell integrálni:

$$\int_0^{\tau} \frac{dC}{dt} dt = \int_0^{\tau} (BPP' - R' = L') dt,$$

ami megfelel két C-készlet különbségének.

Vagyis egy viszonylag rövid ($0, \tau$) (tau) időtartamra:

$$C_{\tau} - C_0 = \tau \overline{BPP'} - \tau \overline{R'} - \tau \overline{L'},$$

ahol C_0 a kezdeti és C_{τ} az időtartam végén mért szénkészlet. Hasonlóan, a fentebbi $NPP = BPP - R$ összefüggés alapján:

$$NPP = \overline{BPP'} - \overline{R'}.$$

Azaz az NPP kifejezhető mint a bruttó primer produkció és a légzés átlagai, szorozva a hozzájuk tartozó időtartammal. Bármilyen τ értéket választhatunk, azonban a rövid időtartamok alatt nyert adatokból nem lehet következtetni hosszabb távra. Leggyakrabban 1 évre, 1 hónapra vonatkoznak az időtartamok.

Az (1) egyenlet szerint tehát megkülönböztetünk légzési (R) és egyéb (L) veszteséget, amit a kezdeti C-készlet fogyasztásával fejezünk ki. Mindkettő két komponensre osztható, R_{reg} és $R_{új}$, L_{reg} és $L_{új}$. A „rég” alsó index arra a C-készletre utal, ami a mérés kezdetekor már ott volt, az „új” pedig értelemszerűen arra, ami a mérési időszak alatt képződött. Az R_{reg} a (b) alábrán arra a veszteségre utal, ami a mérés kezdetekor regisztráltunk. Ugyanez vonatkozik az L_{reg} -re is, hiszen herbivoria minden

időszakban lehetséges. A meglévő C-készlet mellett azonban beindul a vegetációs szezonban a fotoszintézis és létrehozza az új BPP-t, melynek komponensei az $R_{új}$ és $L_{új}$ [(c) alábra]. A (d) alábrán a végső C-készlet (C_t) tehát két forrás összege, az új NPP pedig ezek különbsége, mely a $C_t - C_0$ időszakra vonatkozik. (Hozzátehetjük, hogy a pontos meghatározásra még így sem nyílik mód a folyamatosan jelen lévő **nekromassza** következtében.)

A kétféle veszteség ($R_{rég}$ és $R_{új}$, $L_{rég}$ és $L_{új}$) elkülönítése a kulcsa az (A) és (B) felfogás közti különbség megértéséhez. Míg ugyanis az (A) erre az egyenletre épít:

$$NPP = BPP - R_{új} \quad (2)$$

addig a (B) erre:

$$NPP = BPP - R_{új} + R_{rég} \quad (3)$$

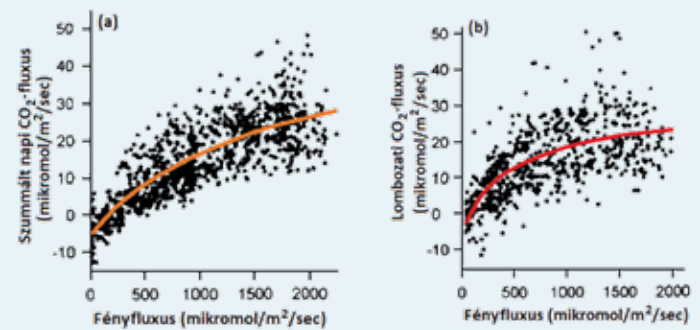
Ebben az utóbbi esetben lehetséges, hogy a két légzési veszteség túllépi a BPP-t és emiatt az NPP **negatív** lesz. Fontos, hogy a két egyenlet között elvi különbség van, ami független a vizsgálati idő hosszától (τ). Ha az NPP-t egyetlen nap alatt mérik, akkor a (3) egyenlet szerint negatív lehet, mert éppen azon a napon olyan időjárási viszonyok uralkodhattak, amelyek miatt a fotoszintézis alacsony szinten működött, a légzés ezzel szemben magas szinten. Ha ugyanezt a (2) szerint határozzák meg, akkor mindig pozitív lesz, mert $R_{új} \leq BPP$. Az NPP akkor lesz nulla, ha olyan rövid időtartamot mérnek, amely alatt nem folyik fotoszintézis, így a BPP és $R_{új}$ is nulla lesz. Ezzel szemben, (3) szerint az NPP nulla vagy negatív lesz ilyen esetben.

24.TA3.2 A nettó biom (NBP) és nettó ökoszisztéma produkció (NÖP)

Az 1980-as években további két produkciós fogalmat vezettek be:

1. A nagy léptékű, természetes és emberi hatásra bekövetkező **nem légzés-jellegű veszteségekkel** (V_{nl}) (pl. tűz, betakarítás) csökkentett BPP-t nevezzük **nettó biom produkciónak** (NBP): $NBP = BPP - V_{nl}$.
2. A **nettó ökoszisztéma produkció** (NÖP) figyelembe veszi a **heterotrof szervezetek légzésével** (R_h) előálló veszteséget is, és annak levonása után a megmaradó résszel számol [$NÖP = BPP - (R_a + R_h)$], vagy másként $NÖP = BPP - R_b$, mert $(R_a + R_h) = R_b$, ami a **teljes ökoszisztéma légzés**. Ugyanakkor R_b értéke túlnyomóan a talajon/ban működő lebontó szervezetek légzését veszi tekintetbe. A napközben mérhető, lombzat feletti nettó légzésből [F_b , azaz a NÖP ($F = \text{fluxus}$, $d = \text{nap}$)] és a talajlégzésből ($F_t = R_{gy} + R_b$, azaz a gyökér és heterotrof légzés összege) származó CO_2 -fluxusok különbsége megadja a lombzati (F_l) fluxust, amely kifejezi a nettó fotoszintetikus rátát (24.TA3/2. ábra).

A NÖP értéke lehet pozitív vagy negatív, hosszabb időszakra vonatkoztatva pedig nulla, de például gyors szukcesszionális

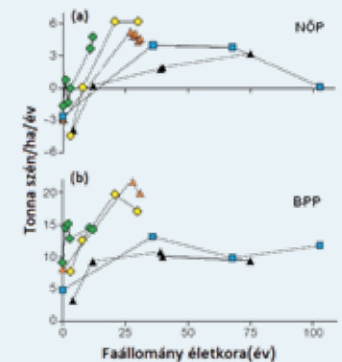


24.TA3/2. ábra. (a) A lombzat felett mért CO_2 -fluxusok (F_b) és (b) a lombzati CO_2 légzés fluxusa (F_l), amelyet az F_b és a talaj- (F_t) fluxusok különbségeiből számoltak. F_l megfelel a nettó fotoszintetikus rátának. A 120 adat természetes és termesztett növényi állományokból származik. A görbék a legszorosabb négyzetes illesztést adják a pontfelhőhöz [Ruimy és mtsai 1995] nyomán módosítva].

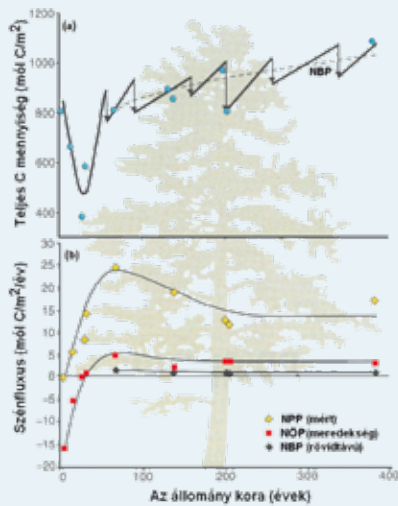
változások esetén pozitív, mert ekkor az NPP jelentősen növekedik. A NÖP azért is hasznos, mert a szukcesszionális folyamat ellentétben, pozitív értéke jelentős **allochton beáramlásra** (inputra) utalhat. A NÖP meghatározása szárazföldi trofikus rendszerekben a szerves szén (ΔC_{org}) mennyisége változásának [Δ (delta) különbséget jelöl] mérésével is történik. A NÖP = $\Delta C_{org} + C_{org,export} + O_{x, nb} - C_{org,import}$ egyenletben a ΔC_{org} után következő tényezőket viszont elhanyagolják, ahol a $C_{org,export}$ és $C_{org,import}$ értelemszerűen a kilépő és belépő szerves szén, $O_{x, nb}$ pedig a szén nem biológiai oxidációjának mennyisége. Vita folyik arról, hogy az elhanyagolás jogos-e. Vízi rendszerekben az O_2 és CO_2 gázok tömeg-egyensúlyából nyerhető a NÖP, például korallpadokon (Turk és mtsai 2015). Ezt éjszaka mérik, amikor a BPP = 0 (Lovett és mtsai 2006).

A NÖP előjele mutatja, hogy egy rendszer autotrof (ekkor értéke pozitív, például füves puszták vagy erdők), vagy heterotrof, amikor értéke negatív (pl. városok, folyók, tavak esetében). Csökkenhet az idősebb növényállományokban, ami a korral összefüggő lassabb növekedéssel kapcsolatos (24.TA3/3. ábra). Bizonyos esetekben növekedhet is (24.TA3/4. ábra), mert a mérések szerint a 15-800 év közötti erdők NÖP értéke pozitív (Schulze és mtsai 2000).

A boreális és mérsékelt égövi erdőségeken a NÖP nem korrelál a hőmérséklettel, de az N-lerakódással igen

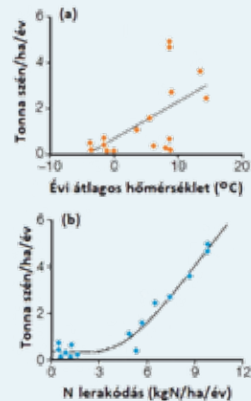


24.TA3/3. ábra. (a) A NÖP és (b) a BPP dinamikája a faállományok életkorának függvényében a tajga és a mérsékelt égövi biotomok erdeiben, az északi féltekén. A különböző színű jelek az ábrán a vizsgált faállományokat mutatják: a zöld körök *Quercus cerris*, a sárga körök *Picea sitchensis*, a narancssárga színű háromszögek *Pinus pinaster*, a kék négyzetek és a fekete háromszögek pedig *Pinus sylvestris* állományokat jelölnek [Magnani és mtsai (2007) nyomán módosítva].

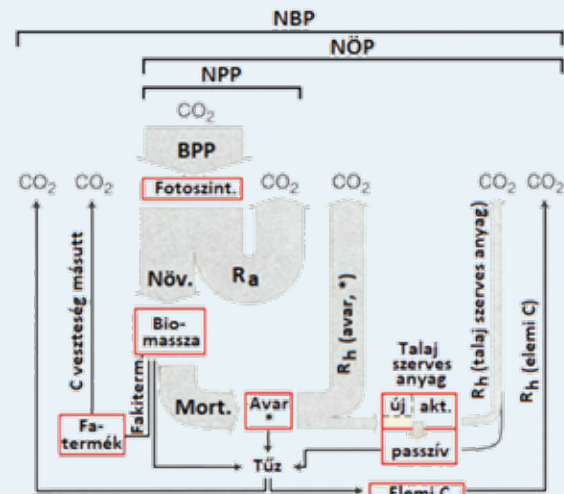


24.TA3/4. ábra. (a) Erdei fenyő (*Pinus sylvestris*) állományok életkorfüggő szénakkumulációja és (b) a szénfluxus változása egy adott területegységen Szibériában. Az (a) ábrán a tajga erdőségekre jellemző ismétlődő kisebb tüzek okozzák a fogazottságot (a nyilak a veszteséget, a felfelé irányuló szakaszok az akkumulációt, a NÖP-öt jelentik). A szaggatott vonal meredeksége a rövidtávú NBP-t mutatja. Annak ellenére, hogy az NBP a tűz általi veszteséget tartalmazza, folyamatosan nő az állomány életkorának előrehaladtával. A C-mennyiség kezdetben azért csökken [az (a) ábrán a folytonos vonal kezdete, a (b) ábrán a NÖP kezdeti negatív szakasza], mert a légzési veszteség, ami az előző fageneráció durva szerves anyagának lebomlásából keletkezik, nagyobb, mint a fiatal újranövekedő erdő szén felvétele. NPP = Nettó Primer Produkció, NÖP = Nettó Ökoszisztéma Produkció [$BPP - (R_a + R_h)$], NBP = Nettó Biom Produkció [$BPP - V_{ni}$] [Schulze és mtsai (2000) nyomán módosítva].

(24.TA3/5. ábra) és mindkettőt befolyásolja az emberi aktivitás (Magnani és mtsai 2007). A nitrogén túlnyomó része a talajba kerül és főként a gyökérnövekedést növeli. Emiatt a NÖP értéke csak 30-70 kg C/1 kg nitrogén lehet. A NÖP körüli polémiában F.S. Chapin III (mint az egyik legnevesebb jelenkori növényökológus) eltérő felfogással bír (Chapin és mtsai 2011). Véleménye szerint a NÖP hasznos fogalom (összeköti a növényi fiziológiát az ökoszisztéma C-egyensúlyával), ellenben közvetlenül megmérni nem lehet. Helyette a NÖK-öt (nettó ökoszisztéma kicserélődés) kellene használni, ami a nettó CO_2 -cserére vonatkozik és jó megközelítés a NÖP-höz rövidtávon. A NÖK mérése furcsa, mert mint az ökoszisztémából az atmoszférába irányuló CO_2 -fluxust [a fenti (2)-es pontban említett F_d] mérik, tehát mintegy az ökoszisztémába jutó negatív inputként kezelik. Amikor a BPP pontosan azonos az ökoszisztéma légzéssel, akkor a NÖP = 0. Mivel ez csak ritkán van így, nem várhatjuk, hogy a NÖP egyszerűen korrelál a BPP-vel, NPP-vel vagy az ökoszisztéma légzéssel. Napközben és szezonálisan is változik a légzés, ezért a NÖP előjele is változik. A NÖP és más mutatók kapcsolatát lásd a 24.TA3/6. ábrán.



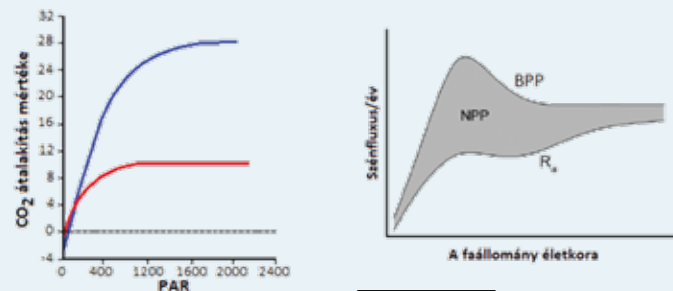
24.TA3/5. ábra. (a) Az összefüggés nem szoros a NÖP és az évi átlagos hőmérséklettel között, (b) de szorosan kapcsolódik a nitrogén lerakódáshoz. A (b) ábrán a kék pontok mintavételi helyeket jelölnek [Magnani és mtsai (2007) nyomán módosítva].



24.TA3/6. ábra. A szárazföldi C-ciklus vázlatos ábrája, amely az egyes produkciós mutatók összefüggéseit magyarázza. $NBP = BPP - V_{ni}$, ahol V_{ni} tartalmazza az összes nem légzés jellegű veszteséget mint például a tűz (elemi C, azaz korom keletkezése), a fakitermelésből származó veszteségeket (a fatermékek ipari feldolgozása), a biomassa egy részének elégetését. A NÖP = $BPP - (R_a + R_h)$ magában foglalja az autotrof és heterotrof légzést, végezetül $NPP = BPP - R_a$. Az ábrán az „Avar” alatt a csillag a durva élettelen faanyagot (ágak, törzsek) jelenti. A talaj szerves anyag blokkjában az „új” a keletkező, az „aktív” az éppen funkcionáló lebontó szervezeteket, a „passzív” az elhalt szerves anyagot jelzi [Schulze és mtsai (2000) nyomán módosítva].

24.TA3.3 Az idős faállományok mint CO_2 -nyelők

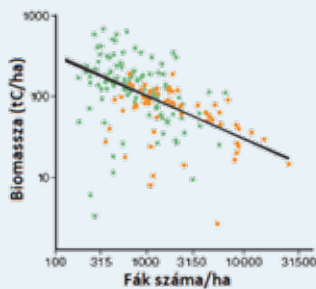
Egy újonnan kialakuló növényállomány teljes biomasszája nagyjából **szigmoid** görbe szerint változik (Sprugel 1985). Kezdetben lassan növekedik, majd a fák uralkodóvá válása után gyorsan emelkedik, végezetül egy maximális szinten áll be. Hátterében az „alapfolyamat”, a fotoszintézis jellege áll, azaz hogy a fotoszintetikus



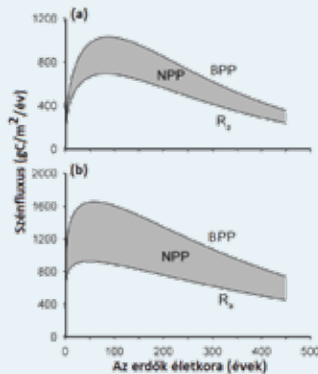
24.TA3/7. ábra. Egy fénykedvelő (*Atriplex triangularis*, kék vonal) és egy árnyékedvelő (*Asarum caudatum*, piros vonal) növényfaj fotoszintézise növekvő PAR (Photosynthetically Active Radiation), azaz fotoszintetikus aktív napsugárzás mellett. A fekete szaggatott vonal a mérésel nyert görbék alapján interpolált nulla szint. A PAR és a C-fixáció egysége egyaránt $\mu mol/m^2/sec$ [Taiz és Zeigler (2002) nyomán módosítva].

24.TA3/8. ábra. A tradicionális modell, mely szerint a faállományok idős korukban nem funkcionálnak mint CO_2 -nyelők, mert a BPP lényegében azonos szinten marad és csak a nekromassa mennyisége növekedik. R_a az autotrof légzés. A szénfluxus egy adott időtartamon belül (pl. egy év) a faállományba lép és azt elhagyó CO_2 -re vonatkozik, amelynek áramlási keresztmetszete a növényi lombzat mérete [Tang és mtsai (2014) nyomán módosítva].

aktív sugárzás (PAR) és fényintenzitás növekedése ellenére a hatékonysága telítődési görbe szerint halad (24.TA3/7. ábra). Az NPP egy növényállomány kialakulása során kezdetben mindig alacsony és először a lombozatra és más, évente leváló/lehulló részekre koncentrálnak és csak később jelentkezik a permanens biomasszában. Odum (1969) szerint az állomány teljes fejlettsége felé haladva az NPP egyre alacsonyabb, mert a nekromassa kerül túlsúlyba (24.TA3/8. ábra). Ma inkább úgy gondolják, hogy a BPP stabilizálódik és az autotrof légzés folyamatosan növekedik a korai szukceszionális állapotúakhoz képest. Az állítás annyiban igaz, hogy – a 24.TA3/7. ábra alapján is – a fiatal homogén állományok a görbe középső szakaszán találhatók, valamint az idős állományok főként nekromasszát növelik.



24.TA3/9. ábra. A denzitásfüggés elfedheti az idős faállomány CO_2 -nyelő funkcióját. A biomassza beépülés csökken a denzitás növekedésével, vagy megfordítva, akkor várhatunk lényeges biomassza növekedést, ha öngyérítés „működik”. A regressziós egyenes ezt a denzitásfüggő mortalitást fejezi ki, a körülötte alig látható szürke sáv a 95%-os érvényességi intervallum. Minden pont egy külön erdőt jelent. A zöld pontok a mérsékelt égövi, a narancssárgák pedig a tajga biomra vonatkoznak. Mindkét tengely logaritmikusan beosztású [Luyssaert és mtsai (2008) nyomán módosítva].



24.TA3/10. ábra. (a) A tajga biombeli és (b) a mérsékelt égövi erdők életkora és a szénfluxus összefüggése. A szénfluxus egy adott időtartamon belül (pl. egy év) a faállományba lépő és azt elhagyó CO_2 -re vonatkozik, amelynek áramlási keresztmetszete a növényi lombzat mérete. A mérések alapján az NPP csökkenése két tényezőre vezethető vissza: 1. a BPP csökken az életkorral, és 2. az NPP/BPP arány konstans és független az életkortól, azaz az R_n követi a BPP változását, de lassabban csökken az életkorral. Ez az összefüggés független a klimatikus és edafikus körülményektől [Tang és mtsai (2014) nyomán módosítva].

Több vizsgálat (Schulze és mtsai 2000, Luyssaert és mtsai 2008, Espírito-Santo és mtsai 2014, Tang és mtsai 2014) szerint az idős állományok jelentős CO_2 nyelőkként funkcionálnak, azonban a denzitásfüggés elfedheti ezt (24.TA3/9. ábra). Az utóbbiak kiemelik, hogy a BPP és az R_n egyaránt csökken, de az előbbi gyorsabban és az NPP/BPP arány hozzávetőlegesen konstans marad (24.TA3/10. ábra). Ezek alapján az atmoszférikus CO_2 növekedéshez köthető klímaváltozás sebességét nemcsak a fiatal, hanem az idős faállományok is csökkenthetik. Rövid távon tehát az idős fák kitermelésének szüneteltetése feltehetően pozitív hatású.

24.TA4 A NETTÓ PRIMER PRODUKCIÓ MODELLEZÉSE

Az NPP modellezésére gyakran használt eljárás során az abszorbeált fotoszintetikus aktív napsugárzás mennyiségét (APAR), valamint a fényhasznosítási hatékonyságot (ϵ , epsilon) veszik figyelembe:

$$NPP = APAR \cdot \epsilon.$$

Ez a megközelítés a műholdak által mért adatokon alapul (tengevíz esetében a klorofill-*a*, szárazföldön a vegetáció „zöldessége” mértéke, gyakran a **normalizált különbségen alapuló vegetációs index, NDVI**). Az utóbbi alapja a

$$ND = \frac{R_N - R_V}{R_N + R_V}$$

összefüggés, ahol ND a normalizált különbség, R_N és R_V a sugárzás mértéke az infravörös közeli és a látható fény spektrum sávjában, ami a vegetációról visszaverődik. A vegetációs indexet a PAR-ral hozták összefüggésbe. Az abszorbeált PAR (APAR) időbeli integrálja lineáris összefüggést mutat az NPP-vel (Sellers 1987). Az ϵ értékét, amely kritikus része az NPP becslésnek, földi körülmények között határozták meg. A vizsgálat szerint az APAR függ a beérkező napsugárzás intenzitásától és a fotoszintézisre képes biomassza mennyiségétől.

A szárazföldi NPP modell (Field és mtsai 1998):

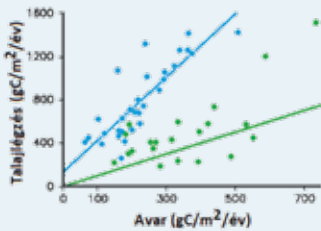
$$NPP = f(ND) \cdot PAR \cdot \epsilon^* \cdot g(T) \cdot b(W),$$

ahol a PAR (Megajoule/m²/hónap) ND -nek f függvénye és PAR és ϵ^* (gC/MJ egységekben) a maximálisan elérhető fényhasznosítás, korrigálva a hőmérséklettel, $g(T)$ -vel és a vízstresszel, $b(W)$ -vel.

Az óceáni NPP hasonló (kissé módosított) egyenlettel számolható. A 24/6. ábrán látható globális NPP értékeket a fenti módszerrel kalkulálták. A szárazföldi, illetve az óceáni modell alapján az átlagos óceáni NPP értékek kb. 2-szer nagyobbak bizonyultak a korábbi mérésekhez képest: 140 gC/m²/év az óceáni, a szárazföldi pedig 426 gC/m²/év. Az óceáni, a fényért zajló verseny miatt, alacsonyabb. Az óceánokban a fitoplankton a PAR 7%-át abszorbeálja, a maradék rész a DOM-ban és a vízben abszorbeálódik. A szárazföldön a levelek kb. 40%-ot abszorbeálnak (1/10. ábra). Mindazonáltal, az óceáni primer produkcióban keletkező biomassza csak 0,2%-a a globális biomasszának, ellenben az óceáni megújulása 3 nagyságrenddel gyorsabb (2-6 nap, szemben a szárazföldi 19 évvel). A tavakban a fitoplankton a PAR 6,6%-át, a DOM 56,3%-át abszorbeálta, ami a DOM-tartalom jelentőségére hívja fel a figyelmet.

24.TA5 A TALAJFELSZÍN ALATTI SZÉNTARTALOM MEGHATÁROZÁSA

Azokban a talajokban, ahol a teljes szerves szén mennyisége egyensúly-közeli, a talajfelszíni, és a talajból származó detritusz megközelítőleg egyenlő a dekomponálók légzésével: $R_b \approx P_a + P_p$, ahol P_a az autotrof, P_p pedig a talaj detritusz produkciója (mindkettő C-ben kifejezve). Elvileg az egyenletből kifejezhető P_p ellenben R_b azaz a teljes heterotrof légzés mérése pontatlan, mert megjelenik benne a gyökérlégzés is, amitől nem választható el. Ezért ténylegesen a lehulló avar mennyiségét mérik. A talajlégzést a heterotrof és a gyökérlégzés összege adja: $R_t = R_b + R_{gy}$. Ha a két egyenletet összevonjuk, akkor $R_t - P_a \approx P_t + R_{gy}$. A jobb oldali rész adja a teljes évi C-allokációt a gyökerekbe,



24.TA5/1. ábra. Az ábra a talajlégzés mérésének nehézségeire utal. A pontok globális adatbázisokból származnak. A zöld pontok kevésbé szoros összefüggésre utalnak, mert a heterotrof légzés és gyökérlégzés nem választható szét az adatokban. Ezzel szemben a kék pontok az avar C-tartalma alapján készültek és szorosabb összefüggést mutatnak. A zöld egyenes azt mutatja, hogy a talajlégzés egyenlő a lehullott avar mennyiségével [Raich és Nadelhoffer (1989) nyomán módosítva].

amit az R_t és a P_a értékekből lehet becsülni. A gyökér detritusz magában foglalja a mikorrhizát, a gyökér által a talajba bocsátott anyagokat (exudátumok), a herbivória hatását és az elpusztult gyökérdarabokat is.

Raich és Nadelhoffer (1989) ezzel a módszerrel becsülte a talajba került szén globális mennyiségeit. A talajlégzés globális alakulását a lehullott avar függvényében a 24.TA5/1. ábra mutatja. Az ábra egyik része az R_b adatok, a másik az avar mennyisége alapján készült. Ha a lehullott avar széntartalma 70-500 g/m²/év között van, akkor a talaj teljes szénmennyisége 260-1100 g/m²/év.

24.TA6 ESETTANULMÁNY AZ ENERGIA ÁRAMLÁSÁRA

Rybarczyk és mtsai (2003) a franciaországi Somme folyó torkolatában található kb. 50 km² méretű sós-mocsár táplálkozási hálózatán áthaladó energia- és anyagfluxust mérték. Az árapály okozta vízszintmozgás jelentős, ami folyamatos bolygatást jelent és sérülékeny ökoszisztémát eredményez. Az energiaáramlás becslésére az éves szénháztartás paramétereit használták és a kiértékeléshez ún. **hálózatanalízist** alkalmazták.

A hálózatanalízist (Ulanowicz 1986) négy lépésben hajtották végre:

- a direkt és indirekt trofikus energia- és anyagáramlás számítására szolgáló mátrixhoz meghatározták a biomasza, a produkció és a bioenergetika (fogyasztás, légzés, ürítés) fontosabb paramétereit;
- a trofikus hálózatot leegyszerűsítették ún. Lindeman-láncokra (24/4. ábra), melyek az egyes szintek trofikus

hatékonyságát, a szintekre jutó energia összegét és a veszteségeket adják meg;

- meghatározták a **C-reciklizáció** arányát a rendszeren átáramló teljes energia mennyiségéhez képest, mely az ún. Finn-féle ciklusindexszel adható meg (Finn 1976). Az olyan rendszerekben, melyek bolygatottak, a Finn-féle index alacsony, míg a zártabb és idősebb ökoszisztémákban magasabb;
- a rendszer trofikus állapotát („fejlődési állapot”, „érettség”, bolygatottság) leíró indexeket, termodinamikai és információ elméleti alapok figyelembe vételével számolták.

Módszerek

A méréseket 9 trofikus hálózati elem alapján végezték, melyek a következők voltak: a primer producensek (fitoplankton és fitobentosz), zooplankton (copepodák), bentikus makrogerinctelenek (a soksertéjű *Nereis diversicolor*, és a *Macoma balthica* kagylófaj), 6 halfaj (*Pleuronectes platessa*, *Platichthys flesus*, *Sprattus sprattus*, *Clupea harengus*, *Dicentrarchus labrax* és *Liza ramada*) és két madárcsoport (Scolopacidae, Laridae), valamint a szemcsés szerves anyag (POM) és lebegő szemcsés anyag (SPM = Suspended Particulate Matter). A táplálkozási hálózat minden szintjén mérték, vagy egyéb elérhető adatok alapján kiszámították a táplálékfogyasztást, asszimilációs hatékonyságot, az ürülék mennyiségét és a légzést.

A zooplankton domináns faja a *Temora longicornis* copepoda volt 0,031 gC/m² értékben. Táplálkozásuk 80-85%-át klorofillszemcsék tették ki (fitoplankton) és a maradék származott a POM-ból.

A bentikus makrofauna lebegő anyag és leülepedett szervesanyag-fogyasztókból, valamint predátorokból állt. Ezek teljes biomaszáját az ún. hamumentes száraztömeg méréssel határozták meg (AFDW módszer).

Hat halfaj tömegét területegységre számolták, majd gC/m²-ben fejezték ki. A fajok biomasza-fogyasztását az eltérő testméretek miatt egy allometrikus modellből számolták.



24/11. kép. Csigaforogató (*Haematopus ostralegus*, Haematopodidae)
© Björn Christian Tørrissen



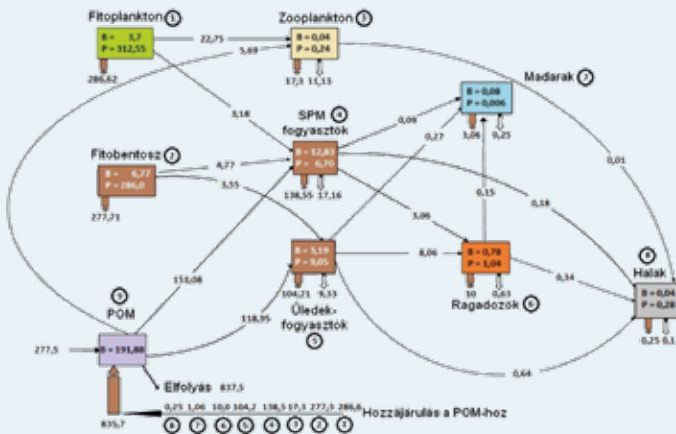
24/10. kép. *Temora longicornis* (Temoridae) copepoda
© Robert Bachand

A madarak két domináns csoportját vizsgálták: az első leggyakoribb faja a csigaforogató (*Haematopus ostralegus*) volt, míg a másikba sirályfajok tartoztak. Denzitásukat becsülték és az átlagos testtömegeket ismerve számolták a biomaszájukat. Az energiaigényüket a területen eltöltött idő alapján becsülték.

Az öböl üledékének szerves C-tartalmát 0,00656 gC/g értékre becsülték. Az üledék sűrűségét figyelembe véve ez 18 kgC/m³-t jelent. Területegységre számolva és az üledék felső 1 cm-t

figyelembe véve, ahol élőlények találhatóak, $183,7 \text{ gC/m}^2$ adódik. Az SPM további $8,2 \text{ gC/m}^2$ -t ad hozzá.

A fent említett paraméterek meghatározása után lehetővé vált a trofikus hálózat felépítéséhez szükséges mutatók kiszámítása. Ilyenek: biomassa (B), produkció (P), a P/B arány, fogyasztás (Q) és a Q/B arány. A részleteket mellőzve, ezek az adatok azt mutatták, hogy a POM és a bentosz C-tartalma a rendszer igen lényeges eleme. Az adatok alapján rajzolt trofikus hálózat (24.TA6/1. ábra) feltünteti a B és P értékeket, a respirációt és az ürülék mennyiségét C-ben kifejezve.



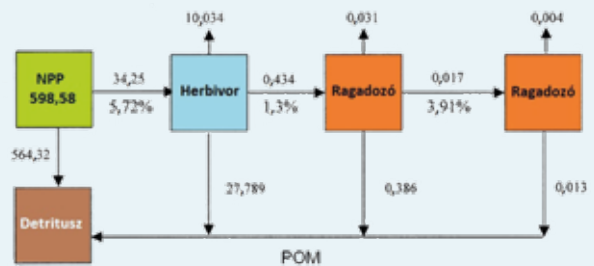
24.TA6/1. ábra. A Somme-folyó torkolatában található sós-mocsár táplálkozási hálózatának C-folyama. A biomassa (B) gC/m^2 , a produkció (P) (a betűk mellett) számok) és az áramlás értékei (számok a vékony nyilakon) $\text{gC/m}^2/\text{év}$ értékben láthatók. A trofikus elemektől kiinduló, illetve a POM-ra irányuló széles nyilak az ürülék/vizelet nagyságrendjére, a vékonyabb fehér nyilak a légzésre vonatkoznak. Az egyes trofikus csoportok neve és száma a trofikus elemek mellett látható. Az SPM (Suspended Particulate Matter) fogyasztókat a lebegő szemcsés anyagokkal táplálkoznak [Rybarczyk és mtsai (2003) nyomán módosítva].

Eredmények

A legtöbb trofikus egységnek direkt vagy indirekt kapcsolata van a lebegő szerves anyagot fogyasztó szervezetekkel, melyek biomasszája és produkciója is jelentős. Bár a fitoplankton és fitobentosz biomasszája alacsony volt, a biomassa előállításának sebessége (produkció) viszont nagyon gyors volt. Ez teszi lehetővé, hogy további szintek ráépüljenek. A rendszer detrituszba irányuló teljes inputja 1113 gC/m^2 , vagyis a trofikus hálózatba jelentős allochton források jutnak, amit a magas detritivoria:herbivoria arány ($D/H = 8$) is mutat. Elsősorban tehát POM fogyasztás történik ($282 \text{ gC/m}^2/\text{év}$), szemben a fitoplankton-fitobentosz fogyasztással, ami mindössze egytizede ennek. A magas D/H arány alacsony konnektanciára és fajgazdagságra is utal, ami a folytonos bolygatással és a rendszer „fejletlenségével” lehet kapcsolatban.

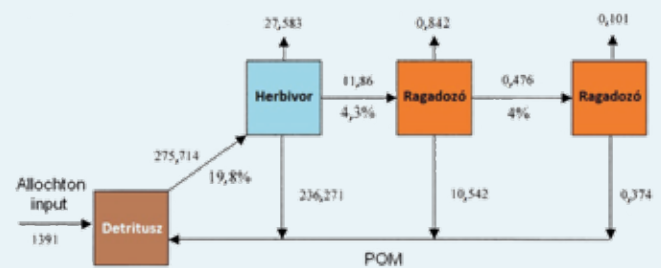
A teljes energia mennyisége, amely a rendszeren áthalad $2312 \text{ gC/m}^2/\text{év}$, amely 4 komponens összege: fogyasztás, output (export), légzés és salak anyagok. A jelentős allochton input (48%) mellett az output is számottevő (36%), amelyből 27,7% az export, vagyis a források kb. negyede nem a rendszerben használódik fel.

A Somme-torkolat trofikus rendszeréből távozó jelentős szerves C-mennyiség azt mutatja, hogy a hálózatban kevés a generalista faj és sokkal több a specialista. Emiatt a kapcsolatok erősen lineárisak, vagyis a rendszer kevésbé komplex. A legaktívabb kompartment a bentikus üledékfogyasztó szervezeteké.



24.TA6/2. ábra. Lindeman-lánc a Somme-folyó sós-mocsarában, melyben a NPP és a POM szétválik. A számok $\text{gC/m}^2/\text{év}$ értékben értendők. Az egyes trofikus elemek között százalékban látható a következő szint hasznosítása. A felfelé mutató nyilak a lézési veszteséget, a lefelé mutatók az elpusztult szervezeteket és az ürülék/vizelet mennyiségét jelzik, mely a POM-ba lép [Rybarczyk és mtsai (2003) nyomán módosítva].

Az adatok alapján szerkesztett Lindeman-láncok négy szintet mutatnak. Az elsőbe (I) a NPP és POM, a másodikba (II) a zooplankton és bentikus fogyasztók, a harmadikba (III) a gerinctelen bentikus predátorok sorolhatók. A hal- és madár-fajok (szintén ragadozók) egyaránt tartoznak a III. és IV. szintekbe. A 24.TA6/2. ábra mutatja, hogy a kb. $599 \text{ gC/m}^2/\text{év}$ belépő NPP-ből mindössze kb. 6%-ot használtak fel a herbivorok. Abban az esetben, ha nincs önálló PP, akkor a II. szint jelentős energiát vesz fel a detrituszszintről (24.TA6/3. ábra).



24.TA6/3. ábra. Lindeman-lánc a Somme-folyó sós-mocsarában, melyben a herbivorok energiaigénye jelentős részben a detrituszból származik, mert a rendszernek nincs saját produkciója. A számok, nyilak és rövidítések, valamint az egységek jelentése az 24.TA6/2. ábrán látható [Rybarczyk és mtsai (2003)].

A táplálkozási hálózatok jellemzésére kidolgozott indexek közül Finn (1976) **ciklusindexe**, amelyet eredetileg a reciklizációból származó és a teljes energia átáramlási arányának kimutatására dolgozott ki, a **bolygatottság** mértékének jelzésére is alkalmas lehet. A Somme-rendszerben a reciklizáció alacsony (12,2%), a bolygatottság viszont jelentős. Az áramlás intenzitására, méretére és szervezetségére utal egy másik, **informaticai alapú index**, melynek értéke $2402 \text{ gC/m}^2/\text{év}$ bit, ami

egy közepes érték más rendszerekkel összehasonlítva, és ismételtelen aláhúzza a Somme-rendszer komplexitásának hiányát. A **redundanciaindex** a párhuzamos áramlási útvonalak számát méri, melyek a trofikus egységeket összekötik. Alacsony értéke, mint ebben az esetben is (456 gC/m²/év bit), az alternatív útvonalak hiányára hívja fel a figyelmet és jelzi a rendszer sérülékenységet. A kapcsolatok száma alacsony és a zavarásokat követően nem állnak vissza, az energia kevés útvonalon áramlik (nincs reziliencia a rendszerben).

Az anyag és energia áramlásának két fő útvonala vízi rendszerekben a pelagikus és detritális. A C ciklusát jellemezhetjük az átlagos útvonalhosszal, vagyis egységnyi C esetében egy hálózaton belül hány átvitel szükséges input és output között. Ez a Somme-rendszerben 3,07, ami átlagos érték.

Konklúzióként azt vonhatjuk le, hogy a Somme-rendszer bár jelentős PP-vel rendelkezik, nem használja azt és nagymértékben allochton energia inputtól függ. A trofikus rendszer alacsony szervezetségű és csekély reciklizációs kapacitással rendelkezik. Fragilis és bolygatásra érzékeny rendszer. Nagy az allochton input, de az export is jelentős. Lényegében egy folyamatos energiaáramban működik, amely azonban nagyrészt áthalad rajta.

24.TA7 ENERGIA NYERÉSE KEMOSZINTÉZISSEL

A mélytengeri vizsgálatokhoz szükséges technikai innovációk jóvoltából az 1970-es évektől kezdve egyre ismertebbé váltak az ún. **hidrotermális kürtökek**. (III/9. kép) Ezek, a tenger alatti vulkanikus tevékenység következtében szétnyíló tengeri aljzat mentén keletkező kéményszerű képződmények, amelyekből forró tengeri víz, gázok és sok ásványi anyag jut a környezetbe. A nagyrészt toxikus környezet ellenére gazdag élet található, mely a kemoszintetizáló baktériumok produkcióján alapul, ilyenek például a hatalmas méretű csőférgelkkel (13/5. kép) szimbiózisban élő szulfid-oxidáló baktériumok. A 2000-es évekig kb. 500 új fajt írtak le ezekről az élőhelyekről (Lutz és mtsai 2001).



24/12. kép. Endemikus vízkisörpő (*Nepa anophthalma*, Nepidae) a romániai Movile-barlangból
© S. Sarbu, In: Pop MM és mtsai (2023), doi: 10.3389/fevo.2022.1054841

A feltételezések szerint szintén kemoszintetizáló (szulfidoxidáló és metanogén) baktériumok energiatermelő tevékenységére épül a kénhidrogénben gazdag vízzel rendelkező barlangok trofikus hálózata is. Ilyen például a romániai Movile-barlang, ahol 57 barlanglakó gerinctelen és azok között 37 endemikus faj található, melyek a baktériumok, gombák és fonálférgelk által képzett úszó mikrobiális szőnyegeken élnek (Riess és mtsai 1999, Brad és mtsai 2021).

24.TA8 TENGERI HALAK ÜRÜLÉKE ÉS A PRODUCENSEK PRODUKCIÓJA (KÍSÉRLET)

Allgeier és mtsai (2013) kísérleti úton vizsgálták, hogy a növényevő és ragadozó halak által kibocsátott ürülék növeli-e a producens csoportok produkcióját? A tengervízbe telepített betonelemek olyan élőhelyet kínáltak, ahol nagyobb populációdensitász fordult elő, mint ezek nélkül, ezért könnyebben megmérhették az egyes paramétereket: az N, a P, a primer produkció mennyiségét, a kialakuló közösség összetételét és a fő funkcionális fogyasztó csoportokat, azok abundanciáját és becsülték a halak méretét. Ezen kívül, laboratóriumban meghatározták 13 halcsalád (21 faj) 252 egyedének tömegspecifikus ürülékösszetételét. A kísérlet során jellegzetes **bottom-up hatást** tapasztaltak: a produkció jelentősen növekedett. A halak száma és biomaszája a „pad” méretétől függött, ha több betonblokkot használtak, nagyobb populációméretű alakultak ki. A padok környezetében mért és ürülékből származó nagyobb N- és P-tartalom pozitívan korrelált a tengerifű (*Thalassia testudinum*, Hydrocharitaceae) növekedési sebességével és tápanyagtartalmával. A növényevő halak ürülékének moláris N:P aránya 66,8%, a ragadozóké 17,5% volt, vagyis az előbbieknél több N-t, az utóbbiaknál több P-t ürítettek a testtömegükhöz képest.

24.TA9 ALLOCHTON DOC SZUBVENCIÓ HATÁSA (KÍSÉRLET)

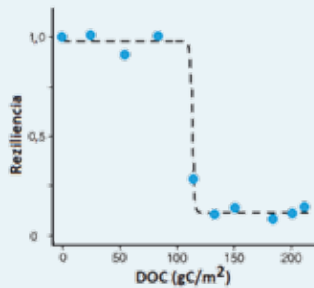
Fontosak azok a kísérletek, amelyeket DOC hozzáadásával a vízi rendszerek rezilienciája, stabilitása és tápanyagmegújulási sebessége vizsgálatára végeztek (Jones és Lennon 2015). Humuszanyagokkal képzett lineáris (25 és 210 g C/m² közötti) koncentráció sorozatot alkalmaztak. A mesterséges tavak fizikai, kémiai és biológiai sajátosságai egyaránt változtak a humuszkoncentráció emelkedésére. Csökkent



24/13. kép. 30 m átmérőjű kísérleti tavak, amelyekben a szárazföldről bemosódó humusz eredetű DOC hatását vizsgálták tavi ökoszisztémák stabilitására
© Jones és Lennon (2015), doi: 10.1890/14-1783.1

a víz fényáteresztő képessége, a BPP és a légzés. A bakteriális energiatermelés viszont növekedett. Amennyiben csak egyszeri alkalommal adtak egy DOC adagot, akkor ez megszüntette a stabilitást és a rezilienciát (24.TA9/1. ábra). Ez a munka felhívja a figyelmet arra a jelenségre, amit más kísérletekben is tapasztaltak, hogy az allochton szubvenció nem minden esetben hasznos, mert elnyomhatja a lokális PP-t azzal, hogy csökkenti a fény behatolását és növeli a víztestben zajló lebontást, ezzel a légzést.

Ehhez kapcsolódik, hogy stabil ¹⁵N és ¹³C izotópokkal tengerifűfajok (*Zostera noltii* és *Cymodocea nodosa*) által dominált közösségekben végzett vizsgálatok szerint a baktérium, fitoplankton, epifita és makroalga a fitoplankton eredetű DOM-ból származó oldott szerves nitrogént (DON) minden primer



24.TA9/1. ábra. A szárazföldi tápanyag bejutása tavakba erős bolygatásnak minősül és nagy hatással van a táplálkozási hálózat stabilitására. Az oldott szerves szén (DOC, lényegében humusz anyagok) adagolására a kísérleti tó rezilienciája (melyet a visszatérési idő inverzéval mértek) 0-100 gC/m² dóziséig nem, ellenben e felett jelentősen csökkent [Jones és Lennon (2015) nyomán módosítva].

producens használja, viszont a DOC-ot szinte kizárólag a fitoplankton veszi fel. Érdekes módon, a bakteriális eredetű DOM-ot csak a baktériumok hasznosították. Ugyanakkor a DON és DOC anyagok dinamikája nincs összekapcsolva (van Engeland és mtsai 2013). A DON az óceánokban található reaktív N kb. 60%-át tartalmazza, ami jóval nagyobb, mint az azonnal elérhető N-tartalmú anorganikus tápanyagok (pl. NO₃⁻) és a POM mennyisége. A DON a mikroorganizmusok számára elérhető és különösen fontos a nagy óceáni köráramlatokban. Az eddigi modellel szemben Letscher és mtsai

(2013) azt valószínűsítik, hogy a pelagikus DON az eufotikus zóna alsó részére szállítódik, ahol még elég fény található, közben lebontódik és POM keletkezik belőle. Ez süllyed tovább a mezopelagikus zónába, ahol felhasználódik.

24.TA10 AZ ÖKOSZISZTÉMÁK MŰKÖDÉSÉNEK TERMODINAMIKAI ALAPJAI

Az energia jelentőségének felismerése az ökológiai folyamatokban egyenes következménye volt a fizika XVIII. századi fejlődésének. Lavoisier (1777) kimutatta, hogy az élőlények energiát vesznek fel, de hő formájában veszítenek is belőle. A Carnot-ciklus leírása és a termodinamikai főtételek megállapítása, különösen az entrópia bevezetése Clausius által, meghatározta azt az irányt, amit először Thienemann (1918) és Elton (1927) képviselt a közösségek működésének magyarázatával.

Az energetikai gondolkodás az ökológiát majd egy évszázadon keresztül uralta. A fizikában alapvető magyarázó elv maradt a **termodinamika**, az ökológiában [elsősorban E.P. Odum (1969) irányzata] azonban nem váltotta be a várakozásokat. Mára a termodinamikai szemlélet jelentősége az ökológiában csökkent, főként abból az okból, hogy a csak energetikai alapú értelmezés sok esetben nem ad kielégítő magyarázatot a közösségek működésének megértéséhez. Ugyanezt a szkepticizmust tükrözi Juhász-Nagy is (1993, p.83), amikor ezt írja: „kérdéses, vajon a sokféleség valaha is megmagyarázható lehet egy tetszés szerint fejlettnek feltételezett 'bioenergetikai elmélet' keretében”.

Míg egyes jelenségek, például a nagyobb fajgazdagság jól kapcsolható a magasabb energiaszinteket nyújtó területekhez, addig a populációsintű energiafelhasználás és az ökoszisztémák energia egyensúlya már sokkal nehezebben összeegyeztethető (DeAngelis 1995). Juhász-Nagy (1986) ugyanezt hangsúlyozta,

amikor az energiaforgalmi és populációdinamikai eszköztárak mielőbbi és minél hatékonyabb összekapcsolását sürgette, ami szerinte éppen DeAngelisnek (1980) sikerült az energiafluxusok és a biotikus reziliencia esetében. Ezek a kérdések igazából csak az ökológusokat zavarják, a fizikusokat kevésbé. Ezért ragadják meg a fizikusok az élő rendszerek lényegét pusztán termodinamikai érvelések alapján, mint például Schrödinger (1944). Maga Boltzmann (1905), a statisztikus mechanika kidolgozója is vallotta, hogy a létért való küzdelem nem más, mint a harc a negatív entrópiáért. Az **entrópia** a rendezetlenség mértéke. Manapság erős energetikai alapokon értelmezett ökológiát főként Jørgensen és mtsai (2007) képviselnek. Többek között megjegyzi, hogy sok ökológus azt gondolja hibásan, hogy a természetes szelekció növeli az energia felhasználás hatékonyságát. Ha ez így lenne, akkor az endotermia sohasem evolválta volna, ti. a madarak és emlősök energiaháztartása, az ektoterm szervezetekével összehasonlítva, rendkívül hatástalan. Ugyan jelentős függetlenséget ad a külső hőmérséklettől, ellenben hatalmas energiárfordítást kíván az állandó testhőmérséklet fenntartásához.

Miben áll a termodinamikai érvelés az ökológiában? A populációk, ökológiai közösségek és ökoszisztémák – kevés kivétellel – nyílt rendszerek, melyeket a szabad energia beépülése és áramlása az egyensúlyi állapottól távol tart. Az energia áramlása nélkül az anyagciklusok sem történének meg. Tehát érvényesülnie kell olyan törvényeknek, melyek – ebből a szempontból – megengedik az élő és élettelen rendszerek létezését. Az élet is a termodinamikai törvényeket követi. Ilyen a II. főtétel, amely kimondja, hogy visszafordíthatatlan (irreverzibilis) változások az **entrópia növekedésével** járnak egy izolált rendszerben. A rendszer rendezett állapota csak folyamatos energiaközléssel tartható fenn, a rendszerek pedig spontán törekednek a legkisebb energiaállapotú rendezetlenség felé. A legnagyobb rendezetlenség az élő szervezet elpusztulásával keletkezik. Azonban a nem izolált rendszerek (élőlények) mindaddig, amíg anyagot cserélnek környezetükkel és ezzel energiát vesznek fel, az entrópiájukat úgy csökkenthetik, ha a környezeti entrópia mennyisége növekedik. De ugyanezzel a folyamattal a rendezettségüket is csökkentik (öregednek). A szárazföldi biocönózisoknak a kémiai energia minimumára való törekvését Jermy (1959) „biocönotikai minimumtörvénynek” nevezte. O'Neill (1989) szerint minden rendszer entrópia-minimum állapotra törekedik, amint az egyensúlyi állapottól távolodik. Az egyes energiaformák természetesen átalakíthatók, de minden lépésben hővesztés van és az energia áramlási iránya megfordíthatatlan.

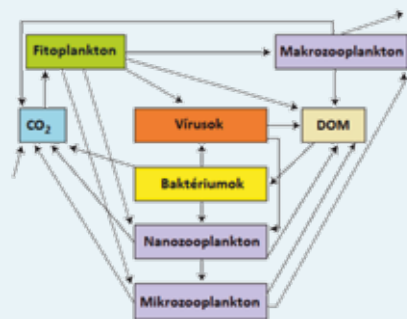
Egy másik különbség a fizikai rendszerekhez képest, hogy az ökológiai rendszerek beleütköznek az anyagi hozzáférhetőség határaiba (DeAngelis 1995). Más szavakkal, a kémiai elemek elérhetőségének korlátjai vannak. Ez teszi nehezzé az energia, mint egyetlen „váltópénz” használatát, a folyamatok energiára redukálását. Azt állíthatjuk, hogy ha egy növénynek „több energiája van”, akkor hosszabb gyökereket fejleszt, de az már sokkal nehezebb, hogy miként váltsuk át a felvett tápanyagokat energiává.

Az ökoszisztémák termodinamikai értelemben nyitott rendszerek, melyek konstans negatív entrópia folyamatot kapnak a primer producensektől. Az interakciók az entrópia változásának és a rendszeren belüli anyag és energia cseréjének forrásai. A klasszikus irreverzibilis termodinamika azt jósolja, hogy az ökoszisztémák termodinamikailag állandósult (stacionárius) állapot felé evolválnak globálisan, melyben a teljes entrópia időben konstans marad (Michaelian 2005). Úgy tűnik, hogy a termodinamikai alapú gondolkodás az egyedi élőlényre nézve kissé mechanisztikus és leginkább globális jelenségek szintjén látszik hasznosnak.

24.TA11 VÍRUSOK AZ ÓCEÁNI MIKROBIÁLIS KÖZÖSSÉGBEN

Újabb kutatások (Danovaro és mtsai 2008) kimutatták, hogy az 1000 méternél nagyobb óceáni mélységek és a bentikus régiók biomasszájának forgalmazását főleg a **vírusok** végzik (11.TA3/1. és III/6. ábrák). Mortalitást okozó hatásuk elsősorban a heterotrof prokariota produkciót, de az autotrof és heterotrof plankton is érinti. Az előbbi csökkenéséért – becslések szerint – 80%-ban

lehetnek felelősek, de egyidejűleg a magas biomassa fenntartásához is hozzájárulnak az ún. **vírus-sönt** útján (a sönt rövidrezárást jelent). Lényege, hogy a sejtek fertőzése után a mikrobiális test oldott detritusszá alakul (DOM), ami közvetlenül felvehető a még nem fertőzött prokarióta heterotrof szervezetek által. Ennek hatása azonban a magasabb szintek felé is eljut (24.TA11/1. ábra). Például



24.TA11/1. ábra. Óceáni táplálkozási alhálózat, amely a vírusok döntő szerepét emeli ki. A makrozooplanktontól elvezető nyíl a hálózat további részeivel való kapcsolatot, a CO₂ „dobozba” irányuló nyílak pedig a tengervízben oldott gáz felvételét jelentik [Fuhrman és mtsai (1999) nyomán módosítva].

rákok a fitoplankton és mikrozooplankton fogyasztásával aktívan terjesztik a vírusokat (Frada és mtsai 2014).

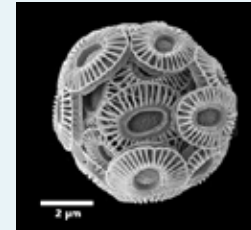
A vírusok szénforgalma 0,37-0,63 Gt/év lehet az óceánokban. Fajszámukat nem ismerjük, ellenben a metagenomikai vizsgálatok hatalmas diverzitást mutattak ki (Angly és mtsai 2006) és óriási egyedszámuk (10 milliárd vírusstet/l liter tengervíz, ami kb. 5-25-szöröse a bakteriális abundanciának, Fuhrman 1999) következtében rendkívül fontos a szerepük az egyébként tápláléklimitált bentikus zónák működtetésében, mert a felmérések szerint a tengerfenék felső 10 cm-es rétegében található a teljes földi mikrobiális C 30-40%-a. Ez azonban nincs ellentmondásban az óceánok korábban említett tápanyaghiányos jellegével, mert a produkciót esszenciális elemek (P, N

és Fe) korlátozzák. Az újabb vizsgálatok (Dell'Anno és mtsai 2015) azt is kimutatták, hogy a sejtlízist követően a vírus partikulumok túlnyomó része szedimentálódik (akár mélytengeri viszonylatban is) és 37-50 Mt C dekomponálódik ilyen módon. Feltételezhetjük, hogy ez a szénmennyiség nemcsak a mélytengeri közösségek működéséhez, hanem feláramlások formájában a pelagikus folyamatokhoz is hozzájárul. A vírusok többsége bakteriofág, amelyek nemcsak elpusztítják a baktériumokat, hanem beépülve a genomba az evolúciójukat is befolyásolhatják, de ezen kívül is minden elképzelhető folyamatra közvetve hatással vannak az óceánokban. Például a világtengerekben gyakori *Emiliania huxleyi* fitoplankton „virágzását” jelentős mértékben befolyásolják, mert a sejtek 50%-a is fertőzött lehet vírusokkal, ami 20-100%-os nettó mortalitást okoz. A faj azért is kiemelendő, mert egyike a fontos kalcitot és dimeitil-szulfidot (DMS) termelő fajoknak. Az utóbbi anyag a klimatikus szabályzásban játszik szerepet (25. fejezet). Azonban részt vehetnek olyan ismert folyamatok szabályzásában is, mint a tengeri fitoplankton közösségek fajösszetétele, vagy a nevezetes Huthinson-féle plankton paradoxon.

Az óceáni mikrobiális közösség [vírusok, prokarióták (Bevezetés III/5. ábra) és pikoekarióták] **metagenomikai** vizsgálata során elkészítettek egy globális génkatalógust, amely 68 tengeri lokalitás 243 epi- és mezopelagikus mintavételi helyét reprezentálja (Sunagawa és mtsai 2015). Jelentős vertikális sztratifikáció figyelhető meg az epipelagikus közösség összetételében, amit alapvetően a hőmérséklet (és nem más környezeti faktor) határoz meg. A genomikai analízisek kb. 37 ezer OTU-t (mesterséges taxonómiai egység, ami a kláduszoknak felel meg és a faj és genus közé helyezhető) különítettek el, melyek nagy része az Alpha- és Gammaproteobacteria csoportokhoz tartozott.

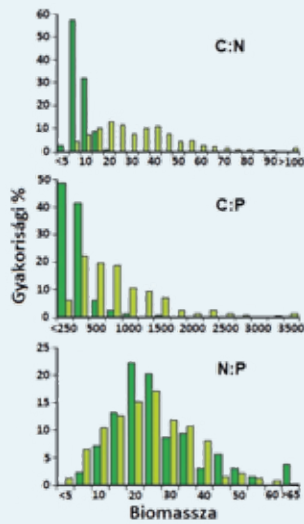
24.TA12 C-, N- ÉS P-ARÁNYOK A SZÁRAZFÖLDI ÉS VÍZI RENDSZEREKBE

A szárazföldi táplálkozási hálózatok szélsőségesen táplálékszegény autotrof bázison épülnek. A C:N és C:P arányok a szárazföldi növények leveleiben legalább háromszor nagyobbak, mint a vízi planktonban, ami szénben gazdag, de egyéb tápanyagokban (N és P) szegény szilárdító szövetek dominanciájára utal (24.TA12/1. ábra). A szárazföldi C:P aránya 1000:1, amely sokkal rosszabb, mint a víztestekben található (106:1), mégis a vízi rendszerek sokszor P-limitáltak. Ennek ellenére az autotrof csoportok N:P aránya a szárazföldi és a vízi rendszerekben majdnem azonos (Elser és mtsai 2000). Az **N:P arány egyezése** a szárazföldi és a vízi autotrofoknál arra irányítja a figyelmet, hogy az N és a P mindkét élőhelyen korlátozó tényező lehet. A heterotrofok (szárazföldön a herbivor

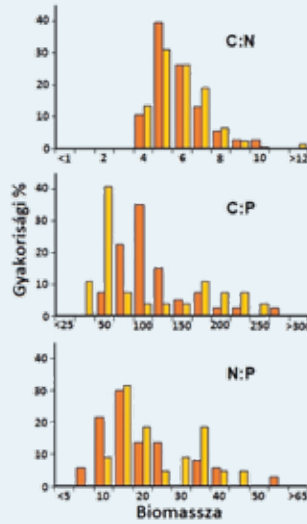


24/14. kép. *Emiliania huxleyi* (Noelaerhabdaceae) az óceánokban elterjedt kokkolitofora
© Jeremy Young

rovarok, vízben a zooplankton) N:P aránya szintén hasonló a két élőhelytípusban, a C:N:P arányai is alig térnek el (24.TA12/2. ábra). Mindkét élőhelytípusban az autotrofok N:P aránya kicsit nagyobb,



24.TA12/1. ábra. A C:N, C:P és N:P arányok gyakorisági hisztogramjai szárazföldi (világoszöld oszlopok) és édesvízi (sötétzöld oszlopok) **autotrof** szervezetek (növények és fitoplankton) esetében [Elsler és mtsai (2000) nyomán módosítva].

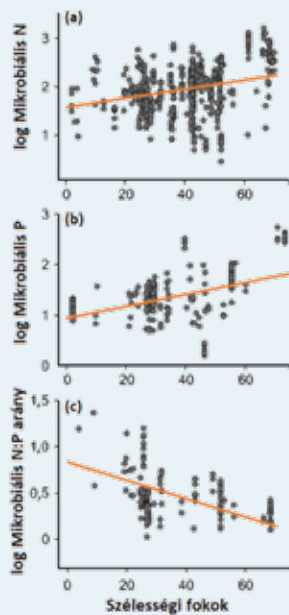


24.TA12/2. ábra. A C:N, C:P és N:P arányok gyakorisági hisztogramjai szárazföldi (sárga oszlopok) és édesvízi (narancssárga oszlopok) **heterotrof** szervezetek (herbivor rovarok és zooplankton) esetében [Elsler és mtsai (2000) nyomán módosítva].

ennek a tápanyagnak hatékonyabb megszerzésére Houlton és mtsai (2008). Ezeken a területeken jelentős számban található N-kötő fajok, amelyek kedvező N-ellátásuk következtében „engedhetik” meg maguknak extracelluláris foszfátot fokozott kibocsátását, amivel a produktív P-t megszerzik. Az északi biomokban viszont a nitrogénkötést szimbiontákkal éppen a hőmérséklet korlátozza. A tajga biommal összehasonlítva, az alacsonyabb szélességi fokok mentén gyorsabb mineralizációra, következésképp jobb tápanyagellátásra számíthatunk.

Korábban (1.TA3) már érintettük a nevezetes ún. **Redfield-arányt**, mely a fitoplanktonra jellemző sztöchiometriai arányt ír le a három legfontosabb alapelem esetében, C:N:P = 106:16:1. Ez az arány a tengervízben is hasonló, egyes esetekben figyelemre méltóan konstans érték a parti és nyílt óceáni területeken, más vizsgálatok szerint azonban változó vagy nem áll fenn (Daly és mtsai 1999, Karl 2002). Sokan azonban úgy értékelik mint ami nemcsak az óceánok CO₂ elnyelő képessége, a tengeri táplálék limitáció, hanem a biogeokémiai ciklusok sajátosságai szempontjából is fontos információ.

Egy újabb elképzelés alapján, mely szerint az **óceáni fitoplankton alakítja az N:P sztöchiometriát** az igényeinek megfelelően és az N-kötés képességének felhasználásával, a Redfield-arány ezért semmiképpen sem tekinthető univerzális biokémiai optimumnak, hanem inkább fajspecifikus jellegzetesség (Klausmeier és mtsai 2004), sőt variabilitása éppenséggel előnyös is lehet. Az N-kötő mikroszervezetek ui. magasabb N:P arányokkal rendelkeznek az előzőekben már említett okok miatt. Hasonló gondolatokat fejt ki Weber és Deutsch

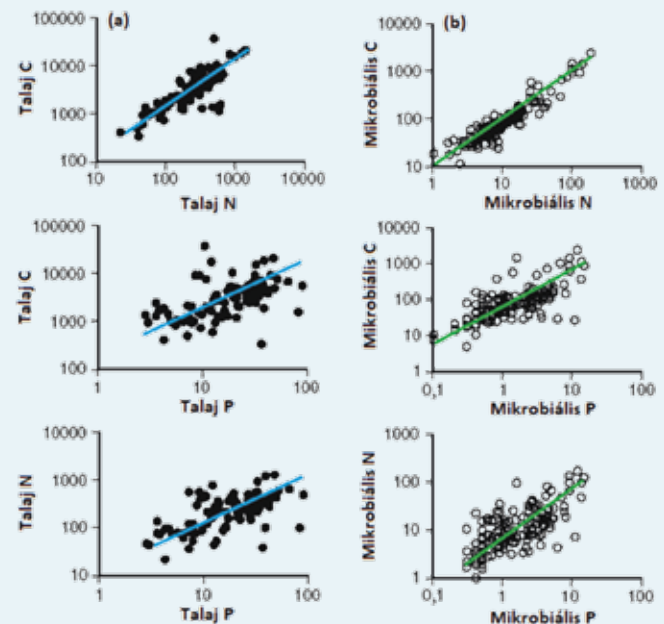


24.TA12/3. ábra. A globális mikrobiális biomassza (a) N, (b) P koncentrációja (log µg/g) és (c) N:P arányai erdei ökoszisztémákban a szélességi fokok függvényében. Míg az N- és a P-tartalom emelkedik, az N:P arány csökken északi irányba haladva [Li és mtsai (2014) nyomán módosítva].

mint a heterotrofoké.

Globális léptékben az erdei talajok mikrobiális biomasszájának N- és P-tartalma növekedik, a C:P és N:P arány csökken a magasabb szélességi fokok felé (24.TA12/3. ábra), vagyis a P-limitáltság súlyosabbá válik a trópusi területek felé. A földrajzi szélességgel történő változás magyarázata a trópusi erdőségek talajának relatív N- és P-limitáltsága, az arány csökkenését pedig az északi biomok magas nitrogén tartalma indokolja. Az alacsony mikrobiális P, de magas N:P arány a trópusi biomokban limitálja a biomassza növekedését. Ezzel ellentétesen, a mérsékelt és boreális területeken alacsony mikrobiális aktivitás mellett növekedik az N és P is.

A foszforbeteg trópusi területeken sajátos növényi stratégiát figyeltek meg



24.TA12/4. ábra. Irodalmi adatok alapján összeállított globális C, N és P közötti kapcsolatok (a) a talajban és (b) a talajban élő mikrobiális közösségben. Valamennyi érték moláris (mmol/kg) egységben. Figyeljünk a tengelyekeltérő léptékeire. Mindkét tengely logaritmus beosztású [Cleveland és Liptzin (2007) nyomán módosítva].

(2010) is: a tengeri fitoplankton N:P aránya legalább egy nagyságrenddel változik és két biológiailag eltérő szint között. Az egyik a filogenetikailag nem rokon fajok és nagyobb taxonómiai csoportok, a másik ugyanannak a fajnak fenotípusos változatai, melyek eltérő fizikai és kémiai környezetekhez alkalmazkodtak. Emiatt a 16:1=N:P arálynak nincs általános biológiai alapja, hanem csak egyes fajok és környezetek tekintetében létezik.

A Redfield-arány különleges jellege azonban arra inspirálta a kutatókat, hogy megvizsgálják, vajon **szárazföldi körülmények** között is felfedezhető-e ilyen arány? Az általános tapasztalat az, hogy a szárazföldi elemarányok sokkal nagyobb mértékben változnak a tengeriekkel összehasonlítva, ugyanakkor párhuzamosságot is mutatnak. A teljes talaj elemtartalma

jelentősen változott, de a C:N:P arányok meglepően konstans értékek voltak, az egyes páros elemarányok pedig szoros, szignifikáns korrelációt mutattak (24.TA12/4. ábra).

A talaj mikrobiális biomaszájának C:N:P aránya 60:7:1 volt, ami a tengeri Redfield-aránytól lényegesen különbözik, ennek ellenére figyelemre méltóan állandó értéknek bizonyult. A talaj stabil C:N aránya érthető, mert alapvetően a növényekét tükrözi, viszont a C:P és N:P arányok stabilitása meglepő, mert a P kőzetmállásból származik, melynek mértéke nagyban függ a környezeti sajátosságoktól. Ugyanakkor mások ettől rendkívül eltérő arányokat mértek, például Chapin és Eviner (2004) nagyjából 1000:10:4:1,3 C:N:S:P arányt tart reálisnak szárazföldi növényeknél és 1000:100:5:23 arányt a talaj mikrobiális biomaszája esetében.

Anyagok körforgása a közösségekben

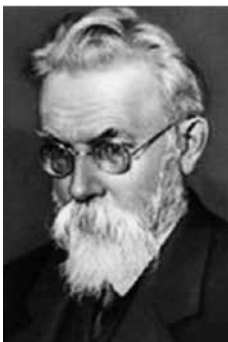
25.1 Bevezetés	688
25.2 Anyagáramlás szárazföldi közösségekben	688
25.2.1 Anyagok bejutása szárazföldi közösségekbe	689
25.2.2 Anyagok kijutása szárazföldi közösségekből	689
25.3 Anyagáramlás vízi közösségekben	690
25.3.1 Édesvizek	690
25.3.2 Tengerek és óceánok	691
25.4 Globális biogeokémiai ciklusok és emberi befolyásolásuk	693
25.4.1 A foszforciklus és perturbációja	693
25.4.2 A nitrogénciklus és perturbációja	694
25.4.3 A kén ciklus és perturbációja	697
25.4.4 A szén ciklus és perturbációja	699
25.4.5 A vas jelentősége	701
25.5 A globális biogeokémiai ciklusok kapcsolatai és kölcsönhatásai	702
25.6 Élőlények hatása a biogeokémiai folyamatokra	703
Támogató anyagok	
25.TA1 Anyagmennyiségek/-fluxusok mérésére és forrás–nyelő rendszerek kimutatására szolgáló módszerek	704
25.TA2 Az anyagok reciklizációja a Hubbard Brook vízgyűjtő területén	705
25.TA3 Kiegészítések a nitrogénciklushoz	706
25.TA4 Kiegészítések a foszforciklushoz	706
25.TA5 Kiegészítések a kén ciklushoz	706
25.TA6 Kísérletek az óceáni primer produkció növelésére vasszulfát kibocsátásával	707
25.TA7 Anyagok szállításának, tárolásának és kibocsátásának különleges formái	708
25.TA7.1 Szállítás por formájában	708
25.TA7.2 Széntárolás permafrosztban és tőzegben	709
25.TA7.3 Természetes tüzek	711
25.TA7.4 Geológiai eredetű és az ember által előállított gázok légkörbe jutása	712
25.TA7.5 Mezőgazdasági és erdészeti tevékenység hozzájárulása a tároláshoz és kibocsátáshoz	712
25.TA8 Szén-dioxid megkötése szárazföldi élőhelyeken	714
25.TA9 Az óceánok szerepe a szén ciklusban	714
25.TA10 A herbivorok szerepe a tápanyag ciklizációban	715

25.1 BEVEZETÉS

Minden élőlény **anyagot** vesz fel környezetéből, testanyagává alakítja és valamilyen formában ismét leadja. Nagyszámú adat áll rendelkezésre arról, hogy az élőlények miként szerzik meg és használják a különféle anyagokat. Az egyedek szintjén ezt az **ökoфизиология** tárgyalja. Az ökológia ugyanezeket a jelenségeket az populációk, közösségek és biomok szintjén szemléli. Ahogy a közösségeket mesterséges határokkal jelöljük ki, az anyag áramlásának folyamatait is különféle léptékek mellett – globális, kontinentális, egy vízgyűjtő terület vagy akár egy mezőgazdasági tábla méretben – vizsgálhatjuk, de ebben az esetben is mesterségesek a határvonalak. Olyan kérdésekre szeretnénk választ kapni, mint „Honnan és milyen mennyiségben kerül be valamilyen anyag egy közösségbe, milyen átalakuláson megy keresztül, milyen formában és mennyiségben hagyja el?”.

Az élő anyag legnagyobb része víz, a maradék kb. 95%-a **széntartalmú vegyület**. Széntartalmú vegyületekben tárolódik az energia is. Amennyiben ezek a vegyületek oxidálódnak (a metabolikus utakon keresztül, vagy a test elhalása után a dekomponálás során), energia és szén-dioxid szabadul fel. Az **energia és anyag** szoros kapcsolatban van. Emiatt a jelen és a 24. fejezet összefüggései nyilvánvalók. Az anyag elemek és vegyületek formájában a közösségekben tartósan jelen van és – ellentétben az energiával – ugyanazt az utat többször megteszi, vagyis körforgást végez (ciklizál), melynek során többszörösen átalakul, eközben különböző élőlényekbe, ökoszisztémákba lép be, vagy elhagyja azokat, esetleg hosszú időre kivonódik a körforgásból. Például a nitrogén N_2 , NH_3 , NH_4^+ , NO_2^- , NO_3^- állapotban található, vagy fehérjébe épül be, majd az utóbbi lebomlása során ismét valamelyik előbbi vegyületben található. Ha megelégedünk azzal az útvonallal, amelyet egy adott anyag élőlények részvétele nélkül, fizikai-kémiai formálóerők hatása alatt tesz meg, akkor **geokémiai** ciklusról beszélünk. A szerves anyagok többsége ezen a szinten mozgott a környezetben az élővilág kialakulása előtt és ezt teszi jelenleg is. Mintegy 3 milliárd évvel ezelőtt megjelentek az első élőlények. Azóta ők is részesei az anyagok mozgásának, körforgásának, sőt további anyagokat adnak a ciklusokhoz. Ettől kezdve a geokémiai ciklusokat **biogeokémiai** ciklusoknak nevezzük. Az

élőlények aktív részvételét az anyagok ciklusaiban, azaz az anyagok mozgását, tárolását, elérhetőségét, mennyiségét és felhasználhatóságát befolyásoló hatásukat vizsgáló tudományterületet biogeokémiának hívjuk. A biogeokémiai tudományterület alapítójának Vernadszkij (1926) orosz-szovjet geokémikust tekintjük, aki az elnevezést is elsőként használta és



25/1. kép. V. I. Vernadskij (1863-1945)
© In: Jörgensen és Fath (2008)

munkájában kifejtette, hogy az élőlények aktívan alakítják a földi környezetet.

Az anyagok készletei nagy **téregységekben** találhatók. A **léggör** (atmoszféra) elsősorban gázokat, a **szárazföld** (litoszféra) főként szilárd halmazállapotú, és a **víz** (hidroszféra) nagyrészt oldott anyagokat tartalmaz. Az anyagáramlások a téregységek között az élőlények részvételével zajlanak. Az anyagok **belépése** (input) és **kilépése** (output) egyik téregységből a másikba legtöbbször közösségek közötti mozgást is jelent. Az anyagok szerves állapotba kerülése azok elérhetőségének időleges megváltozásával is jár. A be- és kilépő anyagok mennyiségi viszonyait tekintve adott téregységekben **egyenlegek** vizsgálhatók: ha a belépő mennyiség nagyobb, mint a kilépő, akkor **felhalmozás** (pl. szukcesszió során) zajlik, amennyiben fordítva, akkor **vesztés** (pl. erdőirtással) áll elő. Az egyenlegek megállapítása a kémiai sztöchiometria szerint történik. Napjainkban ezt egy új tudomány terület, az **ökológiai sztöchiometria** értelmezi (1.TA3).

Az elemek természetes körforgása elméletileg követhető, azonban a valóságban több ponton és különböző mértékben emberi tevékenység befolyása alatt áll. Az ember által előidézett változásokat nevezzük **mesterséges hatásoknak** (perturbációknak) és az anyagciklusok ismertetése során kitérünk ezekre.

A különböző anyagok mennyiségét biom vagy globális léptékeken leggyakrabban gigatonna ($Gt = 10^9 t$), ritkábban teragramm ($Tg = 10^{12} g$) vagy petagramm ($Pg = 10^{15} g$) egységekben adják meg, mert hatalmas mennyiségekről van szó. A koncentrációk ellenben gyakran rendkívül alacsonyak, például milli- (10^{-3}), mikro- (10^{-6}) vagy nanomol (10^{-9}) nagyságúak. Ebben a fejezetben törekedünk arra, hogy az összehasonlíthatóság érdekében az anyagok mennyiségét egységesen **gigatonnában** fejezzük ki, de más egységek is előfordulnak majd. Az adott ökoszisztémában mért mennyiséget megkülönböztetjük az **áramló mennyiségektől** (fluxusoktól), melyek **egy adott felületen vagy keresztmetszeten, meghatározott idő alatt áthaladó anyagmennyiséget jelöli**. Az anyagok mennyiségének mérésére szolgáló gyakoribb módszerek leírását lásd a 25.TA1-ben.

Amint látni fogjuk, az anyagok túlnyomó többsége oxidok formájában fordul elő, ami az oxigén nem elhanyagolható mértékű atmoszférikus jelenlétének eredménye.

25.2 ANYAGÁRAMLÁS SZÁRAZFÖLDI KÖZÖSSÉGEKBE

Az emberi népesség mérete és a technikai civilizáció szintje következtében napjainkban hatalmas mennyiségű idegen és megnövekedett koncentrációjú természetes anyag jut a szárazföldi ökoszisztémákba. Ezek mennyisége és minősége területenként változik, a népesség nagysága és az ipari fejlettség függvényében. Ezeket a hatásokat kiemelten a legfontosabb elemek ciklusánál tárgyaljuk.

25.2.1 Anyagok bejutása szárazföldi közösségekbe

A kőzetek és talaj fizikai (hőmérséklet, szél, jég általi) és kémiai (szénsav, növényi szerves savak általi) **mállásával** képződő anyagok jelentik az élőlények számára elérhető elemi tápanyagokat. Ilyenek a kalcium, magnézium, kálium, vas és foszfor, melyek vizes közegben különböző mértékben válnak felvehetővé a növények számára, vagy mosódnak vízfolyásokba és szállítódnak nagyobb víztestekbe.

A **szén-dioxid**, mely az élő szervezetekben található szén forrása, légköri eredetű és a fotoszintézis folyamatában épül



25/2. kép. Pleurozium schreberi (Bryophyta, Hylcomiaceae) szőnyeg egy Picea mariana állományban, Kanadában © Richtid

be a növényekbe. A légköri eredetű **nitrogén** szolgáltatja a közösségekben elérhető nitrogén legnagyobb részét. Speciális, **nitrogénfixáló** (diazotrof) szervezetek kötik meg a légköri nitrogént: szárazföldön a Leguminosae növénycsaládba tartozó és az égerfajok (*Alnus* spp.) gyökérgümőiben élő szimbionta baktériumok, a tajga biom erdősegeiben pedig a pirosz-

szárú mohával (*Pleurozium schreberi*) szimbioziszban élő *Nostoc* cianobaktériumok képesek erre.

A Leguminosae család tagjai átlagosan 100-900 kg N/ha/év mennyiséget kötnek meg, de ismerünk olyan csillagfürt-fajokat (*Lupinus* spp.), melyek 2000 kg nitrogént juttatnak a talajba elpusztulásukig. A nitrogénkötést adaptív stratégiának tekintjük, mert tápanyag-, és különösen nitrogénszegény talajokban a pillangósvirágúak telepedhetnek meg elsőként és teremthetik meg a szukcesszió feltételeit. Trópusi foszforlimitált területeken azt is kimutatták, hogy a Leguminosae család fajai, nitrogénkötési képességük folytán, versenyképebbek a foszfor megszer-



25/3. kép. Csillagfürt (*Lupinus perennis*, Leguminosae) élőhelye Új-Fundlandon (Kanada) © Shhewitt

zésében (Houlton és mtsai 2008). Az égerfajok szimbiontái szerényebb, kb. 40-80 kg/ha/év nitrogént kötnek meg, azonban ez is igen jelentős, ha figyelembe vesszük, hogy a levegőből az esővel a talajba mindössze 1-2 kg N/ha/év mosódik be. A limitációs elvről ismert von Liebig véleménye az volt, hogy a növények ehhez a mennyiséghez adaptálódtak és a speciális nitrogénkötéssel megnövekedett vagy odajuttatott nitrogén a talajban „zavarást” jelent.

A légkörből más anyagok is jutnak a szárazföldre és vizekbe **csapadékkal** (eső, hó és köd) és **száraz ülepedéssel** (porrészecskékre adszorbeálva). Az előbbi során gázok

(kén és nitrogén-oxidok) oldódnak fel, Na, Mg, Cl és szulfát aeroszolok keletkeznek, valamint szilárd részecskék vannak jelen a csapadékban. A felsorolt anyagok elsősorban a talajból lesznek „elérhetők” a növények számára, bár a levélen keresztül is történik felvétel. A száraz ülepedés bizonyos fajtái (szulfát, Ca, K és nitrát) fontos tápanyag utánpótlást jelenthet egyes biomokban. Mások, például a savas ülepedés káros hatású. Ilyenkor a leülepedő anyag nagy része a lombozatra kerül.

A trópusi területeken mért anyagáramlási értékeket mutatja a 25/1. táblázat. A „belépő” anyag csapadékkal,

25/1. táblázat. Csapadékkal belépő és vízfolyással távozó anyagok trópusi erdei ökoszisztémákban kg/ha/év egységekben mérve. Az értékeket nem szükségszerűen ugyanott vagy azonos talajtípuson mérték, ezért csak tájékoztató jellegűek. Costa Ricában és Panamában a talaj mérsékelten termékeny, Venezuelában és Braziliában terméketlen („laterites”). NK = nem kimutatható [Vitousek és Sanford (1986) nyomán módosítva].

	Terület	N	P	K	Ca	Mg
Belépő	Costa Rica	5	0,2	2,5	1,4	1
	Panama	-	1	9,5	29,3	4,9
	Venezuela	21	25	24	28	3
Kilépő	Brazília	10	0,3	-	3,7	3
	Costa Rica	19,4	0	3,6	5,7	8,5
	Panama	-	0,7	9,3	163	44
Venezuela	-	30	4,6	3,9	0,7	
	Brazília	0,2	0,008	0,4	NK	NK

száraz ülepedéssel, vízáramlással jut egy területre, a „kilépő” természetes módon vízfolyással, mesterségesen emberi tevékenységgel hagyja el a területet. Látható, hogy a kilépő mennyiségek alkalmanként nagyobbak, két esetben pedig kiugróan magasabbak, mint a belépő mennyiségek. A magyarázata az, hogy a talajok minősége jelentősen eltér a területek között. A produktívabb talajokon fokozott anyagforgalom van, viszont a tápanyagszegény „laterites” talajok csak kis mennyiségű foszfort képesek ciklizálni, viszont N-ben gazdagabbak. Valamennyi esetben közös az is, hogy a nagyobb csapadék következtében a trópusi talajok anyagvesztései kimosódás által jelentősebbek.

25.2.2 Anyagok kijutása szárazföldi közösségekből

Említettük, hogy az anyagok **reciklizálódnak** a rendszerekben. Az élő szervezetektől származó anyagok, lebomlásuk után, elemi formába kerülnek. Egy adott elem atomja hosszú vándorutat tehet meg a szárazföldön egyik élőlényből a másikba jutva, vagy éppen kiléphet a szárazföldi ökoszisztémából és bekerülhet egy vízi trofikus rendszerbe (lásd részletesebben a

főbb elemek ciklusainak tárgyalásánál). Megtörténhet, hogy csak évmilliók múltán kerül vissza a szárazföldre.

A légkörbe jutás egyik lehetősége a szerves anyag anaerob bomlása és a metán, vagy kénhidrogén keletkezése. Nitrogén szabadul fel és jut az atmoszférába a nitrát redukciójával, melyet a *Pseudomonas*-fajok végeznek. Az állati és emberi exkrétumokból közvetlenül szabadul fel ammónia. A természetes **tűz** igen hatékony és gyors módja a szerves anyag légkörbe juttatásának. Elsősorban a nitrogén veszteség szembetűnő: fenyőerdei tűz esetében közel 700-900 kg N/ha juthat az atmoszférába rövid idő alatt. A tápanyagok kivonása történik a mezőgazdasági tevékenység (pl. aratás) során is.

A szárazföldről jelentős mennyiségű anyag távozik **vízi úton**. Főként az eső által kioldott és a talajvízbe került anyagok jutnak ilyen módon távolabbra. Ezek kvantifikálása igen nehéz. Az anyagok között lényeges különbség lehet szállíthatóság tekintetében. A pH = 4 felett már csapadékot képező vas és foszfor kivételével, sok fontos anyag oldott formában távozik. A növények leveléről csapadékkal lemosódott, vagy elhalt szerves anyagból származó oldott szerves anyag (DOM = Dissolved Organic Matter) jelentős mennyiségben kerül vizekbe. A kimosódás mértéke nemcsak az anyag fizikai sajátosságaitól, hanem az élő szervezetben, a közösségekben játszott szerepétől is függ. A nitrogén szoros ciklusokban mozog, ezért kisebb mértékben jut ki, mint más anyagok (25/1. táblázat). A szoros ciklus azt jelenti, hogy rendszerint azonnal egy másik szervezetbe kerül és nem hagyja el a ciklust.

Az **emberi tevékenység**, például tarvágás erdőségekben, gyorsítja anyagok kijutását (Vitousek 1985). Ennek mértéke az emberi beavatkozás nagyságától függ, a kisebb foltokban végzett fakitermelés nyilván kisebb anyagvesztéseket eredményez, mint egy nagy kiterjedésű tarvágás. Szembetűnő ilyenkor a nitrát kijutása a rendszerből. A nitrogén éves ciklusokban mozog (növény-mikroorganizmus-növény-talaj) és a tarvágás megszakítja a növény általi felvételét. A foszfor ugyan kevésbé mobilis; magasabb pH értékek mellett a kalciummal, alacsonyabb pH-nál az alumíniummal, vassal és mangánnal képez komplexeket, ami az elérhetőségét befolyásolja. Az európai mezőgazdasági területeken, a termelés intenzifikációja miatt, egyáltalán nem ritka a 30-80 kg N/ha/év kimosódása csapadékkal és más úton. (Lásd még a 25.4.2 pontot.)

25.3 ANYAGÁRAMLÁS VÍZI KÖZÖSSÉGEKBE

A kis és nagy vízfolyások, lefolyással rendelkező és endoreikus állóvizek, valamint a tengerek és óceánok anyagforgalma jelentősen eltér. Az anyagok egyik rendszerből a másikba jutásának klasszikus útja a patak–folyó–folyam–tenger és/vagy óceán sorrend.

25.3.1 Édesvizek

Anyagok be- és kijutása

A **mozgó víz** nagy mennyiségű oldott vagy szemcsés anyagot szállíthat időszakosan vagy folyamatosan. Amint a 24. fejezetben említettük, a kis vízfolyások rendszerint nem rendelkeznek önálló produkcióval, kivéve a lassúbb áramlási szakaszokon, de jelentős mennyiségű allochton szerves anyag lebontása történhet. A lebegő szemcsés szerves anyag (POM) ásványi anyagokkal együtt nagyobb vízfolyásokba, folyókba kerül. Ezekben már jelentős fitoplankton aktivitás lehetséges, kiegészülve intenzív heterotrof fogyasztással, sőt vízi környezetben zajló lebontási és reciklizációs folyamatokkal. Ezek, ismét az áramlási sebességtől függően, főként lassú folyású mellék, vagy levált, de időszakosan elöntött holtágakban történnek. A vízgyűjtő területekről lefutó víz mennyisége jelentősen befolyásolja a fitoplankton produkcióját. Lewis és mtsai (1999) 31 dél-amerikai trópusi vízgyűjtőt vizsgált és megállapította, hogy 400-2000 mm/év lefolyó vízmennyiség mellett, az ammónia kivételével, a különböző nitrogéntartalmú vegyületek olyan mennyiségben voltak jelen, hogy lehetővé tették az autotrof produkciót, ha megfelelő fényviszonyok is fennálltak. A lefolyó víz teljes nitrogéntartalma 5,1 kg/ha/év volt. Ennek 30%-a szemcsés, 70%-a oldott formában volt. Az oldott frakció fele szerves, másik fele szervesetlen formában tartalmazta a nitrogént, az utóbbi 20%-a ammóniumból és 80%-a nitrátból állt.

Dillon és Molot (1997) hét kanadai tavacska vízgyűjtő területe (20 patak) által szállított DOC, foszfor és vas mennyiségét vizsgálta 12 éven át. Megállapították, hogy a táj szerkezete (lápos, tocsogós, valamint tőzeges területek mérete) jelentősen befolyásolta a tavakba jutó anyagok mennyiségét. Például a patakok által szállított DOC mennyisége 1 és 9 gC/m²/év között mozgott, ami szorosan korrelált a tőzeges területek méretével. Hasonló okokból a foszfor mennyisége 1,8 és 25,5 mg/m²/év, a vasé 34 és 275 mg/m²/év között változott az évek során. Fentiekből az következik, hogy a tőzeg fontos DOC és egyéb anyagforrás, melynek változását a vízgyűjtő terület csapadékmennyisége befolyásolja.

Az **édesvízű tavakban** a fitoplankton kap fő szerepet. Gyors folyamatok zajlanak a szerves és szervesetlen anyagok elérhetőségét tekintve. A fitoplankton sejtek pusztulása után néhány órával a foszfát szabadabbá válik és ismét felvehető. Ugyanakkor jelentős szezonális változások is történnek, például tápanyag keveredés a hőmérsékleti és áramlási viszonyok befolyása alatt. Alapvető folyamatok az oldott foszfor felvétele, a zooplankton általi legelés és a reciklizáció (anyagok visszajuttatása a víztestbe és dekomponálás).

Nem hagyható figyelmen kívül, hogy nagytestű herbivorok ürülékkel jelentős anyagmennyiséget juttatnak vízfolyásokba. A Mara folyó kenyai szakaszán élő kb. 4 ezer víziló egyedenként átlagosan napi 8,7 kg, évente pedig összesen

6-13 ezer tonna ürülékét enged a vízbe, mely kb. 100 t nitrogént és 200 t foszfort tartalmaz (Masese és mtsai 2015).

Sós tavak, különösen azok, melyek nem rendelkeznek lényeges vízhozamú belépő és kilépő vízfolyásokkal, alapvetően a párolgással veszítenek vizet. Jelentős sótartalom (Na-, K-, Ca- és Mg-karbonátok és -bikarbonátok) mellett a Föld legproduktívabb ökoszisztémáinak számítanak. Az afrikai törésvonalon található „szódatónak” is nevezett

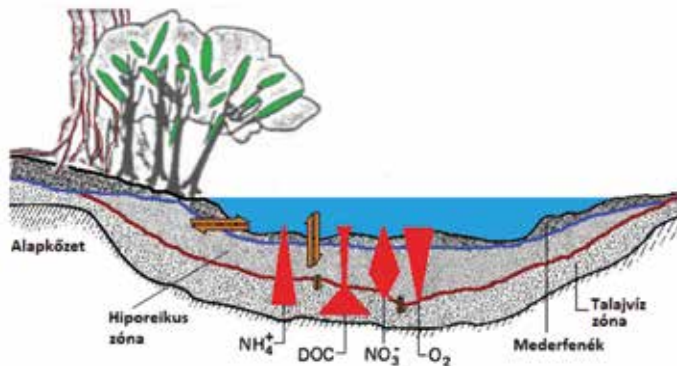


25/4. kép. A lúgos kémhatású Kailatóban (Csad) élő *Arthrospira fusiformis* (Microcoleaceae, Cyanophyceae)
© C. Sili, doi: 10.1007/978-94-007-3855-3_25

kenyai Nakuru-tó (20 g/liter sótartalom) rendkívül magas foszfortartalommal is rendelkezik (folyamatosan eutrofizált állapotban van), melyen hatalmas, nem toxikus spirulina cianobaktérium- (*Arthrospira* spp.) populációk növekednek és emiatt jelentős számú flamingót (*Phoenicoparrus minor*) tart el (Melack 2008). A tápanyagciklus szoros, mert a planktonnal táplálkozó

madarak ürülékéből származó foszfort a plankton szervezetek ismét felveszik.

Az édesvízi környezet speciális térrésze a nehezen kutatható **talajvíz** és a **hiporeikus zóna** vizei, melyek fontos határfületeket képeznek anyagok cseréje, a metán, kén, vas, mangán és a nitrifikáció oxidációs, valamint az előbbieknél redukciós folyamataiban. A hiporeikus réteg a talajvíz és folyóvíz érintkezésének határfülete (25/1. ábra).



25/1. ábra. Egy vízfolyás medrének metszete az alatta található rétegek feltüntetésével. A meder többféle módon cserél anyagot a vízzel és a hiporeikus réteggel. Az egyes talajzónákat eltérő sűrűségű árnyékolás jelzi. A fekete, barna, valamint kék vonalak határfületeket jelölnek, amelyek mentén anyagok kicserélődése zajlik. Ezt hangsúlyozzák a narancssárga színű, kétirányú nyilak is. Az anyagok relatív mennyiségeit az egyes zónákban piros idomok jelképezik [Triska és mtsai (1989), valamint Duff és Triska (2000) nyomán módosítva].

25.3.2 Tengerek és óceánok

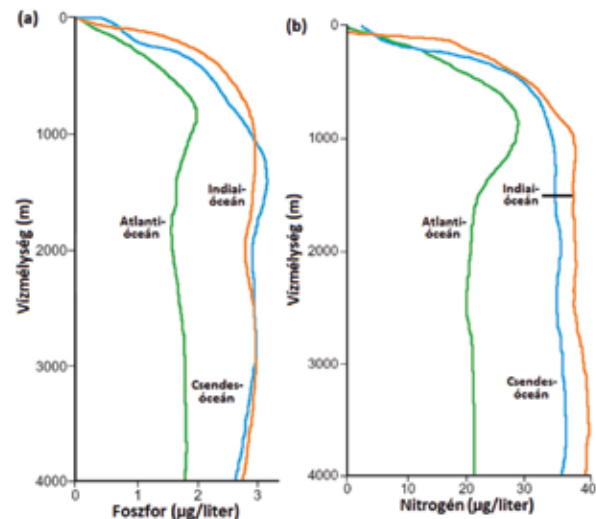
A legnagyobb lefolyástalan „tavaknak” a tengerek és óceánok tekinthetők. Távolról sem homogén víztestek, melyeket

pusztán kényelmi okokból szoktak felszíni meleg és mélységi hideg részekre osztani. Rendkívül bonyolult áramlási rendszerekkel, tápanyag szállítási sajátosságokkal, izolált víztestekkel, fiatalabb és klímákkal régiókkal, óceáni sivatagokkal és termékeny területekkel rendelkeznek, melyek sajátosságait csak napjainkban kezdjük megérteni. Az óceánok alaposabb megismerésére irányuló fokozott tudományos erőfeszítés – nagyrészt – a globális felmelegedés okainak, mindenekelőtt a szén-dioxidot termelő és azt elnyelő rendszereinek azonosítási igényével függ össze. Az alapkérdés indokoltságától függetlenül, ezek a kutatások rendkívül nagy haszonnal járnak, pusztán a tudományos megismerés szempontjából is.

A 24. fejezetben foglalkoztunk a szubtropikus óceáni köráramlatok sajátosságaival. Megállapítottuk, hogy ezek oligotrof rendszerek, melyek mégis – a korábbi felfogással ellentétben – jelentős produkcióval rendelkeznek. Honnan van ez, ha a produkcióhoz szükséges kisebb-nagyobb tápanyagok mennyisége szinte alig mérhető? A válasz a rendkívül gyors tápanyagciklizálás (kicserélődés), amely a kisméretű (piko)plankton magas populációnövekedési rátáján és primer produkcióján alapul. Ez a produkció a sejtek pusztulása után akár 90%-ban helyben mineralizálódik baktériumok által a DOM útvonalon, majd visszajut a ciklusba (Karl 2002).

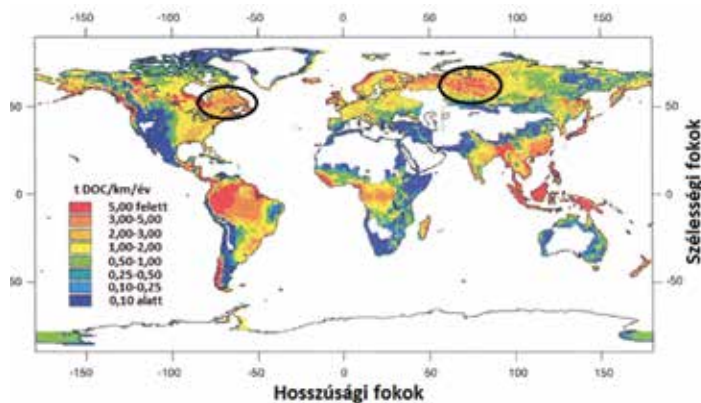
Anyagok be- és kijutása

A tengerekbe és óceánokba anyagok a víz alatti geofizikai folyamatokkal (vulkáni tevékenység), a csapadékkal és a folyók vizével jutnak be, de jelentős mértékben keletkeznek

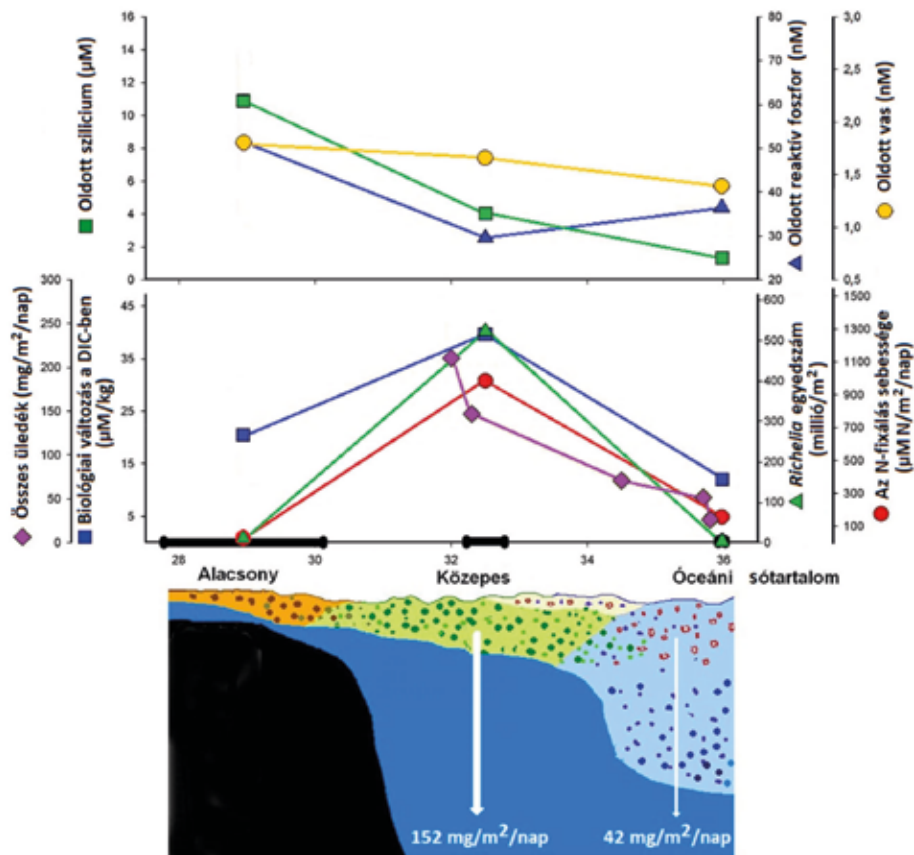


25/2. ábra. (a) Foszfór és (b) nitrogén mennyiségének változása az óceáni mélység szerint. A mélységi koncentrációk nagyrészt a remineralizáció termékei, melyekhez képest a felszín közelében valamennyi nullára csökken a fitoplankton növekedése következtében [Schlesinger és Bernhardt (2013) nyomán módosítva].

remineralizáció útján is (25/2. ábra). Valószínű, hogy a szerves és szervetlen anyag óceánokba juttatásában a vízzel való



25/3. ábra. A globális felmelegedés következtében az óceánokba jutó oldott szerves szén (DOC) becsült mennyiségének eloszlása. Az egység tonna C/folyamkm/év. A szibériai és kanadai tőztelepek feltételezett jelentős hozzájárulását fekete ellipszisekkel kiemeltük [Ludwig és mtsai (1996) nyomán módosítva].



25/4. ábra. Az Amazonas vízében tapasztalható változások a partszakasztól távolodva és növekvő óceáni sókoncentráció mellett. Az ábra felső részén az oldott szilícium (zöld négyzet), a reaktív (azaz felvehető) foszfor (kék háromszög) és oldott vas (sárga telt körök) felszíni koncentrációjának változását látjuk. Az ábra középső része a 200 m tengerszélvénél elhelyezett mintavételek adatait mutatja: az összes üledék mennyiségét (lila rombuszok), az oldott szerves szén (DIC = Dissolved Inorganic Carbon) biológiai átalakulási „vesztését” (sötétkék négyzetek), a cianobaktériumok (*Richelia* genus) denzitását (zöld háromszögek) és a nitrogénfixáció mértékét (piros telt körök). Az ábra alsó részén barna színnel a partközeli fitoplankton, zölddel a nitrogénfixáló kovamoszat-cianobaktérium együttest, világos kézzel az óceáni fitoplanktont jelöltük. A lefelé mutató fehér nyilak a mezohalin és óceáni részen lesüllyedő átlagos anyagmennyiséget mutatják. A szárazföldi padka óceánba nyúló része fekete, az eufotikus zóna alatti óceán sötétebb kék. µM = mikromol, nM = nanomol [Subramaniam és mtsai (2008) nyomán módosítva].

szállítás a legfontosabb (25/3. ábra). Az ábrán az óceánokba jutó oldott szerves szén (DOC) előre jelzett globális szárazföldi eloszlását látjuk. Kiemelendő, hogy a hőmérséklet globális emelkedése miatt egyre nagyobb szárazföldi területekről juthat a DOC az óceánokba (Ludwig és mtsai 1996).

A legnagyobb vízhozamú folyó, az Amazonas 500 km távolságra is bejuttatja hordalékát az Atlanti-óceán nyugati medencéjébe, mely nagyjából $1,3 \times 10^6$ km²-nyi (az óceán 35%-os sótartalmánál itt jóval alacsonyabb), majdnem édesvízi „lencsét” képez. A hordalék jelentős mértékben hozzájárul az óceáni produkcióhoz és a lesüllyedő szerves anyag képzéséhez. Az Amazonas segíti a nitrogénfixációt és ezáltal a torkolattól távol is jelentős CO₂-lekötés zajlik biogén úton (biomassza képződésével). Évente $1,7 \times 10^{12}$ mol C épül be szerves anyagként (szekvesztrálás). A folyó által szállított NO₃⁻ pedig $0,6 \times 10^{12}$ mol C/év új produkcióban jelenik meg (Subramaniam és mtsai 2008). A 25/4. ábra bemutatja a torkolat különböző sótartalmú

szakaszaiban zajló változásokat. A primer produkció a parthoz közel természetesen limitált a jelentős mennyiségű lebegő szerves anyag miatt (ami csökkenti az eufotikus zónát). Becslések szerint az óceán e részén mérhető foszfor mennyiségének kb. 30%-át a folyó szállítja.

A tengeri produkció létfontosságú elemein (C, N, P és Si) kívül rendkívül jelentősek a rendszerint kisebb, mint 0,01 µmol koncentrációban jelen lévő **nyomelemek** (Mn, Fe, Co, Ni, Cu, Zn és Cd). A nyomelemek kofaktorok és fehérjék strukturális elemei. Alacsony mennyiségük a fitoplankton általi ultrahatékony felhasználást tükrözi, amely általában erős komplexképződéssel és redox folyamatokon keresztül valósul meg (Morel és Price 2003). A porviharok vason kívül mangánt és kobaltot is szállítanak a tengerekbe (lásd a vas szerepét kiemelve a 25.4.5 pontban). Általában a lesüllyedő szerves anyagba „csomagolva” található, melyet a heterotrof baktériumok bontanak le és juttatnak vissza a felszíni vizekbe. A fitoplanktonban mérhető mennyiségük milliószorosa a víztestben előforduló koncentrációnak.

A tengervízből kijutó anyagok közül mindenekelelt a kenet (S) szükséges emlitenünk. A légkörben legnagyobb mennyiségben – millió t/év nagyságrendben – jelen lévő kén forrása az óceán, melyből **dimetil-szulfid aeroszol** formájában jut ki (lásd részletesebben a S-ciklus tárgyalásánál).

Az emberiség jelenlegi lélekszámának több mint fele tengerparti zónában él. Ez az arány valószínűleg 75%-ra emelkedik a XXI. század első negyedében. Óriási mennyiségű szerves anyag jut a tengerparti zónákba, elsősorban tisztítatlan szennyvíz formájában, ami a jelenlegi ismeretek alapján még nem jelent végzetes terhelési fokot. Másfelől, a kommunális személteláronak használt tengeri öblök, vagy az óceánok felszíne egyes területeken jelentős mennyiségű lebegő műanyag szeméttel borítottak. Számítások szerint a tengerparttal rendelkező 192 ország 2010-ben 275 millió tonna potenciális műanyag hulladékot állított elő, amiből 5-13 millió tonna az óceánokba jutott (Jambeck és mtsai 2015).

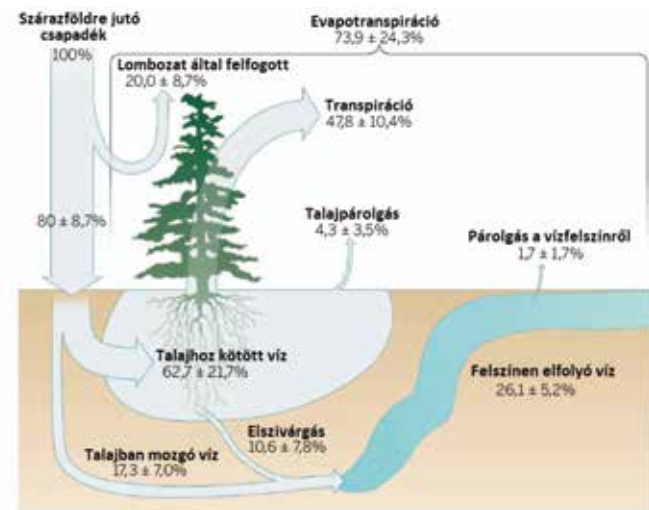
Az anyagok egy területre való be- és kijutásának részletes mennyiségi vizsgálatát lásd a 25.TA2-öt.

25.4 GLOBÁLIS BIOGEOKÉMIAI CIKLUSOK ÉS EMBERI BEFOLYÁSOLÁSUK

Szeretnénk nyomatékosítani, hogy a geokémiai és biogeochemiai ciklusok az ember megjelenése előtt is végbementek, hiszen ezek teremtették meg egy globális ökoszisztéma működésének lehetőségét. A ciklusokban fontos szerepet betöltő két tényező évmilliókon át a **vegetáció és az állatvilág** voltak, amelyek jóval kisebb léptékben, általában lokálisan befolyásolták a ciklusokat (25.6). Lényeges hatást a ciklusokra az ember sem gyakorolt a **mezőgazdasági tevékenység** kezdetéig. Az emberi populáció mérete 1800 körül érte el az egy milliárdos egyedszámot. A számbeliségből és az ipari forradalmat követő környezeti hatásokból azonban csak a XX. század közepére vált nyilvánvalóvá, hogy az emberiség hatása a bolygó minden részében észrevehető és egyre súlyosabb. A természetes populációk túlzott kizsákmányolása, az ipari termelés melléktermékeinek a légkörbe és vizekbe jutása, az intenzív bányászati tevékenység, a mobilizáció mértékének növekedése, a mezőgazdasági termelés fokozása (a növekvő népesség táplálkozási igényeit kielégítendő) és mindezek indirekt következményei (savas ülepedés, a szennyeződés különböző formái stb.) szükségessé tették a globális méretű változások nyomon követését. Egy új kutatási aktivitás (Nemzetközi Geoszféra-Bioszféra Program: A globális változás vizsgálata) kezdődött 1986-ban, amely az egész bolygóra kiterjedően próbált képet rajzolni a Föld-rendszeréről, az életet fenntartó egyedülálló környezet sajátosságairól és azokról a változásokról, amelyek természetes módon, valamint az emberi beavatkozás következtében történnek. A program többek között a fontos elemek biogeochemiai ciklusának feltárását és az ember általi beavatkozás mértékének megállapítását is célul tűzte ki.

Az alábbiakban a négy legfontosabb elem (P, N, S és C) biogeochemiai ciklusát és a ciklusok perturbációját vesszük sorra. Mennyiségi viszonyaik változását is nyomon követjük biomokban és ökoszisztémákban. Jelentősége miatt tárgyaljuk még a vas szerepét is a tengeri produkció és a szén-dioxidelnyelés befolyásolásában.

Az elemek mozgásának tárgyalása előtt azonban röviden emlitenünk kell minden földi élet alapjának, a víznek a ciklusát. A **hidrológiai ciklus** az atmoszféra és a szárazföld vagy óceán közötti vízkicszerelődés mennyiségi viszonyait írja le. Ehhez szükséges ismerni a **növényi transpirációt** és az **elapólgó vizek** mennyiségét (evaporációt). A víz körforgásának részleteit a 25/5. ábrán mutatjuk be. A szárazföldre jutó csapadék kb.



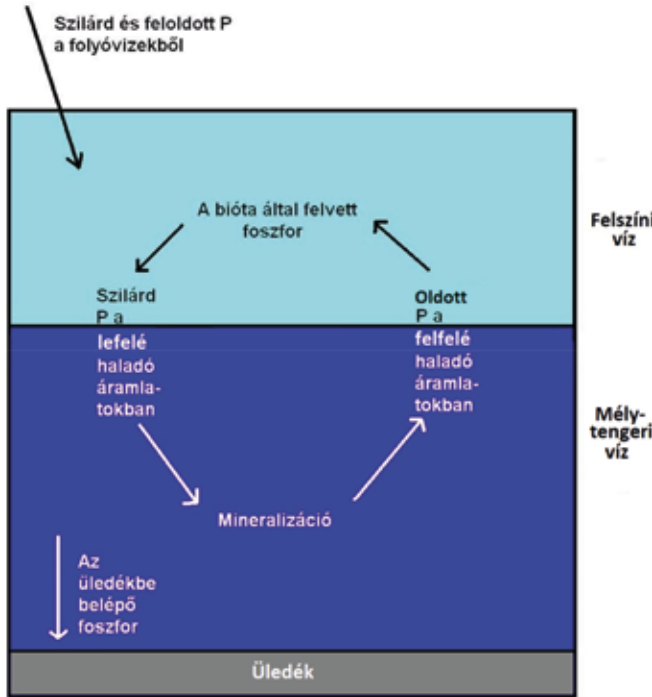
25/5. ábra. A globális hidrológiai ciklus. Az átlagok után ± SD értékek láthatók [Brooks (2015) nyomán módosítva].

80%-a jut a talajba, 20%-át pedig a lombozat fogja fel. Kisebb része mozgó víz lesz, nagyobb (63%) rész viszont megkötődik. A transpiráció (48%) során a növény a talajból felvett vizet az atmoszférába juttatja. A lehullott csapadék 26%-a elfolyó vízként a patakokon/folyókon keresztül visszatér az óceánokba. A transpirációt és az egyéb párolgásokat (talaj, felszíni vizek, lombzati víz), melyeket külön-külön mérni nagyon nehéz, összevonva egyetlen vízfluxusként mérik (példánkban 74%), ezt hívják **evapotranspirációnak** (Brooks 2015).

25.4.1 A foszforciklus és perturbációja

A foszforciklus kiindulása a szárazföld (litoszféra). Ennek ellenére a P a légkörben is jelen van. A foszfor nagy része tárolókba (szárazföldön kőzetekbe, tengerekben üledékbe) kerül hosszú időre és kivonódik az élőlények általi felhasználásból. Az elemi foszfor kalciumfoszfát ásványok, elsősorban apatit [$\text{Ca}_5(\text{PO}_4)_3\text{OH}$] mállásából származik és évente 19-31 millió tonna lép be a szárazföldi ökoszisztémákba rövidebb-hosszabb időre (néhány évtől több százig). Kisebb része

a talajformálásban hasznosul, valamint az élőlényekbe jut. Nagyobb része (12-21 millió tonna) víztestekben marad hetekig-évekig, majd innen kerül a tengerekbe, óceánokba, ahol kb. 100-szor fordul meg a felszíni víz és mélyvíz között, melyek egyenkénti időtartama kb. 1000 év. Egyes óceáni területeken az összes le-fel vándorlás 10 millió évig is eltarthat. Ez alatt a foszfor az élőlények élő szöveteiben és vázalkotó elemeiben található meg. Végül a tengerfenékre, az üledékes rétegbe jut



24/6. ábra. A foszfor útja az óceán felszíni és mélységi részében [Begon és mtsai (1990) nyomán módosítva].

(25/6. ábra). Az üledékképződés 13 millió tonna foszfort von ki a tengervízből évente, ciklusonként pedig kb. 1% kerül az üledékbe. Az itt töltött durván 100 millió év után földkéreg mozgások következtében kiemelkedhet és szárazulatként újra a kőzetmállás során bocsát foszfort a környezetbe. (Lásd még 25.TA3-at.)

A foszforciklus **perturbációját** az ember termelőtevékenysége következtében a bioszférába jutott foszfor jelenti, ami a korábbi felhasználásokhoz képest 4-szeresre növekedett az ezredfordulóra (Falkowski és mtsai 2000). Arról nem tudunk, hogy ez a növekedés a primer produkciót (az N- és C-felhasználást) globálisan megnövelte volna, bár nem is korlátozta. Az **eutrofikációban** játszott szerepe azonban mindenképpen jelentős.

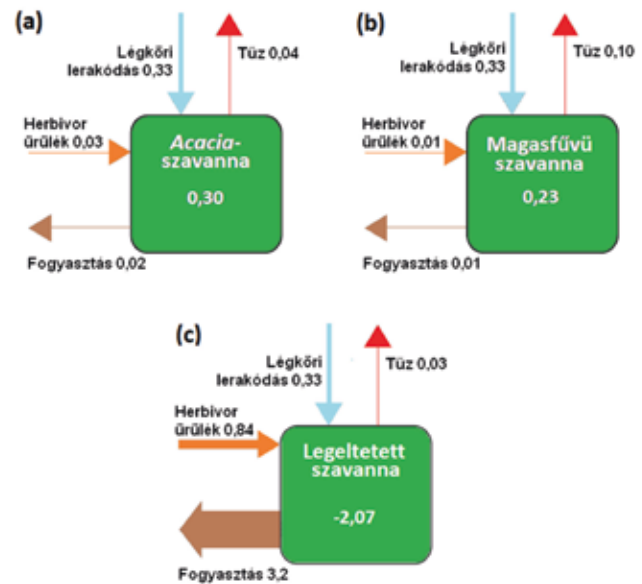
Az ember felelős az óceánba kerülő évenkénti foszformentenyiség 2/3-áért. Ennek összetevői:

- a halászat, amely során kb. 50 millió t/év kerül a szárazföldre, majd vissza a tengerbe. Ez a mennyiség az óceánokban tárolt 120 Gt-hoz képest elhanyagolható, ellenben mint halászati tevékenység semmi esetre sem csekély! Ez nem jelent plusz növekedést a P mennyiségében;

- a műtrágyák alkalmazása, mellyel évente 13 millió tonna foszfor kerül kiszórásra és a talajba, és amelynek egy része elszivárog a vizekbe és onnan az óceánokba;
- detergens, például az 1960-as évektől széles körben használt Na-polifoszfát, melyekből 2-3 millió tonnát gyártottak évente, és melyek jelentős része szennyvízzel víztestekbe jutott. A 2000-es évektől már csak P-mentes mosószereket gyártanak.

A foszforciklus természetesen kapcsolódik más elemek körforgásához (25/9. ábra), elsősorban a nitrogénéhez (lásd tárgyalását ott). Ez utóbbi nagymértékben függ a foszforciklustól, mert a foszfor limitáló a vízi élőhelyeken.

A különböző biotokban és a biotok különböző élőhelyein eltérhetnek a foszforfluxusok. A **szavanna biotomban** háromféle területen (*Acacia*-val dominált fás, magasfüves- és legeltetett szavannán) jelentősebb be- és kilépő foszformentenyiségeket csak a legeltetett területeken lehet mérni (Cech és mtsai 2010). Bár a herbivorok ürüléke valamennyi visszapót-



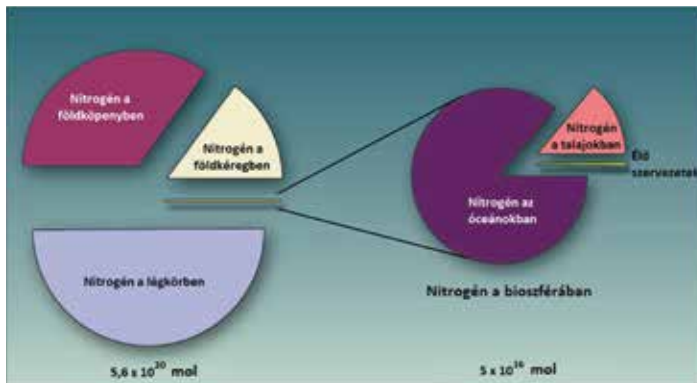
25/7. ábra. Becsült P-egyenleg (a) *Acacia*-fajokkal dominált, (b) magas füves és (c) legeltetett szavannákon, Afrikában. Valamennyi fluxus kg/ha/év egységben értendő. A számok átlagértékek (irodalmi és mért). A nyilak szélessége (és a mellettük látható szám) a fluxus mértékét jelöli. A zöld területekre írt számok a fluxusok egyenlegét mutatják [Cech és mtsai (2010) nyomán módosítva].

lást jelentett, a legelés negatív nettó egyenleget eredményezett (25/7. ábra). (További részletek a 25.TA4-ben.)

25.4.2 A nitrogénciklus és perturbációja

A nitrogén alapvetően atmoszférikus előfordulása, de természetesen másutt is megtalálható. Az eloszlása a föld kérgében, atmoszférájában és az óceánokban egyenletlen és változó

(25/8. ábra). A fluxusok lassúak, a ciklusok „szorosak”, mert a nitrogén legnagyobb része kötött állapotban található. A vízi



25/8. ábra. A nitrogén eloszlása a Földön. A nitrogén túlnyomó részét az atmoszféra, a mintegy 2900 km vastag szilárd köpeny és a felette található kéregréteg tartalmazza. A fennmaradó néhány század vagy ezred százaléknyi rész a bioszférában található, melyből az óceánok részesednek a legnagyobb mértékben. A talajok a bioszféra N-tartalmából 10% feletti részt képviselnek, míg az összes élő szervezetben található nitrogén a bioszféra N-tartalmának mindössze 1%-át teszi ki [Canfield és mtsai (2010) nyomán módosítva].

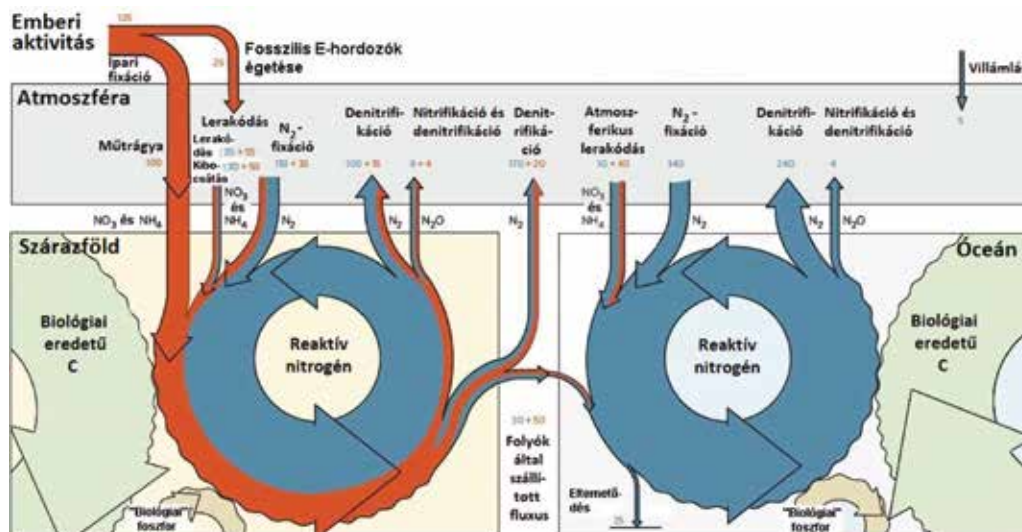
szedimentáció mértéke is jelentéktelen. A légkörből kijutásának egy másik módja a villámások következtében keletkező NO_2^- , melyet a csapadék salétromosav formájában juttat a talajfelszínre. Ez a mennyiség azonban mindössze 3-5%-a az összesnek. A szárazföldi és óceáni ciklus majdnem teljesen szétkapcsolódik (25/9. ábra) (Gruber és Galloway 2008). A szárazföldi nitrogénnek csak kis része jut el a tengerekbe, óceánokba, mert a teljes szállított mennyiség kb. 80%-a denitrifikálódik az édesvizekben és a partszakaszok anoxiás

üledékében élő baktériumok által. Például a Mississippibe évente kb. 7,5 tonna N jut be, ellenben a tengerparti zónában már csak kb. 600 kg mérhető. Hasonló értékek a Rajna esetében 14 t és 2,7 tonna N. Mulholland és mtsai (2008) 72 kisebb vízfolyásban, ahol a nitrátkoncentráció 0,0001 to 21,2 mgN/liter víz között volt, a nitrát nyomon követésére ^{15}N izotópot használtak, mely ritka a természetben és könnyű a detektálása a légkörben N_2 és NO_2 formában. A denitrifikálás hatékonysága hat nagyságrenddel növekedett a koncentráció emelkedésével és valóban az említett gáznemű anyagok formájában lehetett kimutatni.

A nitrogén a nitrifikáló baktériumok közreműködésével jut be a talajba. A megkötött mennyiség 110 millió t/év a **szárazföldön**. Az **óceánokban** szimbionta cianobaktérium-fajok kb. 90 millió tN/év mennyiséget kötnek meg és egyes becslések szerint a globális természetes N-kötés (amelyben a pillangósvirágú növények, az *Alnus*-fajok és más N-kötő szervezetek vesznek részt) 20-50%-át képviselik. Ugyanakkor az óceánokban 140 millió t/év mennyiség mérhető. A fennmaradó rész feláramlásból (upwelling) és más forrásból származik. Mindezek ellenére az **óceánokban nitrogén deficit** van. A tengeri N-fixáció fontos **kofaktora a vas**, melynek forrása a szárazföldről szállított por. Ez elsősorban az egyenlítői tengeri területekre jut, míg a tápanyagban gazdag területek a Déli-óceán tengerei, ahol az N-kötő fitoplankton is vashiánnal jellemezhető. Emiatt a nitrogén eloszlása is rendkívül egyenetlen. A tengeri nitrogénciklus ideje kb. 3000 év, a szárazföldi ennél gyorsabb, kb. 500 év lehet. Arra nézve, hogy a tengeri nitrifikációt és denitrifikációt mi kapcsolja össze úgy, hogy a nitrogén mennyisége több ezer éven át nagyjából azonos marad, csak hipotézisek vannak. A legvalószínűbb,

hogy a foszfor játszik ebben szabályozó szerepet, míg a vas, a fény és a hőmérséklet csak modulálja a ciklust. Azaz, a tengeri nitrogénciklus lényegében a foszforciklus „rabszolgája”, mert a foszfor a tengerekben limitáló faktornak tekinthető.

A szárazföldi és tengeri nitrogénciklus napjainkban jelentősen különbözik abban, hogy míg az előbbiben a fixáció és denitrifikáció nagyjából kiegyensúlyozott, az utóbbiban a fixáció jelentősen kisebb mértékű, a denitrifikáció viszont túlsúlyos. A **tengeri denitrifikáció** folyamatában újabb mechanizmust fedeztek fel. Az elsődlegesnek gondolt klasszikus heterotrofikus denitrifikáció során, melyben a

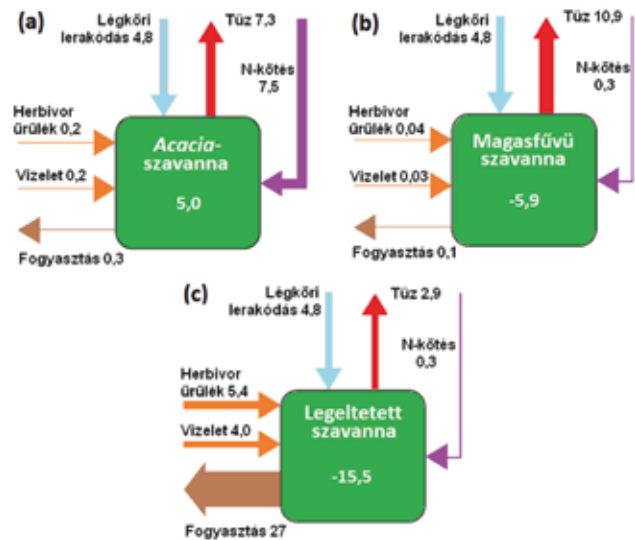


25/9. ábra. A globális nitrogénciklus a szárazföldön és az óceánban. A rajz azokat a főbb folyamatokat mutatja, melyek során a molekuláris nitrogén reaktív nitrogénné alakul, illetve az ellentétes folyamatokat. A nitrogénciklus szorosan kapcsolódik a szén- és foszforciklusokhoz mindkét ökoszisztémában. A kék színű fluxusok a természetes folyamatok eredményei, a vörös színűek az antropogén eredetet jelölik. Az adatok az 1990-es években mérték és millió tonna N/év egységekben értendők. A fluxusok becsült értékek [Gruber és Galloway (2008) nyomán módosítva].

lesüllyedő szerves anyag reaktív nitrogénje mikrobiális bontás eredményeként N_2 formában szabadul fel miközben az oxigén elfogy a vízoszlopból, a nitrát mint terminális elektronakceptor működik a mikrobiális lélegzés során. Ezt a denitrifikációs folyamatot a 25.TA4-ben mutatjuk be.

A **szárazföldön** a nitrogénfixáció legfontosabb mechanizmusa szimbióta mikroorganizmusok közreműködésével történik, elsősorban a Leguminosae család fajai által. A föld felszínét 17%-ban borító **tajga biom** erdősegeiben, a *Lupinus*-fajok kivételével, a pillangósvirágúak jelentős fajszaiban nincsenek jelen. Helyettük az *Alnus*-fajokkal mutualista kapcsolatban élő nitrogénkötő baktériumok csak csekély mennyiségű, 0,5 kg/ha/év nitrogént juttatnak a talajba (DeLuca és mtsai 2002, 2008). Ráadásul az égerfajok a korai szukcesszionális fázis tagjai. Ugyanakkor a DeLuca és mtsai által tanulmányozott élőhelyen 3 kg N/ha/év szerves nitrogén-felhalmozódás volt mérhető. Honnan származott a különbség? Kiderült, hogy a pirosszárú mohával (*Pleurozium schreberi*) szimbiózisban élő cianobaktériumok (pl. *Nostoc*-fajok) 1,5-2 kg/ha/év nagyságrendben kötnék meg nitrogént a középső vagy késő szukcesszionális állapotú erdőkben. A nitrogén-„termelés” azonban sajátos szabályzási mechanizmus alatt áll. A rendszeres, de lokálisan véletlenül keletkező tüzek elpusztítják a nitrogénfixálókat, bár egyben valamennyi nitrogént is felszabadítanak, melyet a regenerálódó vegetáció felvehet. A késői másodlagos szukcesszióban az erdei produkció csökken, a nitrogén elérhetősége korlátozott és nagy lécek (rések, fák nélküli élőhelyfoltok) keletkeznek az állományokban. A nitrogénelérhetőség csökkenésével együtt azonban növekedik a pirosszárú moha nitrogénkötési aktivitása. A fixációt a lombozaton átjutó nitrogén mennyiségének függvényében visszacsatolás tartja szoros határok között, ami negatív, nem lineáris korrelációban van a nitrogénfixációval. Vagyis, ha jelentős a lombozaton átjutó nitrogén, akkor csökken a nitrogénkötés és fordítva. Mivel az átjutó N mennyisége idős állományokban egyre csökken, a pirosszárú moha általi fixáció mértéke növekedik. Kísérleti úton bizonyították, hogy nitrogén (pl. NH_4NO_3) hozzáadása csökkenti a természetes nitrogénfixációt. Egy további bonyolító tényező a nitrogénciklus sebességében a növényekből a talajba kerülő csersavak fehérjekötő hatása, ami csökkenti a lebontást (14.4.2.3 és 14.TA7). A 25.4.1 pontban már említett, a **szavanna biomban** végzett vizsgálatban (Cech és mtsai 2010) a sűrű *Acacia*-állományok növelték az N-elérhetőséget és pozitív nettó N-inputot eredményeztek. A magasfűvű szavannán a legnagyobb veszteséget a tűz okozta, míg a nettó N-egyenleg negatívvá válik a legeltetett területeken (25/10. ábra).

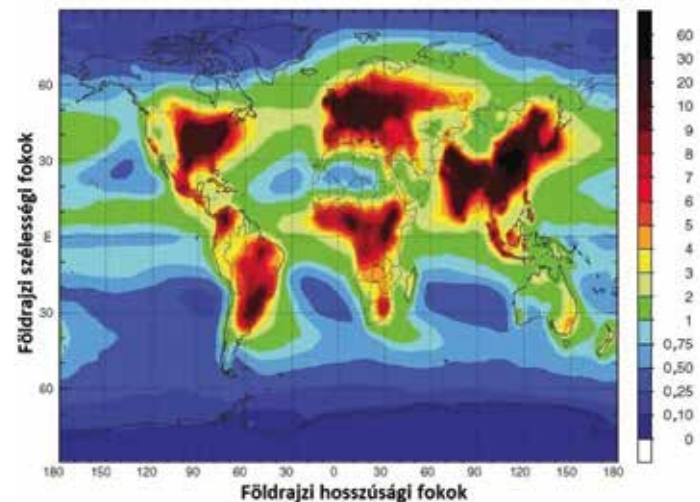
A nitrogénciklus **perturbációjának** tárgyalásánál abból kell kiindulnunk, hogy a nitrogénlerakódás az utóbbi 150 évben jelentősen növekedett globális léptékben. Az emberi aktivitás eredményeként számos élőhelyen a **reaktív** (azaz valamilyen vegyület részeként jelenlévő) nitrogén mennyisége 120%-kal növekedett 1970 óta. 1860 és 1995 között az egy főre eső nitrogén mennyisége kb. 15 kg-ról hozzávetőleg 10-szeresére



25/10. ábra. Becsült N-egyenleg (a) az *Acacia*-fajokkal dominált, (b) magas fűves és (c) legeltetett szavannákon, Afrikában. Valamennyi fluxus kg/ha/év egységben értendő. A számok átlagértékek (irodalmi és mért). A nyilak szélessége (és a mellettük lévő szám) a fluxus mértékét jelöli. A zöld területekre írt számok a fluxusok egyenlegét mutatják [Cech és mtsai (2010) nyomán módosítva].

emelkedett (Galloway és mtsai 2008). Az ember által termelt mennyiség jelentős része tárolt formában található (pl. robbanóanyagok, műtrágyák). Az üledék mértéke ma sok helyen >10 kg N/év (25/11. ábra). A korábbi N-limitációs állapothoz képest a megnövekedett lerakódás eltérő módon érinti a közösségeket és jelentős fajkompozíciós változásokat okoz. Ezek a változások az **eutrofizációhoz** hasonlóak és a fajgazdagságot általában csökkentik. (Az eutrofizációval a 24. fejezetben foglalkoztunk.)

Wedin és Tilman (1996) magasfűvű prérin végzett 12 éves kísérletében az egyetlen limitáló faktor a nitrogén volt.



25/11. ábra. A teljes kibocsátott N-mennyiségből (NO_y és NH_x , összesen 150 millió tonna N/év) becsült lerakódás. A jobb oldalon látható skála mértékegysége kg N/ha/év. E = egyenlítő [Galloway és mtsai (2008)].

Ugyanakkor, ha a nitrogén mennyiségét növelték a fajgazdagság több mint 50%-kal csökkent, viszont növekedett a földfeletti produkció. A legnagyobb csökkenés 1-5 g N/m²/év dózis mellett fordult elő. Az őshonos kis kékszárú prérifüvet (*Schizachyrium scoparium*, Poaceae) lecserélte a közönséges tarackbúza (*Agropyron repens*), amint növekedett a nitrogénszint. Jellegzetes volt, hogy a nitrogénszint növekedésére a C4-es fotoszintetikus utat használó növények helyett a C3-as fajok terjedtek el. Ha az előbbieket kiegészítették azzal, hogy kontrollált körülmények között emelték a CO₂ koncentrációját is 560 μmol/mol levegő értékre (a kísérlet idején a környezeti CO₂ koncentrációja 368 μmol/mol volt), akkor a **biomassza** növekedése a fajgazdagság mértékétől függött: a kevésbé fajgazdag rendszerben kisebb mértékű volt, mint a fajgazdagabban (Reich és mtsai 2001). Ez az eredmény fontos adalékot szolgáltat a diverzitás–produktivitás (stabilitás) problémához is (20. fejezet). Meg kell azonban jegyezni, hogy az N-hatás a **fajgazdagságra léptékfüggő**, melynek mechanizmusa kellően még nem ismert. A nitrogénnel végzett kispárcellás vizsgálatokban a fajgazdagság 25%-kal is csökkenhetett, ami alapján rendszerint túlbecsülik a változás mértékét nagyobb (regionális) léptéken. Az eredmény a terület produktivitásától is függ: az N adagolása az alacsony produktívus helyeken növelte, a magas produktívusúakon csökkentette a fajgazdagságot (Chalcraft és mtsai 2008).

A magasabb N-tartalom következtében egy sor direkt és indirekt hatás jelentkezik a talajban, valamint a növényi és állati interakciók szintjein (Jefferies és Maron 1997).

A talajban:

- talajsavanyodás az NH₄⁺ és NO₃⁻ átalakításával (NH₄)₂SO₄-tá és NaNO₃-tá,
- indirekt aciditás más ionokon keresztül,
- az NH₄⁺ komplexképzése talajban található organikus/anorganikus anyagokkal,
- NO₃⁻-kimosódása és toxikus hatások megjelenése,
- denitrifikáció,
- NH₃ párolgása a talajban stb.

A növényekben:

- produkciónövekedés,
- a talaj fokozott savanyodása miatt alacsonyabb nektárprodukción és ezzel változik a rovarok beporzási tevékenysége,
- NH₄⁺ és NO₃⁻ differenciális felvétele,
- ionok antagonizmusa,
- változások a mikorrhiza fertőzésben,
- változások a hideg- és a szárazságtűrőben,
- növekvő/csökkenő virágzás/magtermés fajoktól függően,
- indikátorfajok (pl. *Sphagnum*-fajok) pusztulása,
- változó versenyképesség és csökkenő fajgazdagság.

Az állatokban:

- megnövekedett herbivoria ott, ahol a nitrogénkoncentráció magas.

A megnövekedett nitrogénmennyiség a talajból csak lassan távozik, még ha nem is kap további utánpótlást. A probléma két fogalom bevezetését is szükségessé teszi: (a) **nitrogéntelítettség** (szaturáció), mely akkor áll elő, ha a nitrogén mennyisége a biológiai szükséglet felett áll rendelkezésre, és (b) **kritikus terhelés**, mely az a nitrogénmennyiség, amit károsodás nélkül tolerálni képes egy rendszer. Az utóbbit a legtöbb természetközeli európai terület számára 1-3 g N/m²/év mennyiségben jelölik meg.

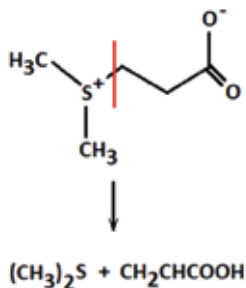
A tárgyalt általános vonások mellett egyes ökoszisztémákat speciálisan érinthet a nitrogén fokozódó lerakódása. Feltételezhető, hogy ez és az emelkedő szén-dioxid-szint együtt megnövekedett erdei biomasszát eredményez. Ez a folyamat valószínűleg az 1950-es évek óta zajlik. Az ellenben nem világos, hogy vajon a megnövekedett szénbeépülés primer oka a megnövekedett nitrogénszint lenne-e. Stabil izotópokkal végzett vizsgálatok kilenc mérsékelt övi erdei ökoszisztémában azt mutatták, hogy nem a nitrogén áll a produkció növekedésének hátterében (Nadelhoffer és mtsai 1999). A nitrogén legnagyobb része a talajba került, vagy magas koncentrációk esetén, mint szervesetlen nitrogén elhagyta a területet. Az erdei produkció növekedésében a nitrogén kevesebb, mint 20%-ban járult hozzá a szén-dioxid felvételéhez. A növekedés hátterében inkább tápanyageloszlással, felmelegedéssel és más tényezőkkel kapcsolatos okok lehettek. Egy további számítás a nitrogén és szén-dioxid kapcsolatára nézve azt mutatja, hogy ha az egész megnövekedett nitrogénmennyiség bejutna is az óceánokba (ami ennek a pontnak elején leírtak szerint nem lehetséges), az antropogén eredetű szén-dioxidnak mindössze 5%-a kerülne az új biomasszába (Falkowski és mtsai 2000). (További részletek a 25.TA3-ban.)

25.4.3 A kén ciklus és perturbációja

Sokkal kevesebb adat áll rendelkezésre a kénről. Jelentősége elsősorban azért nagy, mert a ciklus változásai főként az emberi tevékenységgel függenek össze és lényegesen kevesebb ismert a természetes folyamatokról. A kén hidro-, atmo- és litoszférikus eredetű.

Máig uralkodó téves nézet szerint a kén elsődleges forrása a vulkanikus és a vele összefüggő más geológiai, például geotermikus tevékenység. Azt a mennyiséget azonban, mely így a légkörbe kerül mindössze 33-230 t/évre becsülik. Továbbá, szintén nehezen meghatározható mennyiséget jelent a kénbaktériumok tevékenysége, melyek főként kénhidrogént szabadítanak fel vízzel időszakosan borított szárazföldi vagy tengerparti területeken. A kénhidrogén vassal hajlamos vasszulfidot képezni és így az kötött formában a rendszerben marad. A kenet jelentős százalékban tartalmazza a fosszilis tüzelőanyagok is, ahonnan az égetés során szabadul fel.

A vulkanikus és geotermikus tevékenységhez képest nagyságrendekkel több kén származik az **óceánokból**, ahol a **dimetil-szulfonio-propionát** (DMSP) jelenti az alapvető



25/5. kép. A dimetil-szulfonio-propionát szerkezeti képlete. A vörös vonal azt a helyet jelöli, ahol a DMSP-liáz elbontja a molekulát és a légköri kén elsődleges forrása, a DMS (dimetil-szulfid) keletkezik.

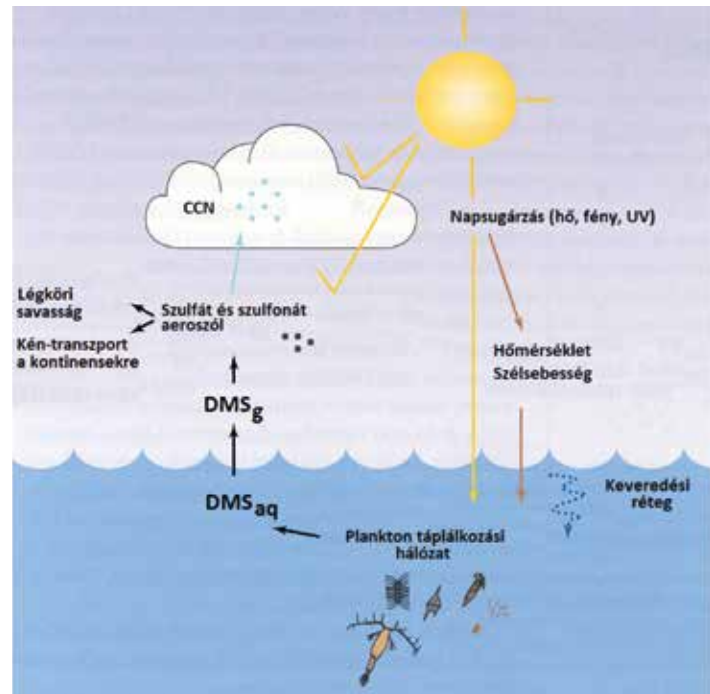
A tenger folyamatos hullámzása következtében finom aeroszol keletkezik, melyben a kén már dimetil-szulfidként fordul elő és azon kívül, hogy a tenger jellegzetes illatát adja, táplálkozási hálózatot is működtet, amelyben tengeri madarak, különböző méretű zooplankton és fitoplankton vesznek részt. A prekursor DMSP-t a fitoplanktonfajok (pl. az *Emiliana huxleyi* (24/14. kép), *Phaeocystis pouchetii*, *Micromonas pusilla*) termelik. Vírusokkal való fertőződése miatti sejtlízis (Fuhrman 1999, Strom 2008), valamint a zooplankton legelése következtében a fitoplanktonból kijutó DMSP-liáz DMS-re és akrilsavra bontja a DMSP-t (Alcolombri és mtsai 2015). Bár a DMS egy jelentős hányada oxidálódik a tengervízben, a légkörbe kijutó rész szerepe fontos, mert nemcsak a természetes kénforgalmat biztosítja, hanem az aeroszol képzés útján a felhőzet kialakulásában is szerepet játszik és így a Föld albedójának változtatásával befolyásolja a felszíni hőmérsékletet. Modellek szerint kétszeres DMS növekedés 1 °C hőmérsékletváltozást okozhat globálisan. A DMS mennyiségét pedig a vas óceáni jelenléte befolyásolja (25.4.5). Az 25/12. ábra mutatja azt a visszacsatolási rendszert, mely az óceáni fitoplanktont klimatikus jelenségekkel kapcsolja össze. A felhőképzés és albedo változása visszahat a DMS keletkezésére. Ezt a széles körben elfogadott modellt Quinn és Bates (2011) kétségbe vonja, mert az újabb vizsgálatok szerint bonyolultabb folyamatokról van szó, amelyekben szerves (fitoplanktontól származó) anyagok együttes hatása befolyásolja a felhőképződést.

A kén-ciklus legismertebb és legsúlyosabb mértékű **perturbációja a savas ülepedés** (köznapi kifejezéssel „savas eső”) keletkezése a **szárazföldön**. Az ipari termelésből származó kén-tartalmú anyagok mennyisége, melyek az atmoszférába kerülnek, nagyjából azonos nagyságrendűek a biogén eredetűekkel. A hagyományos tüzelőanyagok nagy mennyiségben tartalmaznak kén, a barnaszén 1-5%, az



25/6. kép. Savas eső hatása a Jezera-hegységben (Cseh Köztársaság) © Lovecz

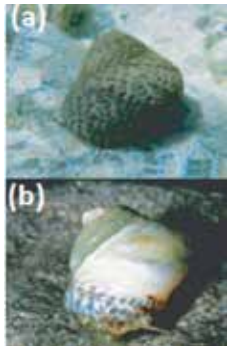
kénforrást (Simó 2001). Ez egyben egyik leggyakoribb vegyület az élővilágban. Megtalálható a tengeri makro- és mikroalgákban, gerinctelenekben, halakban, de még a szárazföldi növényekben is (van Alstyne 2008). Gyakorisága révén többféle funkciója is van, például a tengeri környezetben egyes makroalgafajok fogyasztását gátolja, a fitoplankton számára fagyás elleni védelmet és ozmotikus egyensúlyt biztosít. Évente 15-50 millió tonna kén jut a légkörbe az ebből a vegyületből keletkezett **dimetil-szulfid** (DMS) formájában!



25/12. ábra. A dimetil-szulfid (DMS) képződésével, a felhőzet méretével, valamint a Föld albedójának változásával összefüggő visszacsatolási rendszer. A fitoplankton növekvő mennyisége és így a megtermelt dimetil-szulfonio-propionátból képződő DMS növeli a felhőképződést kondenzációs magok (CCN) létrejöttével. A több felhő csökkenti a hőmérsékletet, mert növeli a Föld albedóját. Emiatt csökken a fitoplankton mennyisége és a felszabaduló DMS. Ez ismét növeli a beérkező napsugárzást, vagyis a ciklus elejére vezet a rendszert. A „g” index gáznevű, az „aq” index vizes közegre utal [Simó (2001) nyomán módosítva].

olaj 2-3%-ban, mely ezek elégetésekor a légkörbe kerül. A levegőből kimosódó SO_2^- kénessav, az SO_3^- kénsav képzésével olyan savas ülepedést eredményez, mely a talajból kioldja a Ca- és Mg-ionokat, az alumíniumot pedig oldatba viszi. Ez utóbbi közvetlenül toxikus. A savas lerakódás pH értéke rendszerint 5,0 körül van, de az USA-ban és Skandináviában mértek 2,1 és 2,8 pH értékeket is. Az Európában az 1960-as években megjelent nagyarányú erdőpusztulás (elsősorban a fenyő és tölgy állományokban) vizsgálata komplex folyamatot tárt fel, melynek háttérben az ipari területekről származó kén-oxidokból képződő savasság állt. A jelentős mértékű erdőpusztulást a kénkibocsátás visszaszorításával, valamint költséges beavatkozásokkal (mészköpor kiszórásával) lehetett csökkenteni, azonban a regenerációs folyamat jóval lassúbb a vártnál. A savas lerakódás miatt (pH = 4 körül) a nitrifikációs folyamat megáll, ami például a mészköpor adagolására ismét növekedik (Abrahamsen és mtsai 1977). A Hubbard Brook Projekt (25.TA2) keretében végzett vizsgálat szerint a savas ülepedés következtében olyan mélyreható változások történnek a talajban, melyek 30 év múlva sem állnak helyre (Likens és mtsai 1996). Ez elsősorban a Ca és Mg kimosódására vonatkozik, mely a Ca esetében a talajban lévő mennyiség 50%-nak elvesztését jelentette és amely nem valószínű, hogy a XXI. század közepénél előbb eléri korábbi szintjét. Érdekes

megjegyezni, hogy a savasságot nem egyedül a kén-termékekből származó anyagok okozzák. A szénsav és a nitrogén oxidokból származó savak is hozzájárulnak a savassághoz.



25/7. kép. *Oscillium turbinata* (jelenleg *Phorcus*) (Trochidae) (a) ép házzal, (b) részben leoldódott házzal pH=8,2-es tengervízben
© doi: 10.1038/nature07051

Az **óceán** pH-ja természetes körülmények között 8,1-8,2. A fokozott szén-dioxid elnyelés miatt 6,7-re csökkenhet, ami sok mészvázal rendelkező élőlény pusztulását jelenti. A mészváz savasság miatti oldódása azonban semlegesítést is jelent, ami újabb szén-dioxid- mennyiség elnyelését teszi lehetővé. Ugyanakkor a vas biológiai elérhető-

ségét a savasság csökkenti, ami viszont negatívan hat vissza a szén-dioxid-elnyelő képességre, mert az Fe hiánya gátolja a fitoplankton biomassza növekedését (Shi és mtsai 2010). A savasodás azonban egy komplex probléma, ami nem független a klimatikus változásoktól és a teljes tengeri ökoszisztémát érinti, többek között befolyásolja a DMS-termelést is, amely kihatással lehet a klimatikus folyamatokra. A mészváz élőlények pusztulása a savasságot toleráló fajok előretörését segíti, ugyanakkor a fajgazdagság általában csökken. Azokon a tenger alatti helyeken, mint például az Ischia szigete (Olaszország), ahol a hideg kürtők, egyéb gázok mellett, 90%-ban szén-dioxidot bocsátanak ki, már mértek pH = 7,09-es értéket. Sziklás partszakaszokon pH = 7,8-7,9 mellett pedig 30%-os fajgazdagság csökkenést regisztráltak (Hall-Spencer és mtsai 2008) (25.TA5).

25.4.4 A szén ciklus és perturbációja

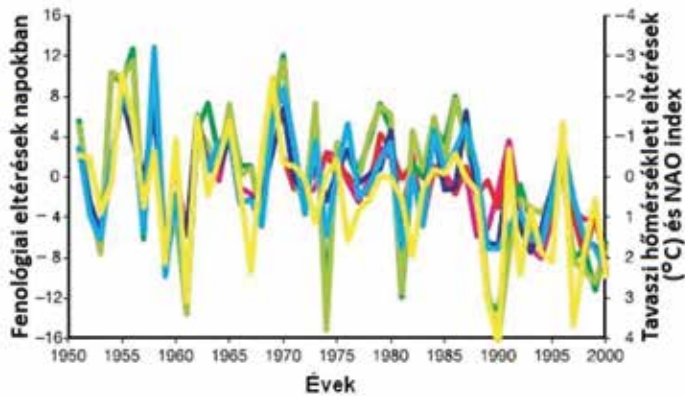
Az ökológiai, természet- és környezetvédelmi kutatások középpontjába napjainkban a szén ciklus és perturbálásának következményei kerültek. A fokozott tudományos és társadalmi érdeklődés oka az a mára szinte dogmává vált felfogás, mely szerint az emberiség hozzájárulása jelentős, ha nem is elsődleges, a szén ciklus megzavarásához, az **üvegház effektus** fokozásához, és ennél fogva a globális felmelegedéshez (27.TA11). Természetesen, mint minden uralkodó tudományos felfogásnak, ennek is vannak bírálói azon a ponton, mely az emberiség szerepét a változások előidézésében és mértékében vizsgálja. A nagyléptékű ökológiai változások igen széles körben jelentkezhetnek és a relatíve megnövekedett kutatási támogatás jelentős új ismeretek megszerzését teszi lehetővé. Különösen áll ez a szén ciklus részleteinek megismerésére tett erőfeszítésekre. A szén a földi élet alapja és ezért természetes módon a szerves szénvegyületek keletkezésére és lebomlására gondolunk. A szén azonban nagy mennyiségben fordul elő elemi és más formában is, például erdőtüzek esetén az elégtelen égés következtében mint faszén (24. fejezet), a

fosszilis tüzelőanyagok égetésekor pedig mint grafitjellegű korom jelenik meg, amelyek „sorsa” jelentősen eltér a szerves szénvegyületekétől. Egyes talajok szerves anyagában a szilárd szén 30-45%-ban is jelen lehet. A ciklusokba való visszajutás ezeknél a szénformáknál jóval hosszabb időt vesz igénybe (legalább 10 ezer évet, de tengeri üledékben 14 ezer éves szenet is találtak), mint a szerves vegyületekből származóknál. Globálisan 4-19 millió tonna/év keletkezik. Lebomlásuk rendszerint mikrobiális aktivitás és abiotikus oxidáció útján történik, amelynek időtartama a szilárd szén esetében a keletkezési hőmérséklettől is függ (Nguyen és Lehmann 2009).

A szén alapvetően atmoszférikus forrásból, szén-dioxidként érhető el az autotrof szervezetek számára. Egy **CO₂-molekula** tartózkodási ideje a légkörben mindössze két év, azaz a kicserélődés gyors. Ugyanez érvényes az elhalt szerves anyag lebontására is a talaj felső rétegében, ahol átlagosan 1,5 év a tartózkodási idő globálisan, a trópusi talajokban még ennél is rövidebb, a mérsékelt éghajlaton pedig 4 év (lombhullató erdőben). Az előbbiekkal ellentétben egy **szénatom** tartózkodási ideje a biomokban hosszabb: a biomasszában 13-16, a talajban 10-13 év, összesen 23-29 év (Malhi és Grace 2000, Carvalhais és mtsai 2014). A tartózkodási idő azért fontos, mert a szárazföldi C-ciklus és a klíma közötti visszacsatolást részben ez határozza meg.

A szakirodalom rövid és hosszú szén ciklust különböztet meg (Bernier 2004). A **rövid** ciklus a C útját írja le a fotoszintézistől a különböző nyelő rendszerekig. A légköri szénforrás és annak ciklusa szintén a rövid úthoz tartozik: a légkör kb. 0,75 Gt C-t (1,8 Gt CO₂) tartalmaz. A szilárd földkéreg egy milliószor többet (750 ezer Gt) hordoz kötött (karbonát) formában. A **hosszú** ciklus a C geokémiai útját kíséri nyomon a lemeztektonikai folyamatokban. A litoszféra szerepe rövidtávon csekély a légkör széntartalmát illetően, hosszú távon azonban az ún. „georespiráció” útján a kőzetekbe zárt szén oxidálódik és jelentős mennyiségű CO₂-t juttat vissza a légkörbe, a kémiai kőzetmállással pedig bikarbonát mosódik a vizekbe. A fosszilis energiahordozók égetésével az ember ugyanezt teszi, csak éppen jóval gyorsabban és ezzel növeli a rövid ciklus gyakoriságát és méretét. Az óceánokban a légköri szén mennyiségének 120-szorosa (90 Gt C) van feloldva CO₂ formájában. Alapvetően tehát **az óceán határozza meg a légköri CO₂ mennyiségét és nem fordítva!** A folytonos csere a tengerfelszínen kb. 90 Gt/év nagyságrendű szénmennyiséget jelent. Ugyanakkor az óceánokban a szén leggyakoribb formái a DOC, POC, DIC (az utóbbi oldott szerves szén) és a tengeri bióta szerves vegyületei. A felszíni tengervíz mindenütt telített kalcittal és aragonittal, melyek felhasználását biológiai folyamatok szabályozzák (váz és ház formálásában). Az ősi Föld szén-dioxidjának 72%-a és nitrogénjének 12%-a reciklizál (Green és mtsai 1993).

A lényeges események a szén ciklussal összefüggésben tehát az **óceánokban** zajlanak. Nem szabad figyelmen kívül hagyni, hogy hosszú távon az óceánok egyes részeiben ellentétesek a folyamatok. Például az Antarktisz körüli Déli-óceán



25/16. ábra. Különböző fenológiai fáziseltérések jól korrelálnak az átlagos tavaszi léghőmérséklettel és a NAO indexszel. Valamennyi fenológiai jelenség korábbi időpontokra tolódott a tavaszi hőmérséklet emelkedésével. Fenológiai változók: költöző madarak tavaszi érkezésének időpontja (rózsaszín) a Helgoland-szigeten, az Északi-tengeren; kormos légykapók (*Ficedula hypoleuca*, piros) fiókakelési időpontja É-Németországban; a bokrétafa (*Aesculus hippocastanum*, zöld) és közönséges nyír (*Betula pendula*, világoszöld) levélfakadása. Környezeti változók: léghőmérséklet március-május időszakban, sötétkék; március-április időszakban, világoskék; NAO index február-március időszakban, sárga. NAO = Észak-Atlanti Oszcilláció, mely tengerszinten tapasztalt nyomáskülönbségeken alapuló klimatikus jelenség [Walther és mtsai (2002) nyomán módosítva].

jelenségén keresztül, globális hőmérséklet emelkedést és klimatikus változásokat okoz. Ezt tudomásul véve, és egyelőre a források azonosítását mellőzve, egy sor ökológiai változást kell dokumentálni, ami ténylegesen mutatja a klímaváltozás jeleit. Jelentős részt foglalnak el ebben a tekintetben a populációk **fenológiai változásai**, melyek a szokásosnál korábbi tavaszodást és az azzal összefüggő jelenségeket mutatnak (25/16. ábra). De ide tartoznak közösségszerkezeti változások, inváziós jelenségek (elterjedési területek növekedése), tengeri korallpadok pusztulása, vagy az ENSO-anomália miatti óceáni feláramlásban jelentkező változás következményei is.

A kutatók egy része a légköri CO₂ növekedésének forrását nem az emberi tevékenység szén-dioxid-kibocsátásában látja, hanem okként a légköri hőmérséklet emelkedését jelöli meg. Kétségtelen, hogy a CO₂ koncentrációja és a hőmérséklet korrelál és az előbbi növekedése kb. 5 hónapos késéssel követi a hőmérsékletemelkedést. A CO₂ növekedésben szerepet játszik a fosszilis tüzelőanyagok égetése (pl. energiaszektor és ipari aktivitás 5,3 Gt/év), a cementgyártás (0,1 Gt/év), globális erdőirtások (1,5 Gt/év) is. A teljes humán kibocsátás 5,3-7,5 Gt C/évre becsülik. Megjegyzendő, hogy a földi bióta által kibocsátott CO₂-mennyiség ennek sokszorososa (100 Gt C/év). Becslések szerint légköri növekedés 39-57%-a köthető az emberi tevékenységhez (Poulter és mtsai 2014). Hová kerül a különbség, azaz milyen nagy CO₂-nyelő rendszerek működnek? Ebben már eltérnek a vélemények.

Legtöbb kutató azt feltételezi, hogy a legnagyobb nyelőrendszer az **óceán**, amely az „antropocén” korban (1800 óta) termelődött CO₂-nek kb. 50%-át vette fel. Az

antropogén CO₂ azonban rendkívül egyenetlenül oszlik el az óceánokban (Sabine és mtsai 2004). Az Atlanti-óceán, bár csak 15%-át jelenti a teljes óceáni felületnek, az antropogén CO₂ 23%-át tárolja, a déli féltéke óceánjai pedig 60%-át. A legmagasabb koncentrációk a felszín közelében mérhetők (30% 200 m felett), mert a keveredés és a mélytengeri rétegekbe jutás jelentős időt vesz igénybe. A CO₂ nagyobb mélységekbe süllyedése állandó sűrűségű vízrétegek mentén történik. Mások szerint a CO₂ legfontosabb „fogyasztója” a **szárazföldi vegetáció** (főleg a csapadékszegény területeken, pl. Ausztráliában), amihez képest a trópusi területek kevésbé jelentősek.

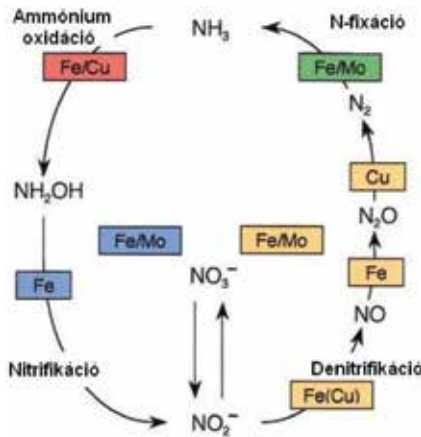
A tengeri területek antropogén CO₂ raktározásának részletes ismerete lehetővé teszi a szárazföldi szénegyensúly nagyságrendjének becslését is (Sabine és mtsai 2004): az antropocén korban (1800-1994 között) összesen 244 (±20) Gt C került az atmoszférába. Ennek kb. 2/3-a maradt ott, ami az 1800-ban „mért” 281 ppm értéket 1994-re 359 ppm-re emelte, ami abszolút tömegben 164 Gt. (Napjainkban a CO₂ koncentrációja már 410 ppm felett van.) Figyelembe véve az óceánban elnyelt részt [118 (±19) Gt] és más korrekciós mennyiségeket, a szárazföld 39 (±28) Gt-t ad a légköri mennyiséghez. Ebből következően az egyetlen valódi nyelő rendszernek az óceán bizonyult 200 éven át. (A közölt adatokban a ± érték standard hibát jelölik.) Az óceáni elnyelés nélkül a légköri koncentráció 55 ppm-mel lenne magasabb a 2010-ben mértnél (~380 ppm). Ebből azonban nem arra kell következtetni, hogy az emberiség korlátozás nélkül növelheti a CO₂ kibocsátását az óceánok jótékony hatására számítva. Igaz, hogy az antropogén CO₂ kb. 90%-a az óceánba kerül, azonban a lassú keveredési folyamatok miatt ennek hatékonysága csak a kapacitás 30%-a, ami jelentős problémákat okoz.

Az antropogén CO₂ légkörből való mesterséges kivonására számtalan elképzelés született (a CO₂ bazalttrétegek alá, vagy kitermelt gáz- és olajtárolók helyére juttatása, területhasználati változtatások, faültetés stb.). Természetes folyamatok, például biomasszába temetés (faültetés) fokozása ellentmondásos. Számítások szerint az erdőültetések az USA-ban az elmúlt 40 év alatt kibocsátott CO₂ kb. 25%-át vehették fel. Mára az is bizonyítottnak látszik, hogy a fák idős korukban is jelentős mennyiségű CO₂-t építenek be (24. fejezet), ezért a vegetáció növelése reményt keltő. Izlandon kísérletek folynak a CO₂ gáz vulkanikus közegbe injektálásával, ahol az – meglepő gyorsasággal – karbonátokat képez.

25.4.5 A vas jelentősége

Az óceánokba rendkívül változó, de jelentős mennyiségű (1,5-1000 millió t) vas jut évente, azonban szinte csak a por által szállított (25.TA7.1) rész mennyisége ismert. Az oldott vas egy jelentős része a Csendes-óceán központi részén a mélytengeri hidrotermális kúrtökből származik (Horner és mtsai 2015), amit áramlások szállítanak a felszín felé, de az üledékből

is kioldódhat számottevő mennyiség. A vas mennyisége szezonálisan és évek szerint változik. A vas hiánya jelentős, akár 30%-os csökkenést idézhet elő a **primer produkcióban** (Jickells és mtsai 2005) az ún. HNLC-régiókban (High Nutrient Low Chlorophyll). Ezek tápanyagban (N, P és Si) gazdag területek, de a vas csak alacsony koncentrációban fordul elő.



25/17. ábra. A vas (Fe) mint kofaktor, valamint a réz (Cu) és molibdén (Mo) kapcsolata az óceáni nitrogén átalakulási folyamataiban [Morel és Price (2003) nyomán módosítva].

kenteni lehetne a tengeri produkció fokozásával, ami a vas adagolásával lenne elérhető. Az óceánok különböző régióiban végeztek „vastrágyázási” kísérleteket (25.TA6).

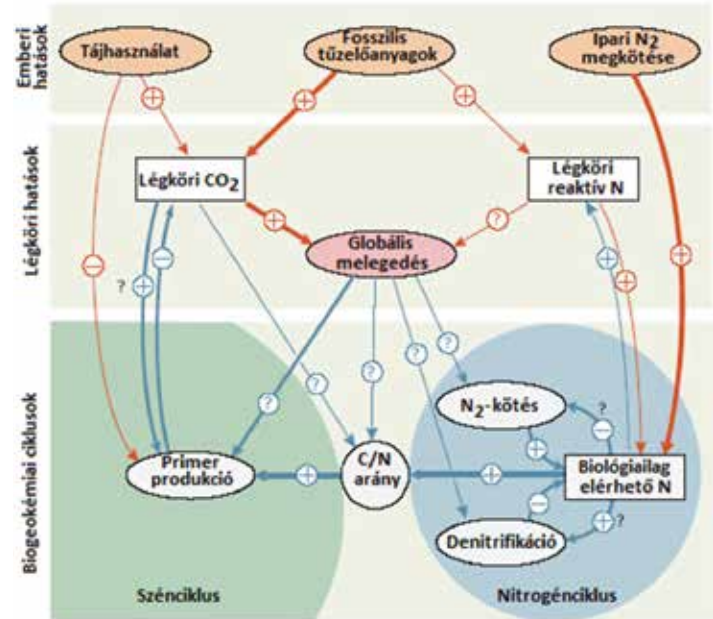
A primer produkció serkentése mellett a vas szerepet játszik abban is, hogy a *Pseudonitzschia* kovamoszat genus egyes fajai Fe jelenlétében neurotoxikus domoiksavat termelnek, ami jelentős zavarást okozhat a táplálkozási hálózatban (Trick és mtsai 2010), emiatt a vastrágyázási kísérletekre (25.TA6) moratóriumot rendeltek el.

25.5 A GLOBÁLIS BIOGEOKÉMIAI CIKLUSOK KAPCSOLATAI ÉS KÖLCSÖNHATÁSAI

Emberi beavatkozás nélkül, természetes folyamatokat tekintve, az élőlények alakítják a ciklusokat, vagy ugyanazon anyagciklus két térrése közötti kapcsolatokat. Például a szárazföldi és tengeri nitrogénciklus csak kis mértékben összekapcsolt (25/9. ábra), mert folyóvízi és a partszakaszon zajló denitrifikáció elhanyagolható mennyiségben enged nitrogént a tengerekbe. Így az N-ciklusnak nem lehet szorosabb kapcsolata a C-ciklussal. Amint azt az előző pontban is láttuk, a vas limitálja a primer produkciót egyes **tengeri** régiókban. Ez a limitáció viszont a nitrogén és szén felhasználásra egyaránt hatással van. Folyamatosan felvetődő

gondolat az is, hogy az óceáni nitrogén jelentős mértékben befolyásolta a légköri CO₂-tartalmának változását. Ezt az elmúlt 650 ezer év légköri CO₂ és N₂ koncentrációjának fluktuációja alapján gondolták. Ugyanakkor hosszabb ideje ismeretes, hogy a **szárazföldi** nitrogén- és szén ciklus szorosan összefügg a mikrobiális bontás N-függő intenzitása következtében. Ha nagyobb az N elérhetősége, akkor intenzívebb az elhalt szerves anyag bontása (14. fejezet). Ellenben más helyzet áll elő, ha a nitrogén szerves forrásból származik (pl. NH₄NO₃), mert ekkor a bakteriális aktivitás gátlódik (Averill és Waring 2018). Az N elérhetősége gyakran jár együtt a pH változásával vagy ozmotikus stresszel, ami szintén eltérően érinti a mikroflórát. Összességében tehát azt tapasztaljuk, hogy az N elérhetőségének hatása a talaj C készletére egy sor tényező kapcsolatától függ.

A ciklusok kölcsönhatásaiban ma egyre fontosabb szerepet játszanak az **antropogén** tényezők. Logikusnak látszik feltételezni, hogy valamelyik fontos tápanyag mennyiségének növekedése a környezetben, fokozott felhasználást eredményez egy másik tápanyagban. Különösen igaz ez olyan limitáló faktorok esetében, mint a foszfor vagy a nitrogén. Egy modell ennek a két fontos ciklusnak a kölcsönhatását vizsgálta olyan módon, hogy a nitrogén mennyiségét növelték és közben figyelték a foszfor megtartását. Az eredmények azt mutatták, hogy az N megnövelt mennyisége fokozta a növényi növekedést és a P



25/18. ábra. A nitrogénciklus és szén ciklus kapcsolata és összefüggésük a klimatikus hatású antropogén tényezőkkel. A pozitív jel azt jelenti, hogy a jelölt tényező hatása növekedik, a negatív jel pedig a csökkenésre utal. A kérdőjel ismeretlen mértékű hatást jelez, vagy ha pozitív vagy negatív jel mellett látható, az nagyfokú bizonytalanságra utal. A narancsszínű nyilak a direkt antropogén, a kékek természetes kölcsönhatásokat jelzik, melyek közül többet az ember is befolyásol. A nyilak vastagsága a hatások erősségével arányos. Az ábra csak a legfontosabb kölcsönhatásokat mutatja [Gruber és Galloway (2008) nyomán módosítva].

felhasználását, de egyidejűleg emelte az oldott foszforvesztésüket (Perring és mtsai 2008). Mindkét elem növelése a szén fokozott hasznosítását jelentheti és maguk is kölcsönhatásban vannak (24.5.2, 25.TA2). A kapcsolat sokrétűségét a 25/18. ábra mutatja be vázlatosan. Két hatás emelhető ki:

1. A természetes szén- és nitrogénciklusok **szétkapcsolása** az autotrof szervezetek C:N arányának megváltozása miatt, antropogén források (műtrágya) vagy beavatkozás (égetés, tarvágás) következtében.
2. Az antropogén eredetű (reaktív) **nitrogén** hatással van a nitrogén megkötésére, denitrifikációra és mobilizációra, majd a CO₂ megkötésére is. Azonban az így elérhető nitrogén nem biztos, hogy elegendő a biomassza növelésére.

A ciklusok közötti kapcsolatok azért érdemelnek nagy figyelmet, mert az élőlényközösségek működése révén értelmezhetők. A közösségek összetétele, fajgazdagsága és fennmaradási lehetőségei jelentősen megváltozhatnak a ciklusokat érő humán perturbációk hatására.

25.6 ÉLŐLÉNYEK HATÁSA A BIOGEOKÉMIAI FOLYAMATOKRA

A **növények** hozzájárulása a tápanyagok ciklizálásához jelentősen változott az evolúció során és ezzel a biogeochemiai folyamatokhoz való kapcsolatuk is. Kimutatták, hogy a zárvatermők levele gyorsabb anyagcserét mutat, mint a nyitvatermőké és a dekomponálásuk is 60%-kal intenzívebb, mint az utóbbiaké. Ez azt sugallja, hogy evolúciós erők előnybe részesítették azokat a növényi vonalakat, amelyek gyorsabb és hatékonyabb anyagcserét és tápanyagforgalmat bonyolítottak le (Berendse és Scheffer 2009). Más szavakkal, feltételezhető, hogy a tápanyagciklus befolyásolása a növényi fiziológiai folyamatok által **adaptív**nak tekinthető. De ugyanez mutatkozik meg a mikorrhizás kapcsolatokban is. Berendse és mtsai (2007) rámutatnak egy sor növényi tulajdonságra, amelyek gyengébb tápanyagellátás mellett is növelik a tápanyaghoz és vízhez való hozzájutást. További szempont, hogy a növények evolúciója során lényeges kémiai innovációk jelentek meg, amelyek nemcsak bonyolultabb biokémiát jelentettek (másodlagos növényi anyagok sokfélesége), hanem a herbivorok elleni sikeresebb védelmet is biztosították. A növényi funkcionális csoportok (lásd a 20. fejezetet) hatékonyabb forrásfelhasználást valósítanak meg, nagyobb biomasszát hoznak létre, ami a tápanyagciklusokat is befolyásolja.

A mérsékelt égöv egyes területein gyakori a savas és terméketlen talaj (pl. hangások, tőzegmohás lápok). Jellegzetesen alacsony N-tartalmukat szoros ciklusban szabályozzák egyes növényfajokból származó polifenolok (pl. katekin és a gallusz-sav), melyek talajbéli koncentrációja igen magas

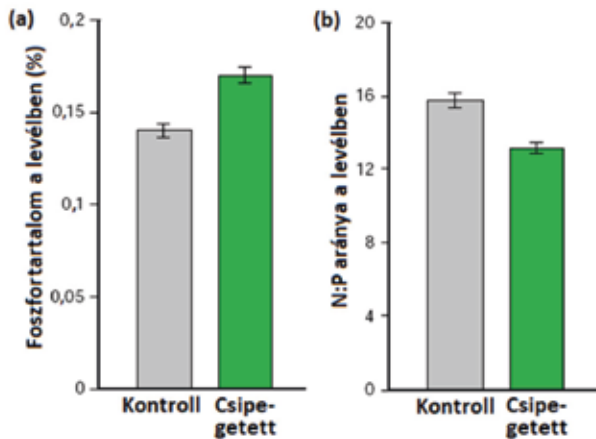
lehet és korrelációban van a savassággal. Például az észak-kaliforniai törpefenyvesek biomasszáját három fenyőfaj adja: *Cupressus pyraea*, *Pinus contorta* és *P. muricata*. Ezek leveleinek teljes fenoltartalma csersav ekvivalensekben kifejezve akár 90 mg/g zöld levélanyag. A talaj savasság pH = 3.

A polifenolok szerepe az, hogy a lombvarból származó szerves nitrogén (DON) kijutását nagyobb arányban elősegítik, mint a szervesnitrogén (NH₄⁺, NO₃⁻). Míg ez utóbbiak könnyen kimosódnak a talajból, a DON nem, és a kis molekulású aminosavakat (pl. glicin) ezek a fajok képesek ismét felvenni. További jótékony hatása a talajba került polifenoloknak a toxikus alumínium ionok komplexbe kötése, valamint a foszfor „megmentése” a vassal vagy alumíniummal való komplexszálástól (Northup és mtsai 1995, 1999). A fentiekből az látható, hogy növények képesek módosítani a tápanyagok elérhetőségét. A talajban élő mikroszervezetek is képesek arra, hogy hiányzó anyagok megszerzése érdekében növeljék folyamatok sebességét (N-fixálás, szerves anyag lebontása, a P oldatba juttatása) és anyagok kicserélődési/tartózkodási idejét (Spohn 2016). A mikorrhizának is jelentős szerep jut a C-forgalomban. Akár 67%-kal is csökkenthetik a talajlégzést.

A **tengeri mikrobiális szervezetek** nemcsak a teljes primer és szekunder produkció alapjait hozzák létre a fitoplankton pusztulásából származó tápanyag gyors reciklizációjával, hanem globálisan fontos biogeochemiai ciklusokat is szabályoznak (pl. ilyen a 25.4.3 pontban tárgyalt kén-ciklus). Ez azonban nem jelenti azt, hogy erős hatással lennének az elérhető tápanyagokra (vas, foszfor és szilícium) és egyidejűleg befolyásolnák a nem elérhető tápanyagokhoz való hozzájutást (Auguères és Loreau 2015).

Az eddig leírtak során már utaltunk egyes, az **állatvilágból** származó szerves anyagok (vizelet, ürülék, tetemek) környezeti jelentőségére. Az állatvilág ezeken kívül is sokrétűen befolyásolja a tápanyagciklusokat. **Közvetlen** (herbivorok preferenciája, intenzív legelése, tarrágása erdőkben; erős ragadozó nyomás stb.) és **közvetett** hatások (pl. trofikus kaszkád kiváltása, anyagok szállítása) megváltoztatják egyes elemek lokális eloszlását, fizikai vagy ökoszisztéma határokon való átjutását. A becslések szerint a tavakban élő bentikus gerinctelenek (ízeltlábúak, kagylók és csigák) a fitoplankton N-igényének 8-70%-át biztosítják ürülékükkel (Vanni 2002). A makrogerinctelenek által a víztestbe juttatott N mennyisége egyes tavakban a 200 mg/m²/nap értéket is eléri, a zooplankton által kibocsátott P pedig 0,1-4 mg/m²/nap.

A **gímszarvas** (*Cervus elaphus*) levélcsipegetése a molyhos nyír (*Betula pubescens*) által dominált erdőkben lényegesen befolyásolta az elérhető N és P mennyiségét (Carline és mtsai 2005). Egy területet 14 éven át elzártak a gímszarvasoktól. Az elzárt területen maradt molyhos nyír leveleinek P-tartalma csökkent, az N:P aránya pedig növekedett a csipegetettekéhez képest. Az N:P arányok alapján azokon a területeken, ahol az állatok fogyasztották a lombot



25/19. ábra. Gímszarvas (*Cervus elaphus*) hatása a tápanyag ciklizációra egy molyhos nyíres (*Betula pubescens*) erdőben. (a) A levelek foszfortartalma (%) és (b) N:P aránya. A szürke oszlopok a kontroll, a zöldek a csipegetett lomboszatú erdőállományt jelképezik. Az oszlopok magasságai szignifikánsan különböznek, az oszlopok feletti vonalak \pm SE értékek [Carline és mtsai (2005) nyomán módosítva].

25.TA1 ANYAGMENNYISÉGEK/-FLUXUSOK MÉRÉSÉRE ÉS FORRÁS-NYELŐ RENDSZEREK KIMUTATÁSÁRA SZOLGÁLÓ MÓDSZEREK

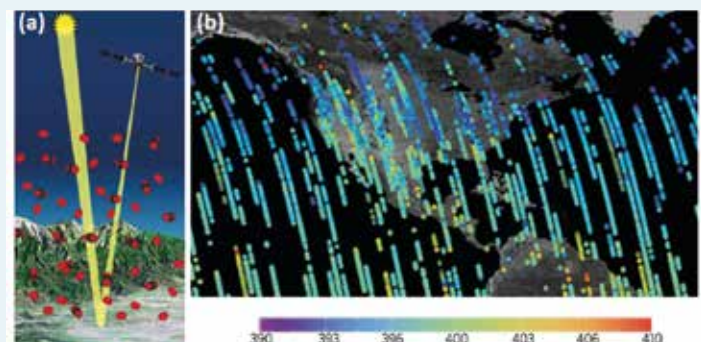
Fontos módszertani innovációnak tekinthető a stabil izotópok alkalmazása forrás–nyelő rendszerek meghatározására. A ^{13}C izotóp egy élőlénybe jutva végighalad a táplálkozási hálózaton, ezáltal azonosíthatóvá teszi a kiindulási és végső pontokat, mert közben mennyiségileg nem változik lényegesen. Amennyiben azt szeretnénk megtudni, hogy milyen közbülső szintek használják a forrást, akkor ^{15}N izotópot alkalmazhatunk, mely a fogyasztókban 3‰ értékben feldúsul (19.TA7).

A fotoszintézis következtében a vegetációban mért CO_2 -koncentráció mindig alacsonyabb, mint a légkörben. Az „örvénylési kovariancia” (eddy covariance) módszerrel CO_2 -fluxusokat és nettó produkciót határoznak meg (Malhi és mtsai 1998). Ehhez egy hangeffektusokon alapuló, a szélesebséget a tér minden irányából mérő eszközt és egy infravörös fényt alkalmazó CO_2 gázanalizátort használnak. Mindkét eszköz szinte folyamatosan mér. A CO_2 koncentrációját hozzárendelik a szélesebség éppen akkor mért értékéhez. A mérés hatalmas adatmennyiséget szolgáltat ugyanakkor az eljárás elég költséges. A mérőeszközöket a vegetációban helyezik el. Több magassági ponton, például 1 és 50 méter között gyűjtik az adatokat 5 percre, majd fél óra múlva újabb mérési ciklus kezdődik. Ezzel a mikrometeorológiai módszerrel derítették fel az amazóniai esőerdők szénfluxusait és raktárait.

N-limitáció, ahol ez nem volt lehetséges ott P-limitáció keletkezett (25/21. ábra).

A rénszarvas erőteljes legelése Norvégiában növelte a szénraktárakat a tundra talajában, mert a nyír (*Betula nana*) által dominált cserjés-fás vegetációt a lágyszárúak (gramineák) által dominált alternatív állapot felé toltta el, ami együtt járt a szerves szén mennyiségének növekedésével (Ylänne és mtsai 2018). Másfelől, a legelő rénszarvasok vizeletéből származó nitrogén fontos tápanyag a vegetáció számára. Barthelemy és mtsai (2018) ^{15}N izotópot használva kimutatták, hogy a leggyorsabban a kriptogám fajok és lágyszárúak vették fel a nitrogént a vizeletből, és noha egy év múlva a moha- és zuzmófajok tárolták a legnagyobb mennyiséget, a lombhullató és az örökzöld tundra növényzete is olyan szinten tartalmazta a N-izotópot, mint a lágyszárúak). Mindez természetes körülmények között a tápanyagciklus egy kis szeletének befolyásolása egy állatfaj által.

A mesterséges holdak nagyfokú specializációja lehetővé teszi anyagkibocsátások pontos mérését. A CO_2 mennyiségének rövidtartamú, akár pillanatnyi meghatározására alkalmas az OCO-2 (Orbiting Carbon Observatory-2) műholdas rendszer. A napsugárzás földfelszínről való visszaverődését regisztrálják, mert ennek mértéke függ az ott jelenlévő CO_2 -koncentrációtól (25.TA1/1. ábra). Igen nagy számú adat és részletes felbontású eloszlási és koncentrációs térképek nyerhetők így (Eldering és mtsai 2017).



25.TA1/1. ábra. A CO_2 -koncentrációt mérő mesterséges hold (Orbiting Carbon Observatory-2, OCO-2) mérési elve (a) a száraz levegőben, a visszavert napfény segítségével meghatározza a szén-dioxid mennyiségét a levegőoszlopban. A hat mesterséges holdból álló rendszer 32 napos ciklusokban ismétli méréseit $<3\text{ km}^2$ -es felbontásban. A CO_2 forrás- és nyelőterületeit azonosítja. (b) Egy 13 napos mérési periódus adatai (színes pontok és vonalak) Észak- és Közép-Amerika, valamint Dél-Amerika északi része felett. A kép alatti színes csík a CO_2 -koncentrációt mutatja ppm-ben [Eldering és mtsai (2017) nyomán módosítva].

LiDAR (Light Detection and Ranging) és radar technológia segítségével a vegetáció strukturáltsága (szintek) és a biomasza mérhető. A LiDAR rendszerek lézeres mérőkkel derítik fel a vegetáció magasságát a talajszinthez képest. Az energia, ami visszajut az érzékelőbe, képet ad a vegetáció strukturáltságáról, a szintekről. A lombzat magasságát méteres pontossággal képes meghatározni, amelyből alkalmas számításokkal a biomasza becsülhető (Chambers és mtsai 2007). A radar rádióhullámokat bocsát ki, amelyek mélyen behatolnak a vegetációba, majd visszaverődnek a különböző részeiről, elsősorban a lombzatról, a fatörzsekről, szárazokról, illetve azok talajfelszínnel való érintkezéséről. A felbontás minősége függ a hullámhossztól, polarizációtól és a beesési szögtől. Interferometriával kiegészítve pontos képet kaphatunk például az erdő magasságáról, ami az idő és megújuló állományok elkülönítésénél fontos.

25.TA2 AZ ANYAGOK RECIKLIZÁCIÓJA A HUBBARD BROOK VÍZGYŰJTŐ TERÜLETÉN



25/18. kép. A Hubbard Brook kísérleti terület látképe. Balra a tarvágott terület © US Forest Service

Egy olyan kutatási program részleteit ismertetjük, amely egy kisebb területen az anyagok reciklizációjának „nyereség–veszteség” egyenlegét vizsgálta hosszabb időn keresztül. A ma már klasszikus kutatási programnak számító Hubbard Brook Project-et, mely egyben az USA egyik ún. LTER (Long-Term Ecological Research) területe is, 1960-ban kezdték. Bár a projekt több mint 60 éve folyta-

tódik, az alábbiak az első időszak, azaz 11 év anyagfluxus mérésén alapulnak. A terület kb. 3000 ha, mérsékelt övi lombhullató erdő és vízfolyás hat vízgyűjtőterülettel. Rendszeresen végzett mennyiségi kémiai analízisekkel követték a be- és kilépő anyagok sorsát (Likens és mtsai 1971, 1977, Likens és Bormann 1975).

Megállapították, hogy kőzetmállásból $70 \text{ g/m}^2/\text{év}$ anyagmennyiség származik. A területen megtartott biomasza és reciklizált anyagmennyiséghez képest a be- és kilépő mennyiségek csekélyek voltak. A nitrogén volt egyike azon anyagoknak, melyek csak

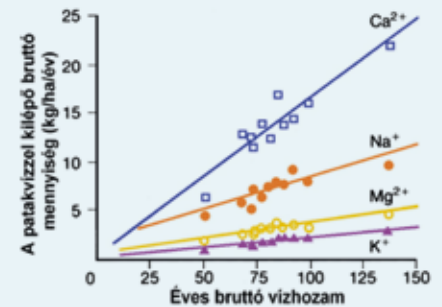
25.TA2/1. táblázat. Anyagok éves egyenlege egyvízgyűjtő területén (Hubbard Brook Project). A belépő anyagok a csapadékban és száraz ülepedésben, a kilépők a patakvizben mért oldott és szemcsés anyagra vonatkoznak kg/ha/év egységekben mérve [Likens és mtsai (1971) után, Begon és mtsai (1990) nyomán módosítva].

	NH_4^+	NO_3^-	SO_4^{2-}	K	Ca	Mg	Na
Belépő	2,7	16,3	38,3	1,1	2,6	0,7	1,5
Kilépő	0,4	8,7	48,6	1,7	11,8	2,9	6,9
Nettó változás	2,3	7,6	-10,3	-0,6	-9,2	-2,2	-5,4

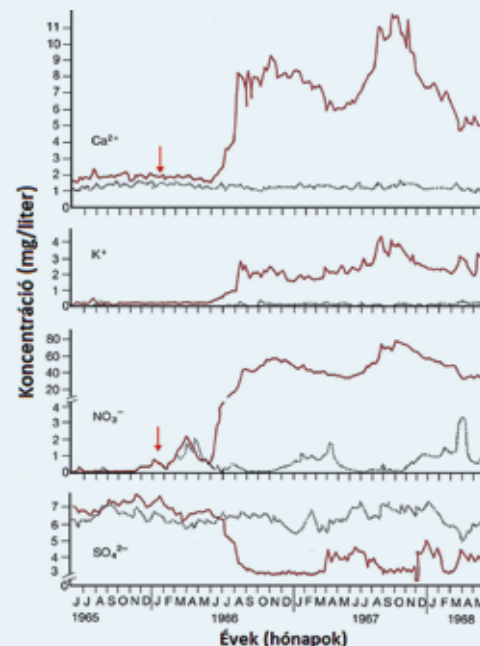
kismértékben szállítottak el. A csapadékvízzel $6,5 \text{ kg/ha/év}$ és N-fixáció útján $14,0 \text{ kg/ha/év}$ lép be. A patakvízzel távozó mennyiség mindössze $4,0 \text{ kg/ha/év}$ volt, tehát kb. 16 kg/ha/év helyben maradt. Más anyagok arányai már nagyobb mértékben változtak (25.TA2/1. táblázat).

A táblázatból kitétni a jelentős kénvesztesség (szulfát formájában): a területet elhagyó mennyiség nagyobb, mint a belépő. Azonban a szulfát elsősorban a savas ülepedésből, tehát külső forrásból származott, míg a területen a lombhullásból csak $5,5 \text{ kg/ha/év}$ keletkezett. Ebben az időben világszerte jelentős savas ülepedést és savasodást mértek, mely mögött az ipari termelésből származó légkörbe jutott nitrogén és a kén oxidjai álltak. A Hubbard Brook Project területéről távozó anyagok mennyisége változott a patak vízhozamával (25.TA2/1. ábra).

A projektben azt is vizsgálták, hogy miként módosul az anyagok forgalma jelentős perturbáció, tarvágás (deforesztáció) esetén. A szerves anyagok kijutása átlagosan 13-szorosára emelkedett, mert a területen 40%-kal több víz haladt át (25.TA2/2. ábra).



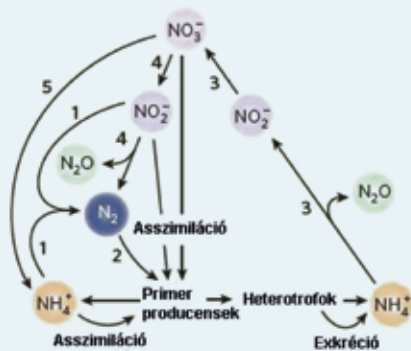
24.TA2/1. ábra. A Hubbard Brook Project területét patakvízzel elhagyó anyagok mennyisége változó vízhozam mellett (11 év adatai alapján) [Likens és mtsai (1977) után, Begon és mtsai (1990) nyomán módosítva].



25.TA2/2. ábra. Havi anyagvesztések a Hubbard Brook Project területén 1965-68 között. A nyíl a tarvágás időpontját mutatja. A bordó folyamatos vonal a kezelt (tarvágott), a fekete pontozott vonal a kontroll (érintetlen) területen mért értékeket jelzi [Likens és Bormann (1975) után, Begon és mtsai (1990) nyomán módosítva].

Ezen belül a nitrát veszteség 60-szorosára növekedett. A tarvágás megszakította a rendszeren belüli ciklusokat, például lekapcsolta a dekomponálást a növényi anyagfelvételi szakaszról. A dekomponálás tovább haladt az előző évek szerves anyagán, de növényi felvétel nem volt, ezért az elemi anyagokat az esővíz elszállította.

25.TA3 KIEGÉSZÍTÉSEK A NITROGÉNCIKLUSHOZ



25.TA3/1. ábra. A tengeri nitrogénciklus fő lépései. 1. Anammox folyamat: az N_2 -t az autotrof mikroszervezetek szervetlen alkotórészekből képezik. 2. Nitrogénfixáció. 3. Nitrifikáció. 4. Heterotrof denitrifikáció, melyben az NO_3^- -ből képződik az N_2 mikrobák segítségével; a folyamat során ammónium-ion és CO_2 termelődik (nincs az ábrán). 5. Nitrátok redukciója ammónium-ionná [Voss és Montoya (2009) nyomán módosítva].

Az ún. anammox folyamatban (anaerob ammónia oxidáció) oxigén hiánya következtében úgy képződik N_2 , hogy az NO_2^- redukcióját az NH_4^+ oxidációjához kapcsolja (Ward és mtsai 2009). Ma úgy tűnik, hogy ez a domináns folyamat. Miért fontos ez? Azért, mert az ún. „biológiai CO_2 pumpa” (25.TA9) hatékonyságát a nitrogén elérhetősége erőteljesen befolyásolja (Voss és Montoya 2009). A 25.TA3/1. ábra az anammox folyamatot és a denitrifikációt is bemutatja.

A 25.4.2 pontban érintettük a dinitrogén-oxid (N_2O) jelentőségét üvegházhatású gázként. Forrása eddig kevéssé ismert volt, Babbín és mtsai (2015) azonban izotópos (^{15}N) módszerekkel kiderítették, hogy a legnagyobb kibocsátója az óceánok szuboxikus régiója (ahol az O_2 koncentrációja $0\text{--}20 \mu\text{mol/liter}$ víz). Az óceáni nitrifikáció és denitrifikáció egyaránt létrehozhatja, többek között az anammox folyamat is. A nitrifikáció a jól megvilágított felszíni rétegekben zajlik, ahol az ammónia oxidációja nitritté, majd nitráttá mintegy melléktermékként hoz létre N_2O -t. A denitrifikáció, mint az előbbi folyamat fordítottja, kevesebb, mint $3 \mu\text{mol/liter}$ O_2 -koncentráció mellett a nitrátból NO -t és N_2O -t termel. Az N_2O felszaporodik a szuboxikus-anoxikus határon egy keskeny rétegben. A N_2O termelési mennyisége 1 nmol/liter tengervíz/nap nagyságrendű, viszont a tartózkodási ideje mindössze egy nap. Az ENSz IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change) bizottságának becslése szerint az óceánokból évente a légkörbe jutó N_2O (nitrogénben számolt) mennyisége kb. 4 millió tonna.

Újabb vizsgálatok szerint (Nelson és mtsai 2016) az N-ciklust befolyásoló mikroorganizmusok, amelyek különböző útvonalon aktívak, funkcionális csoportokba rendezhetők, ami a nitrogén átalakításával függ össze. A generalisták, például a deltaproteobaktériumok akár nyolcféle, a specialisták, például a cianobak-

tériumok háromféle útvonalat befolyásolnak. Meglepően nagy gyakorisággal fordultak elő olyanok, melyek a nitrátot ammóniává redukálják, ami egy kevéssé ismert folyamat a talajban.

A természetes nitrogénfixálás egyike a metabolikusan költséges és O_2 igényes folyamatoknak (Alleman és mtsai 2021). Nitrogénkötés még a sivatagokban is zajlik. A Namib-sivatag északi részén a kövek alsó felületén fotoszintetizáló közösség él (hipoliton), amely – a ritka esőzéseket követően – mérhető biomasszát hoz létre (Ramond és mtsai 2018). A közösségekben alapvetően cianobaktériumok dominálnak, de más alga- és esetlegesen mohafajok is előfordulnak.

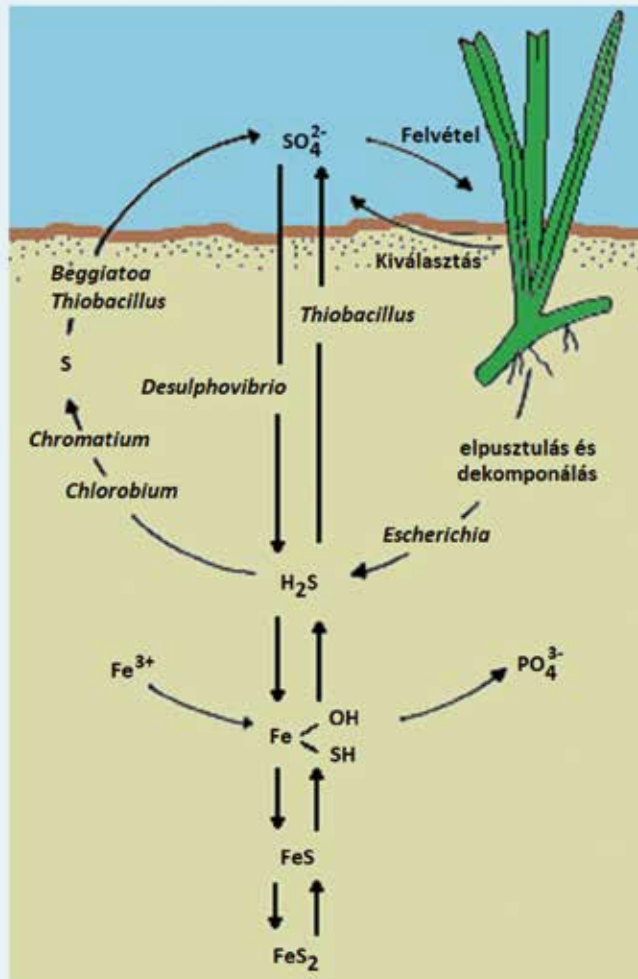
25.TA4 KIEGÉSZÍTÉSEK A FOSZFORCIKLUSHOZ

Hosszú időn át az a felfogás uralkodott, hogy az élő szervezetek P-t csak foszfát formában vehetik fel (termodinamikai és sejtmembrán sajátosságok következtében). Azonban kiderült, hogy többféle oldott P formát is képesek hasznosítani, ha a jelen lévő foszfát mennyisége magas: a foszfáton kívül foszfor észtereket, polifoszfátot és foszfonátokat. Ez utóbbiak nem várt koncentrációban vannak jelen [az oldott P (DOP) 25%-át is jelenthetik], tekintettel a C-P kötés szétbontásához szükséges jelentős energia szükségletre. Mégis egy sor heterotrof baktérium, cianobaktérium, még az archaeák is rendelkeznek az ehhez szükséges molekuláris masinériával, mert így egy redukált foszfor vegyületet, a foszfítot képesek termelni (Benitez-Nelson 2015). van Mooy és mtsai (2015) szerint a redukált foszfor vegyületek 15%-át képezik a foszfát formájában felvett foszfornak és ezeket kibocsátják a környezetbe. Ezzel a víztesten belül keletkezik egy „kis” P-ciklus, és a forgalmazott mennyiségük akkora lehet, mint amennyi a szárazföldről bejut az óceánokba. A „kis-ciklus” során a P^{5+} és P^{3+} oxidációs állapot közötti váltás 20,000-100,000 évenként végbemegy, ami jelentősen gyorsabb az évmilliókig tartó „nagy” P-ciklushoz képest. Feltételezik, hogy a foszfor „megszerzésének” ezen módja evolúciósan adaptív és még akkor jött létre, amikor az ősi tengerek oligotroffá alakultak a vas miatt, ami kivonta a komplexszé alakított foszfort. A „kis-ciklusban” képződő foszfonátok kapcsolódnak az aerob környezetben zajló metán produkcióhoz is. A lértakban kiemelkedő szerepe van a *Trichodesmium* algakolóniáknak, amelyek képesek foszfonát eredetű P-t használni.

A 25.TA6-ban leírt nyílt tengeri és nagy léptékű kísérletekhez hasonlóan, a P-limitáltság összefüggéseinek vizsgálatára ma már foszforral is végeznek ilyeneket (Watkins-Brandt és mtsai 2011).

25.TA5 KIEGÉSZÍTÉSEK A KÉNCIKLUSHOZ

Az összekapcsolt szárazföldi és pelagikus tengeri kénciklushoz képest a kén tengeri üledékben zajló átalakulása jelentősen eltér



25.TA5/1. ábra. A tengeri üledékben zajló kénciklus. A krémszínű rész az üledék, a barna vonal a tengerfenék, a kék rész a tengerfenék feletti víz. Részletes magyarázat a 25.TA5-ben [Boaden és Seed (1996) nyomán módosítva].

(25.TA5/1. ábra). Ennek nyilvánvaló oka a nagyrészt anaerob körülmények között zajló folyamatok túlsúlya. Azokon a helyeken, ahol a fotoszintézis még lehetséges, a makrofíták a tengervízből SO_4^{2-} ionokat vesznek fel, majd ezeket szulfhidril vegyületekké redukálva, a metionin szintézisbe irányítják. A növény elpusztulása után egy sor baktérium vesz részt az üledékben zajló dekomponálásban, melyek eltérő folyamatokban aktívak, aerob vagy anaerob környezetüktől függően. A lebontásban *Escherichia coli*, valamint a *Chlorobium* és *Chromatium* genusokba tartozó fajok vesznek részt. Az utóbbiakat zöld és lila kénbaktériumoknak is nevezik, mert a telepeik környezete elszíneződik. Mindkettőnek fényre van szüksége, hogy a szerves bomlás környezetében elérhető kénhidrogént és CO_2 -t felhasználhassák. Közben redukcióval kenet állítanak elő, amit a *Thiobacillus* és más fajok szulfáttá oxidálnak. Ezek sajátossága, hogy az aerob és anaerob határfelületen találhatók, mert O_2 -t igényelnek. A kénhidrogént is felhasználják a szulfát előállításához, amit viszont a *Desulphovibrio* genus fajai anaerob környezetben redukcióval hoznak létre kénből és szulfátból.

Az üledékben különböző vas–kén vegyületek is képződnek, emellett a Fe^{3+} a jelenlévő foszfáttal oldható foszfor vegyületet képez, amely különféle mechanizmusok által kerül az üledékből a tengervízbe (Boaden és Seed 1985). A *Beggiatoa* fonalas baktériumok szerepe igen különleges. A testükben nagy vakuolumok vannak, amelyekbe oxigénes környezetben nitrátot vesznek fel, majd átmennek az üledékbe, ahol a szulfidokat a nitrát segítségével oxidálják, hogy energiához jussanak (Hincsek és mtsai 2007).

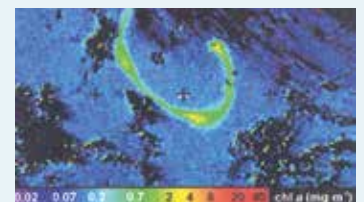
A fenti alapvetően helytálló, de vázlatos képet egészítik ki Wasmund és mtsai (2017) részletes biokémiai folyamatokkal, bemutatva a kénciklusban résztvevő baktériumok diverzitását. Becslések szerint, globális szinten a tengeri üledékbe kerülő szerves anyag 29%-át remineralizálják szulfátredukáló mikroorganizmusok.

A pelagikus vizekben is jelentős kén-metabolizmus zajlik. Különösen gyakori és fontos egy – a 25.4.3 pontban megismert DMSP mellett – DHPS-nek rövidíthető vegyület (2,3-dihidroxipropán-1-szulfonát), amelyet a *Rosebacter* baktériumok és a *Thalassiosira pseudonana* kovamoszat kapcsolatában mutattak ki. Több ezer fitoplankton bomlástermék között a DHSP az egyik leggyakoribb, aktívan reciklizáló vegyület a tengervízben. Konkrétan, az anyag a kovamoszat pusztulása után baktériumokban mutatható ki. Az eddig nem ismert vegyület fontos a mikrobiális hurokban és így a szénciklusban is (Durham és mtsai 2015).

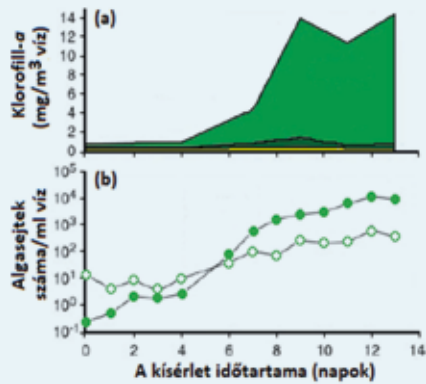
25.TA6 KÍSÉRLETEK AZ ÓCEÁNI PRIMER PRODUKCIÓ NÖVELESÉRE VASSZULFÁT KIBOCSÁTÁSÁVAL

A „vastrágyázásokat” általában HNLC-régiókban végezték (25.4.5). Hiscock és mtsai (2008) az Antarktiszhoz közeli óceáni területen egy kb. 15x15 km-es foltba, 45 m mélységbe, négy alkalommal, 2-2 nap alatt vasszulfátot bocsátottak ki, amely kb. 0,7 nmolos vaskoncentrációt eredményezett. Ezen a területen az óceánban a NO_3^- kb. 28 μmol és a SiO_4^{2-} 60 μmol koncentrációban volt jelen. A változásokat 27 napon át monitorozták. A trágyázás a klorofill-*a* mennyiségét kilencszeresére, a primer produkciót pedig ötszörösére növelte.

A Csendes-óceán északi, szubarktikus részén egy másik kísérletben egyszeri alkalommal 350 kg vasszulfátot bocsátottak 10 m-es tenger mélységbe egy kb. 8x10 km-es területen (Tsuda és mtsai 2003). A vas hatására a klorofill-*a* mennyisége itt is jelentősen növekedett és az addig domináns *Pseudonitzschia turgidula* fonalas telepet képező kovamoszat abundanciája csökkent. Helyette a szubdomináns *Chaetoceros debilis* kovamoszat vált



25/9. kép. Új-Zéland vastrágyázási kísérlete a Déli-óceánon (1999). A zöld színű ív a megnövekedett klorofill-*a* koncentrációt mutatja kb. 1000 km^2 -en és 40 nappal vaskibocsátás után. © NASA SeaWiFS Project



25.TA6/1. ábra. A szubarktikus Csendes-óceánon végzett vastrágyázási kísérlet eredményei. (a) A vas kijuttatását (1. nap) követően mért 3 különböző klorofill-a frakció mennyisége. (b) A domináns *Chaetoceros debilis* kovamoszat (zöld pontok) és a *Pseudonitzschia turgidula* fonaltelepeket alkotó kovamoszat (zöld körök) sejtszáma 5 méteres tengeremélységben a vas kibocsátását követően. A (b) ábra függőleges tengelye logaritmusos beosztású [Tsuda és mtsai (2003) nyomán módosítva].

Összesen már kb. egy tucat hasonló kísérletet hajtottak végre, azonban az eredmények nem egyértelműek és kevésbé biztatóak a CO₂-nyelés fokozását illetően. Ez a szkeptikus következtetés különösen megerősödött egy olyan kísérlet után, melyet természetes vaskoncentrációval végeztek az Antarktisz körüli tengereken (Pollard és mtsai 2009). A természetes koncentráció azt jelentette, hogy a Crozet-szigetről elsodort porban határozták meg a vasat és ennek a hatását figyelték. Ez a mennyiség összesen kb. 270 tonna vasnak felelt meg. A lesüllyedő por után mérték a produkciót, ami csak 2-3-szoros emelkedést eredményezett a klorofill-a mennyiségében. Egy egység vas kijuttatására megkötött CO₂ mennyisége 80-szor kevesebb volt, mint más (pl. a Kerguelen-szigetnél végzett) kísérletekben. Az is kiderült, hogy a jelenség sokkal összetettebb, mint korábban gondolták.

25.TA7 ANYAGOK SZÁLLÍTÁSÁNAK, TÁROLÁSÁNAK ÉS KIBOCSÁTÁSÁNAK KÜLÖNLEGES FORMÁI

25.TA7.1 Szállítás por formájában

A Föld történetében a jelentős porképződési szakaszok a glaciális periódusokkal függtek össze. A por képződését visszacsatolás is segíti, amennyiben a porban található anyagok nagyobb CO₂ felhasználást tesznek lehetővé a fotoszintézis során, ami a további lehűlést és a fokozott porképződést segíti.

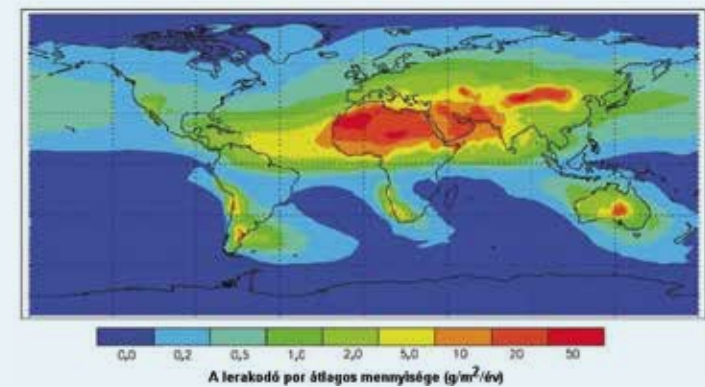
A széllel szállított por főként a sivatagokból, félsivatagokból, melyek a szárazföld kb. 1/3-ad részét jelentik, kerül

uralkodóvá. A 4. és 7. nap között a populáció mérete az előző periódusban mért érték kb. háromszorosára növekedett (25.TA6/1. ábra). (A *P. turgidula* korábbi dominanciája azért nem különös, mert a *Pseudonitzschia*-fajok mutatják a leghatékonyabb adaptációt az alacsony Fe koncentrációkhoz.) A kísérlet során a kibocsátási helyen az oldott CO₂, a makro tápanyagok (nitrát, foszfát, szilícium) és a szerves szén mennyisége jelentősen csökkent.

olyan helyekre, ahol élő szervezetek felhasználják anyagátartalmát. Elsősorban a vas jelentősége nagy, mely ilyen módon szállítódik kb. 16 millió tonna/év mennyiségben különböző földrajzi helyekről (Jickells és mtsai 2005). A porszemcsékhez adszorbeálva NO, NO₂ és NH₃⁺, valamint szerves N és P vegyületek szállítása is történik. Becslések szerint, csak a Szaharából az amazóniai medencébe jutó por mennyisége 13 millió tonna évente és egy vizsgálat szerint (Rizzolo és mtsai 2017) a következő elemeket tartalmazta (valamennyi 1 m³-nyi aeroszolban): oldható Fe³⁺ 48 ng, Fe²⁺ 16 ng, Na 470 ng, Ca 194 ng, K 65 ng és Mg 89 ng, de Zn és Cu is előfordult.

Egy átlagos porszemcse mérete 2 μm, ami aeroszol formában akár ezer km-re is eljuthat, de erős szóródási gradienst is mutat, mely egy sor klimatikus és más faktorról

csökkent.



25.TA7/1. ábra. Az óceánokba jutó por becsült mennyiségének eloszlása, amely *in situ* mért koncentrációkon és lerakódási megfigyeléseken alapul. A por nagyobb része a szárazföldön ülepedik le. Az óceánokba jutó teljes pormennyiség 450 millió tonna/év. A becslések alapján az egyes óceáni medencékbe jutó arányok: észak-atlanti 43%, dél-atlanti 4%, észak-csendes-óceáni 15%, dél-csendes-óceáni 6%, indiai 25% és antarktikus területek 6% [Jickells és mtsai (2005) nyomán módosítva].

függ össze (25.TA7/1. ábra). A por 30-95%-a csapadékkal kerül vissza a földfelszínre. Az összes légkörbe kerülő pormennyiséget 1,7 Gt/év becsülik, melynek 2/3-a Afrikából származik. Az említett mennyiség kb. 26%-a (kb. 450 millió tonna) éri el az óceánokat. A por vastartalma 3,5% (globálisan változik), de csak mindössze 1-2%-a van vízzoldékony állapotban.

A szubtropikus Atlanti-óceán északi területén szaharai por, Fe, N és P együttes *in situ* adagolására a *Trichodesmium erythraeum* fonalas cianobaktérium N-kötése szignifikánsan növekedett (Langlois és mtsai 2012). A *T. erythraeum* alkalikus foszfátzokat és liázokat használ az oldott P felvételére, amellyel előnyökhöz jut más cianobaktériumokkal szemben, amelyek ezekkel nem rendelkeznek.



25/10. kép. Szaharai porvihar műholdfelvétele, amint az Atlanti-óceán fölé ér. Az óceánba 1000 km-re nyúlik be és 4500 m magasságban szállítja a port. © SeaWiFS, NASA-GFSC-Orbimage

A *T. erythraeum* nagy fonalas telepeket képzett a por adagolására (függetlenül annak Fe tartalmától).

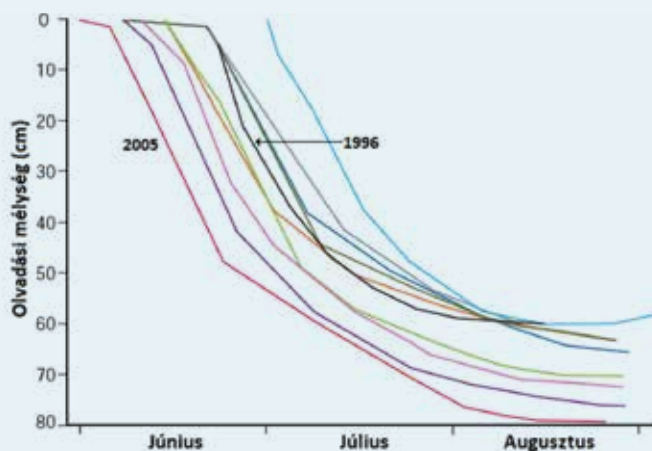
25.TA7.2 Széntárolás permafrosztban és tőzegben

A permafrosztot, amely 0,5-1 méter mélységig tartósan fagyott jégkorszaki eredetű talaj, úgy tekinthetjük, mint egy hatalmas széntárolót (Zimov és mtsai 2006). Mint ismeretes a permafroszt egyik típusát fagyott lösz alkotja, amely például Szibéria területén átlagosan 25 m vastag rétegben található, de helyenként az 50 métert is eléri (25.TA7/2. ábra).



25.TA7/2. ábra. Ötvenhárom méter magas leszakadó permafroszt fal a Kolima folyó (Szibéria) mentén. A kép felső részén látható „vonalkák” fenyőfák, a világosszürke felületek hatalmas jégtömegek a partoldalban [Zimov és mtsai (2006) nyomán módosítva].

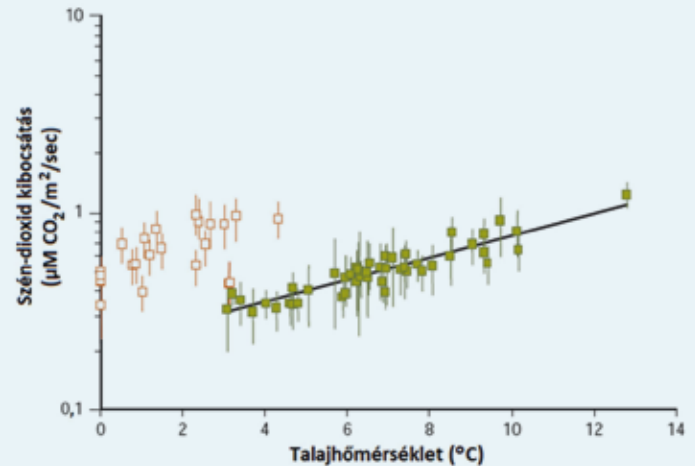
A permafroszt Kanada arktikus területein a $-7\text{ }^{\circ}\text{C}$ -os talajrétegben található, amely 300 m mélyre is lehatolhat (Bliss és mtsai 1973). A pleisztocén-kori mamut-sztyepp maradványa, amely igen sok szerves törmelékot őriz, ugyanakkor humusztartalma nincs. Átlagos szervesanyag-tartalma 2-5% (Szibéria és Alaszka), ami 10-30-szor magasabb, mint a nem



25TA7/3. ábra. A permafroszt felolvadási mélysége a nyári hónapokban Grönlandon egy 10 éves periódusban. Minden görbe 121 mérési pontból készült. A legkorábbi év 1996 (fekete), az utolsó 2005 (piros), a közbülső évek más-más színűek [Christiansen és mtsai (2008) nyomán módosítva].

permafroszt övben található talajoké. A széntartalmát 500 Gt-ra becsülik, amihez további kb. 400 Gt járul a nem lösz alapú permafrosztban. A jelenlegi felmelegedési periódusban ez a szénmennyiség kb. 100 év alatt kijuthat a légkörbe (a jelenlegi kibocsátási ráta $0,5\text{-}5\text{ g C/m}^3$). A permafroszt a nyári időszakban nagyobb mélységekben felenged (25.TA7/3. ábra) és növekvő mértékben bocsát ki CO_2 -t (25.TA7/4. ábra).

A permafroszt a szenet nemcsak CO_2 , hanem metán



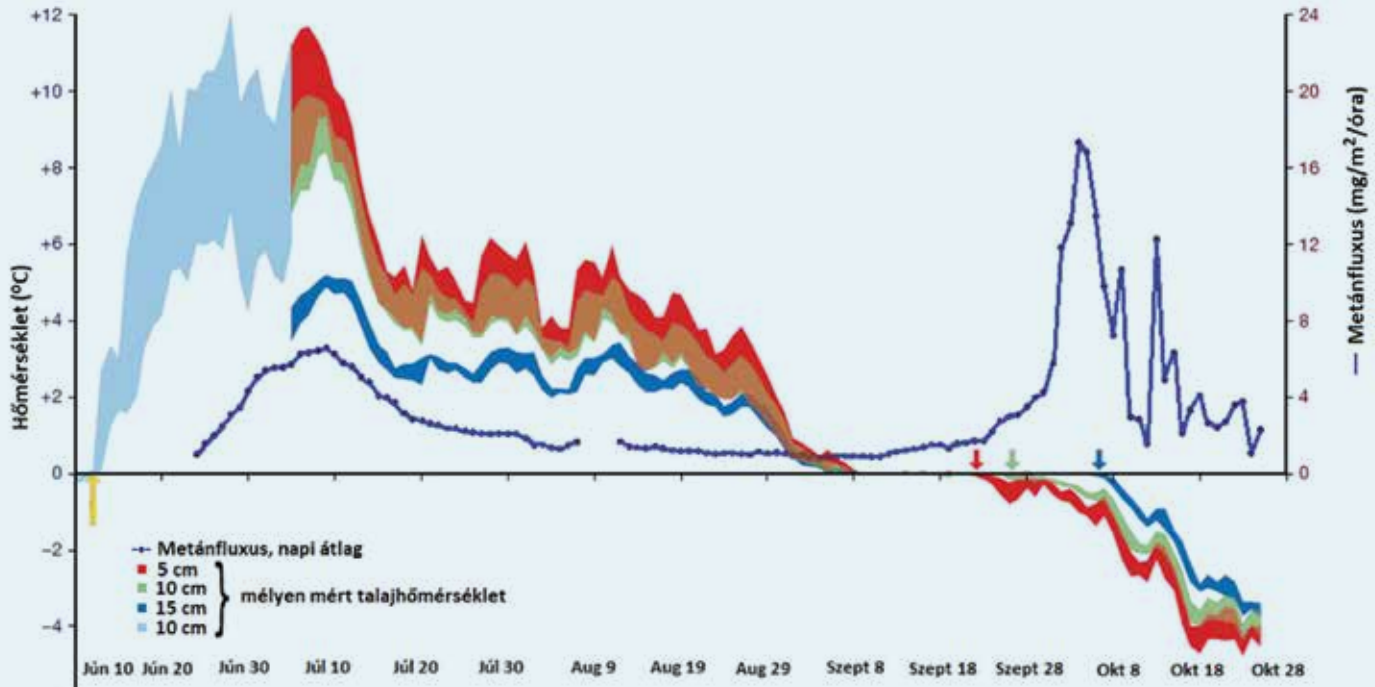
25.TA7/4. ábra. A permafroszt CO_2 kibocsátása a 2,5 cm-es mélységben mért talajhőmérséklet emelkedésére Grönlandon. Az üres négyzetek a tavasszal, a zöldek a nyáron mért adatokat jelzik. A nyáron mért adatok lineáris összefüggést mutatnak. Minden pont 17 mérés átlaga, a függőleges vonalak $\pm\text{SD}$ -t jelölik. A függőleges tengely logaritmikus beosztású [Elberling és mtsai (2008) nyomán módosítva].

formájában is a légkörbe juttatja. Egyrészt ún. termokarszt tavacsok, pocsolók keletkeznek, melyek alján az anaerob szervezetek (pl. archaeák) metánt szabadítanak fel. Egyetlen olvadás-újrafagyás periódus alatt az ebben a formában tárolt szén akár 30%-a is felszabadulhat metán formájában. Grönland északkeleti tundráin mért metán kibocsátása folyamatos az egész vegetációs időszak alatt. Ha a talajhőmérséklet a $0\text{ }^{\circ}\text{C}$ -t ér el, megkezdődik a metán kilépése a talajból és természetesen a legmelegebb időszakban mutatja a csúcsot. Ugyanakkor, még nem ismert okok állnak a permafroszt visszafagyása előtti jelentős metán kibocsátás hátterében (25.TA7/5. ábra) (Mastepanov és mtsai 2008).

Mintegy a tundra meghoszabításaként, a relatíve sekély kelet-szibériai arktikus tengerpadkán ($2,1 \times 10^6\text{ km}^2$), a permafrosztal lezárva, hatalmas „metán telepek” találhatóak. A fenéközeli tengervíz 80%-a, a felszíniek több, mint 50%-a „szupertelített” állapotban van metánnal, amely a melegedő klíma hatására nagy mennyiségben



25/11. kép. Termokarszt-tavacsok, amelyek arktikus területeken a permafroszt olvadása következtében jönnek létre © Steve Jurvetson



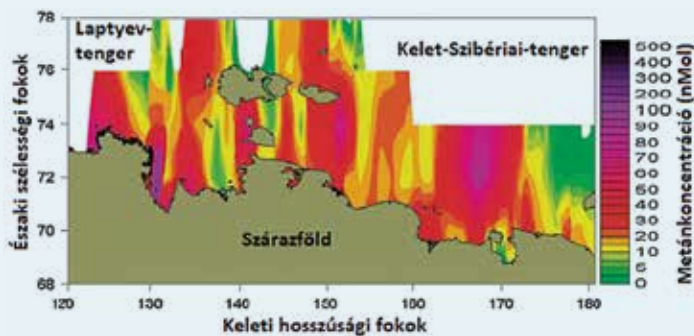
25.TA7/5. ábra. Metánkibocsátás a grönlandi tundrán 2007-ben júniustól novemberig. A talajhőmérséklet napi minimális és maximális értékeinek változását 5, 10 és 15 cm-es mélységben különböző színek jelölik [piros, zöld és sötétkék a vizsgálati területen, a világoskék a meteorológiai állomáson (10 cm mélyen), a barna szín a zöld és piros átfedése]. A piros, zöld és kék nyilak a talaj 5, 10 és 15 cm mélyen történő megfagyásának időpontját mutatják. A metánfluxus hat mérőpontból származó napi adatok átlaga (sötétkék vonal). A metánkibocsátásnak két csúcsa van. Az első a talajfelszín, a második a 15 cm-es talajmélység megfagyásával esik egybe [Mastepanov és mtsai (2008) nyomán módosítva].

kerül a légkörbe. A hőmérséklet a tenger alatti permafrosztban 12-17 °C-kal magasabb, ami a metán folyamatos víztestbe áramlását okozza (25.TA7/6. ábra). Itt a teljes kibocsátás 8 millió t metán/év (Shakhova és mtsai 2010).

Egy másik jelentős C-forrást az északi tőzegttelepek jelentenek (Schoor és mtsai 2009). A bolygó teljes talajban található szerves szén készletének kb. 30%-a (~ 200 Gt) itt kerül tárolásra (25/3. ábra). A tőzeg mikroorganizmusok általi bontása lassú a magas polifenol-tartalom következtében. A vízzel időszakosan borított vagy átitatott területeken (tocsogók, mocsarak, egyéb vizes területek) pedig anaerob körülmények uralkodnak, ahol metanogén mikroorganizmusok (főleg az archaeákhoz tartozó

Methanobacterium-fajok) légköri CO₂-ből és hidrogénből állítanak elő metánt. Általános vélemény, hogy a metánkibocsátás a hőmérséklet emelkedésének lineáris függvénye, ezért a globális klímaváltozás szempontjából igen nagy jelentősége van. A tőzeg metánt és szén-dioxidot egyaránt kibocsát és a becslések alapján a tőzegttelepek 1 °C hőmérséklet emelkedése kb. 50%-kal több szén kibocsátásához vezet (Dorrepaal és mtsai 2009).

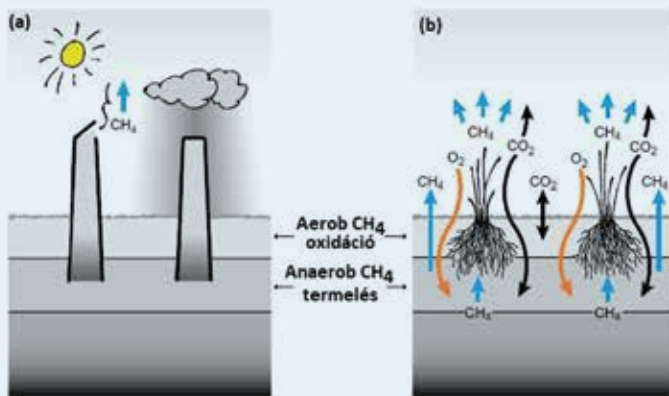
A vizes élőhelyek globális metán produkciója kb. 110 millió t/év, melynek kb. 40%-a biotikus eredetű (más források szerint csak a biotikus eredetű 540 millió t/év). A biotikus eredetű metán kb. 10-20%-a keletkezik az 50. szélességi foktól északra vagy délre fekvő (elsősorban tőzeges) területeken. Jelentős mennyiség származik az abiotikus (litoszféra és hidroszféra) forrásokból is. További természetes források a kérődző állatok és a természetes tüzek, melyek azonos mennyiségű metánt termelnek. Az emberi hozzájárulás is hatalmas (1,1 Gt/év), elsősorban ipari és mezőgazdasági forrásokkal (pl. rizsföldek és állattenyésztő üzemek), de kisebb, mint az összes természetes kibocsátás. Például a tevéfélék 0,3 liter metánt/testsúly kg/nap bocsátanak ki, a szarvasmarhák ennek kb. kétszeresét produkálják. A rizsföldek 11%-kal (kb. 60 millió tonna/év), a legelésző állatok 16%-kal (kb. 85 millió tonna/év) járulnak hozzá a globális értékhez. Az eloszlás nem egyenletes, mert alapvetően földrajzi hely- és hőmérsékletfüggő. A metán jelentősége a földi légkörben igen nagy, mert bár tényleges



25.TA7/6. ábra. A tengerfenékhez közeli vízrétegekben „feloldódott” metán mennyiségi eloszlása a kelet-szibériai tengerpadka területén [Shakhova és mtsai (2010) nyomán módosítva].

mennyisége jóval kisebb a szén-dioxidénál, de annál 21-szer hatásosabb üvegházhatású gáz.

A korábbi mechanisztikus, a hőmérsékletfüggő metánkibocsátáson alapuló modellek jelentősen módosultak, miután kiderült, hogy a tőzgetelepeken élő és vízzel részben elborított vegetáció is segíti a metán légkörbe jutását (Joabsson és mtsai 1999). Elsősorban *Eriophorum*- és *Carex*-fajok esetében, de más vízzel borított területeken élő növényfajokban is mint például a rizs, az anoxia elkerülésére belső gáztér-ventilláció alakult ki. A metán egy speciális szöveten (aerenchyma) keresztül jut ki, mely a gyökérben, a rizómában és a szárban is megtalálható (25.TA7/7. ábra). A növény



25.TA7/7. ábra. A szén-dioxid (CO₂) és metán (CH₄) ciklusa összefügg a tőzgetelepeken a fotoszintézisre alkalmas időszak fényviszonyaival. A fotoszintézisre alkalmas spektrum által indukált változások a nettó ökoszisztéma produkcióban (NÖP) növekvő vagy csökkenő metánkibocsátáshoz vezethetnek, melyet az edényes növények C-allokációs mintázata változtathat meg. (a) Egy korábbi modell szerint leegyszerűsítve, a növényeket olyan kéményekhez hasonlíthatjuk, melyek metán kibocsátásra képesek a fényintenzitástól függően. „Napos időben” van metánkibocsátás, „borús időben” nincs. (b) Valójában komplex rendszerről van szó, ahol növény–talaj–mikroba közötti viszonyok különböző irányba befolyásolhatják a kibocsátást és a fluxusokat. További magyarázat a szövegben [Joabsson és mtsai (1999) nyomán módosítva].

azonban nemcsak metánt továbbítja a légkörbe, hanem oxigént is szállít a talajba, amit metanotrofikus baktériumok használnak a metán oxidálására. Kimutatták azt is, hogy nemcsak a már raktározott szén, hanem a növény fotoszintetikus termékei is növelik a metán kibocsátást a gyökérből való kimosódással. A metán oxidációját anaerob környezetben *Methyloirabilis* és *Methylococcus* genusokba sorolt baktériumfajok végzik a nitrátok redukációjából keletkező oxigénnel. Azonban a kapcsolat a tőzgeben található mikroorganizmusokkal jóval bonyolultabb, mert egyes metanotrofikus fajok a légköri N megkötésére is képesek és szimbiózisban élnek *Sphagnum*-fajokkal.

A tőzgetelepek megnövekedett CO₂-kibocsátása egyrészt az atmoszférikus N fokozott lerakódásának tulajdonítható, másrészt a globális hőmérséklet-emelkedésnek. A tőzeg mikrobiális lebontása megnövekszik a nagyobb N-elérhetőség következtében. Egy kísérlet szerint 2 g/m²/

év N-mennyiség (ez a természetes atmoszférikus lerakódás mértéke ezeken a területeken) kb. kétszeresére emeli a CO₂ produkcióját. Másrészt Cory és mtsai (2014) kimutatták, hogy az alaskai tundra nyári felmelegedésekor keletkező ezernyi tavacska jelentős mennyiségű szerves szenet tárol az üledékében és CO₂-t a vízben. Pusztán a nap sugárzásának fotokémiai hatásaként ezekből a tavacskákból évente 1 Gt szén kerül a légkörbe CO₂ alakjában (és mellette sok metán is). Belshe és mtsai (2013) által feltett kérdésre, hogy vajon a tundra nettó CO₂-kibocsátó rendszer-e, vagy nyelő, egy metaanalízissel próbáltak választ adni. A kompilációban 54 vizsgálat során 32 helyen és 40 éven át mért CO₂-fluxusokat összegezték. Azt az eredményt kapták, hogy azokon a hőmérsékleti intervallumokon belül, amelyeket a permafroszt uralta területeken mértek, a tundra CO₂-kibocsátása túllépi a megkötés mértékét, és az utolsó évtizedben még a téli időszakban is. Ez igaz annak ellenére, hogy szezonális változások is kimutathatók a kibocsátásban.

25.TA7.3 Természetes tüzek

A természetes tüzek keletkezését, a tűzciklusok sajátosságait részletesen tárgyaljuk a 22. fejezetben. Itt csak egy, az anyagforgalommal szorosabb összefüggésben álló részletet említünk.

Egy-egy erdőtűz alkalmával a lábon álló biomassza nitrogéntartalmának 40%-a is felszabadul. Elsődleges tűzkeletkezési ok a villámlás, mely földrajzi régiók és évszakok szerint eltérő gyakoriságú. Az USA Alaszka államában 2007-ben több mint 20 ezer villámcsapást regisztráltak egyetlen területen. Ezek közül több **tundratüzet** okozott. A tűz keletkezése és megszűnése is spontán történhet. Például az alaskai Anaktuvuk folyó közelében keletkezett tűz mintegy 7000 ha-t égetett fel naponta. Jóval



25/12. kép. Villámcsapás következtében leégett tundraterület az Anaktuvuk folyó (Alaszka) környezetében © B. Bowden, doi: 10.1038/461034a

több, mint 100 ezer ha-t pusztított el 2,5 hónap alatt, majd a havazás megszüntette. Két év elteltével a vegetáció már ismét megjelent a felégett területen. Az égett területről esőzések és folyók jelentős mennyiségű anyagot szállítottak el. A szén nagy része mikrobiális bontás következtében az atmoszférába jutott. Az alaskai tűz során 1,8 millió tonna szén szabadult fel. A tüzet követően továbbra is jelentős volt a CO₂-kibocsátás: nyári hónapokban elérte a 80 g C/m²-t, szemben az érintetlen tundrával, mely 50 g C/m²-t nyelt el! A fekete színű égéstermékek hőelnyelése következtében a permafroszt mélyebben melegedett fel. Egy hosszútávú vizsgálat szerint a tűz hatására elpusztult tőzegmoha és bokoruzmó réteg (mely a permafroszt felmelegedését gátolta) évtizedek után sem települt vissza. Helyette fűzfajok terjedtek el, melyek a későbbi tüzek lehetőségét növelték (Qiu 2009).



Valamennyi mennyiségi adat millió tonna/év értékben

	Globális CH ₄ kibocsátás	Etán/CH ₄ arány	Etán kibocsátás	Propán/CH ₄ arány	Propán kibocsátás
Izlapvulkánok	6-9	0,0007	0,008-0,012	0,00008	0,001-0,002
Helyi szivárgások	3-4	0,018	0,10-0,14	0,009	0,074-0,1
Mikroszivárgások	10-25	0,068	1,28-3,21	0,031	0,85-2,13
Tengeri szivárgás	20	0,012	0,45	0,0017	0,09
Geotermális	2,5-6,3	0,013	0,06-0,15	0,0013	0,009-0,022
Vulkanikus	<1	0,022	<0,041	0,010	<0,027
Geológiai eredetű (összes)	42 – 64		– 2 – 4		1 - 2,4
Biogenikus			0,80		1,63
Óceáni eredetű			0,78		1,06
Antropogén			5,70		6,51
Erdős szavanna égetés			2,29		0,41
Összes			9,57		9,61

25TA7/8. ábra. Az atmoszférába jutó természetes és antropogén, valamint szárazföldi és tengeri eredetű metán-, etán- és propángáz mennyisége és az utóbbi kettő metánhoz viszonyított aránya. A fekete színű pontok olajelőfordulást, a vörösek vulkáni és geotermális aktivitást, a kék színűek pedig olyan tengeri helyeket jelölnek, ahol a kontinentális padka közelében gázszivárgás van a felszín felé. Sok mérési pont a fő tektonikai és vulkanikus törésvonalakra esik [Etiopie és Ciccioi (2009) nyomán módosítva].

25.TA7.4 Geológiai eredetű és az ember által előállított gázok légkörbe jutása

A természetes energiahordozók (olaj, földgáz) és más geológiai tárolási, valamint kibocsátási (geotermikus, vulkanikus stb.) helyekről, az előbb említettekén kívül, több olyan gáz kerül az atmoszférába, melyek a fotokémiai szennyezéshez és az O₃ képződéshez hozzájárulnak. Ezek az etán és a propán (25.TA7/8. ábra). Globális biogén és antropogén kibocsátásuk 9,6 millió t/év. Az atmoszférában ellenben 15 millió tonna mérhető. A különbség valószínűleg a természetes tároló helyek „szivárgása” miatt jelentkezik (Etiopie és Ciccioi 2009). Az ózonképződésben játszott szerepük pozitív. Az elmúlt évtizedekben jelentős volt a hidrofluoro-szénvegyületek (mára betiltott hűtőfolyadékok) légköri koncentrációjának növekedése, melynek eredményeként az UV-védelmet adó ózonréteg a erősen megsérült. Ritka,

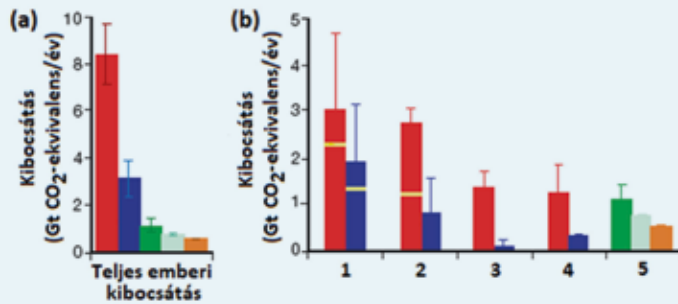
25.TA7.5 Mezőgazdasági és erdészeti tevékenység hozzájárulása a tároláshoz és kibocsátáshoz

Mindkét tevékenység jellemzője a reciklizáció megszakítása. A megtermelt javakat learatják/levágják és elszállítják az adott területről. Mindazok az anyagok, melyek a terményekbe, vagy a fába beépültek, hiányoznak a következő termesztési ciklusban. Ahonnan a termények eltávolításra kerültek, a talaj, szerves és maradék ásványi anyagok kimosódásának mértéke és talajvízbe jutása fokozódik. Bár túlzásnak tűnhet, de a valóságot jól leírja, hogy a mezőgazdasági termékek exportja/importja nem más, mint ásványi anyagok szállítása az egyik helyről a másikra. Jól mutatja ezt a 25.TA7/10. ábra, mely a nitrogén mennyiségének kontinensek közötti szállítását ábrázolja (Galloway és mtsai 2008).

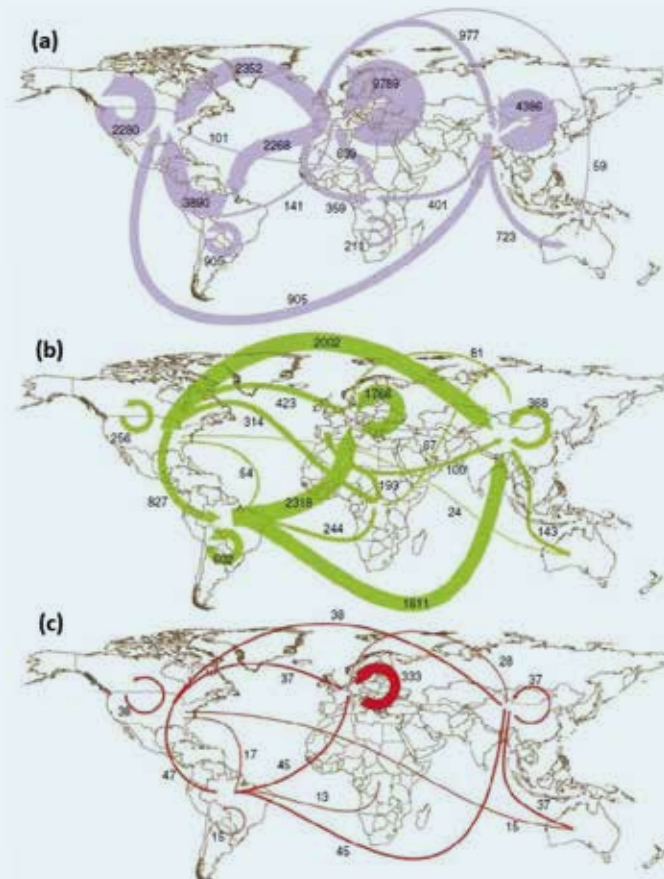
Egy kisméretű, fejlett technológiával működő, de alapvetően konvencionális módszereket alkalmazó mezőgazdasági farm

de igen hatékony (a CO₂-nál 12-szer erősebb) üvegházhatású gáz a nitrogéntrifluorid, melyet az elektronikai iparban használnak egyre növekvő mértékben (pl. a plazma képernyők gyártásánál). A légköri mennyiségét 2008-ban 5400 tonnára becsülték és mivel tartózkodási ideje 740 év, 67 millió tonna CO₂-dal ekvivalens hatású, ami egy kisebb ország teljes évi kibocsátása.

Az előbbiekkal ellentétben egyéb, a légkörbe kisebb mennyiségben kerülő gázok hatása az ózonrétegre negatív és súlyosbítja a helyzetet az, hogy bár mennyiségük elhanyagolható a CO₂ mennyiségéhez képest, üvegházhatásuk jóval nagyobb (25.TA7/9. ábra). Ilyen a metán és a nitrogén-oxidok, melyekkel külön foglalkozunk, de a kénhexafluorid és a polifluor-tartalmú alkil anyagok, melyek antropogén eredetűek, szintén évszázadokra befolyásolják a klimatikus körülményeket (Montzka és mtsai 2011). Például ahalogénezett metánvegyületek 10 ezerszer hatékonyabb üvegházhatású gázok, mint a CO₂. Az említett gázok mennyiségét CO₂-ekvivalensben adják meg, hogy összemérhető legyen a hatásuk.



25.TA7/9. ábra. Egyéb antropogén eredetű gázok Gt CO₂-ekvivalensben kifejezett mennyisége. Mindkét ábrán a piros a metánt, a kék a dinitrogén-oxidot (N₂O), a zöld és narancssárga egy sor klórt és fluort tartalmazó szénvegyület mennyiségét jelképezi. (a) Teljes emberi kibocsátás. (b) Az egyes mezőgazdasági és ipari szektorok általi kibocsátás. 1. Mezőgazdaság, sárga vonallal elválasztva a piros oszlop felső része a rizstermelésre, az alsó az állattartásra vonatkozik. Ugyanez a kék oszlopnál: felső rész az elszívárgó, az alsó a közvetlen mezőgazdasági termelésből származó gáz. 2. Az energiatermeléssel kapcsolatos gázkibocsátás: piros oszlop felső rész a szénbányászatból, az alsó rész más természetes energiaforrásokból származó metán. 3. Talajművelés (feltöltés, talajmozgatás). 4. Biomassa égetése. 5. Egyéb emberi tevékenység. A függőleges vonalak ±SD értékek [Montzka és mtsai (2011) nyomán módosítva].



25.TA7/10. ábra. A nitrogéntartalmú anyagok kereskedelmének különböző formái. Az összes anyag mennyisége: (a) műtrágyák (31 millió tonna N), (b) szemes termények (12 millió tonna N) és (c) húsrúkok (0,8 millió tonna N). A vonalakra írt adatok a 2004-es évre vonatkoznak és ezer tonnában értendők [Galloway és mtsai (2008) nyomán módosítva].

esetében a talaj nitrogénvesztése az, amit elsősorban pótolnak. Erre a célra az állattartásból származó természetes és iparilag előállított mesterséges trágyákat alkalmazzák. Mindkettőnél talajból való kimosódás történik, ami az ivóvízbázis veszélyeztetése mellett, a vizekben eutrofizációt okoz. Nem általánosítást, csak illusztrációt szolgál a 25.TA7/11. ábra, amely egy farm N-egyenlegét ábrázolja. A bejutó nitrogén 85%-a feltehetően eltávozik a rendszerből ammónia elpárolgása, elszívárgás és



25.TA7/11. ábra. Egy kisméretű mezőgazdasági vállalkozás nitrogénegyenlege. A közepén látható téglalpra irányuló nyilak a belépő, az ellenkező irányúak a kilépő nitrogén mennyiségét mutatják [Begon és mtsai (1990) nyomán módosítva].

denitrifikáció miatt és csak 15% jelenik meg a húsban, tejben és a gabonában. A 25.4.2 pontban leírtakat nem cáfolja az, hogy a mezőgazdasági területekről a tengerbe kerülő nitrogén hatalmas vízvívázásokat képes létrehozni. Ennek oka az öntözővízzel közvetlenül történő bemosódás, ahogy azt a Kaliforniai-öbölben tapasztalják. Az igen magas, kb. 250 kg N/ha műtrágya mennyiségből, amit az öböl környezetében használnak, 60% „eltűnik”, vagyis bemosódik a tengerbe. Hasonló módon, Stálnacke és mtsai (2014) szerint Balti-tengerbe jutó N-terhelés 70-90%-áért a mezőgazdasági tevékenység volt felelős. 35 mezőgazdasági területtel kapcsolatban lévő vízfolyást vizsgáltak több éven keresztül: átlagosan 6-102 kg N/ha/év volt a veszteség, amit vizek szállítottak a tengerbe. Ugyanakkor Svédország déli részén, 21 vízfolyásban csak 6-32 kg N/ha/év értéket mértek, az elszívárgó foszfor pedig 0,1-2 kg/ha/év volt (Kyllmar és mtsai 2014).

A veszteségek elhárítására több, egymástól független, lehetőség is adódik:

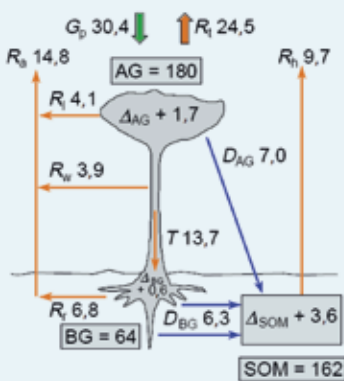
- másodveteményekkel meggátolható az aratás utáni kimosódás,
- a növényi maradványok mielőbbi beszántásával a dekomponálás gyorsítható, különösen, ha valamennyi nitrogéntrágyázás is kíséri, ami az új vetés előtt egyébként aktuális,
- adekvát öntözés, vagyis csak a talaj vízmegtartási képességének határáig, így az elszívárgás megakadályozható,
- a műtrágyák megfelelő időben való alkalmazása, ahogy a termény szükségletei megkívánják,
- az állattartással összefüggő nitrogénvesztések csökkentése (zárt rendszerek, szennyvízkezelés stb.). Egy 10 ezer férőhelyes sertéstelep szennyvíztermelése azonos egy 18 ezer lakosú városéval, tehát igen jelentős mennyiségű nitrogén jelent. Az ember által tartott nagyobb

háziállatok ürüléke kb. 2,4% nitrogént tartalmaz, de a vadon élő herbivorok ürüléke is magas N-tartalmú (1,6%) az általuk elfogyasztott levélhez vagy hajtáshoz képest (1,2%). A szarvasmarha ürüléke ugyan kevesebb szabadon elérhető N-vegyületet tartalmaz a növények számára, mint a vizelete, mégis kb. 2000 kg N/ha mennyiségnek felel meg. Az exkrémumokkal az a probléma, hogy rendszerint kis térléptékben és igen koncentráltan fordulnak elő, ami tovább növeli az egyébként is fennálló talajheterogenitást.

Az erdészeti tevékenység (fakitermelés elsősorban) a mezőgazdasági gazdálkodáshoz hasonló vonásokkal jellemezhető. Egy nagy különbség azonban megfigyelhető, ti. a mezőgazdasági termelés évente ismétlődő jellegével ellentétben a fakitermelés több évtizedes (60-100 év) időintervallumokban történik. Egy hektár erdő tarvágása és a teljes faanyag elszállítása kb. 700 kg nitrogén kivonását jelenti. A legnagyobb veszteségek közvetlenül a tarvágás utáni években jelentkeznek (25.TA2).

25.TA8 SZÉN-DIOXID MEGKÖTÉSE SZÁRAZFÖLDI ÉLŐHELYEKEN

A szárazföldön, a trópusi területek (síkvívidéki örökzöld esőerdő,



25.TA8/1. ábra. Szénfluxusok és -raktárak a Manaus-környéki (Amazónia, Brazília) trópusi esőerdőben. A szénfluxusokat CO_2 mennyiségek-ként a légzési (R) adatok (narancssárga nyilak) mutatják, a detrituszba (D) jutó szilárd szerves anyag C-fluxusait kék nyilak jelzik. A C-raktárak: AG a talajfelszíni C a biomasszában, BG a talajfelszín alatti C a biomasszában, SOM a C mennyisége a talaj szerves anyagában. D_{AG} talajfelszíni detritusz; D_{BG} talaj felszín alatti detritusz; G_p bruttó primer produkció (zöld nyíl); R_a autotrof légzés; R_h heterotrof légzés, R_l levéllégzés; R_t gyökérlégzés; R_w teljes légzés (vastag narancssárga nyíl); R_s talajfelszín feletti farész légzése; és T talajfelszín alatti C transzlokáció. Δ_{AG} az AG-ban, Δ_{BG} BG-ben és Δ_{SOM} a SOM-ban jelentkező éves növekedést jelenti. Egységek: tC/ha/év a fluxusok és tC/ha a raktárak esetében [Malhi és Grace (2000) nyomán módosítva].

nedves és száraz lombhullató és hegyi erdőségek) szerepe igen nagy a CO_2 kicserélődésében. Területük 1990-ben 17,5 millió km^2 volt. A 25.TA8/1. ábra egy amazóniai esőerdő szénfluxusát mutatja be. Az erdőben az asszimilált szén 45%-a kerül felszín alatti raktárakba. Valószínű, hogy a produkció alábecsült és a trópusi területek mind szénforrás, mind pedig nyelő képességük tekintetében jóval jelentősebbek. Ellentmondásos a sivatagok szerepe ebben a tekintetben. Két év alatt egy nevadai (USA) sivatag kb. 100 $g/m^2/év$ mennyiségben abszorbeált szén a $CaCO_3$ keletkezése kapcsán.

Azért fontos szempont megismerni az egyes ökoszisztémák relatív jelentőségét a szén

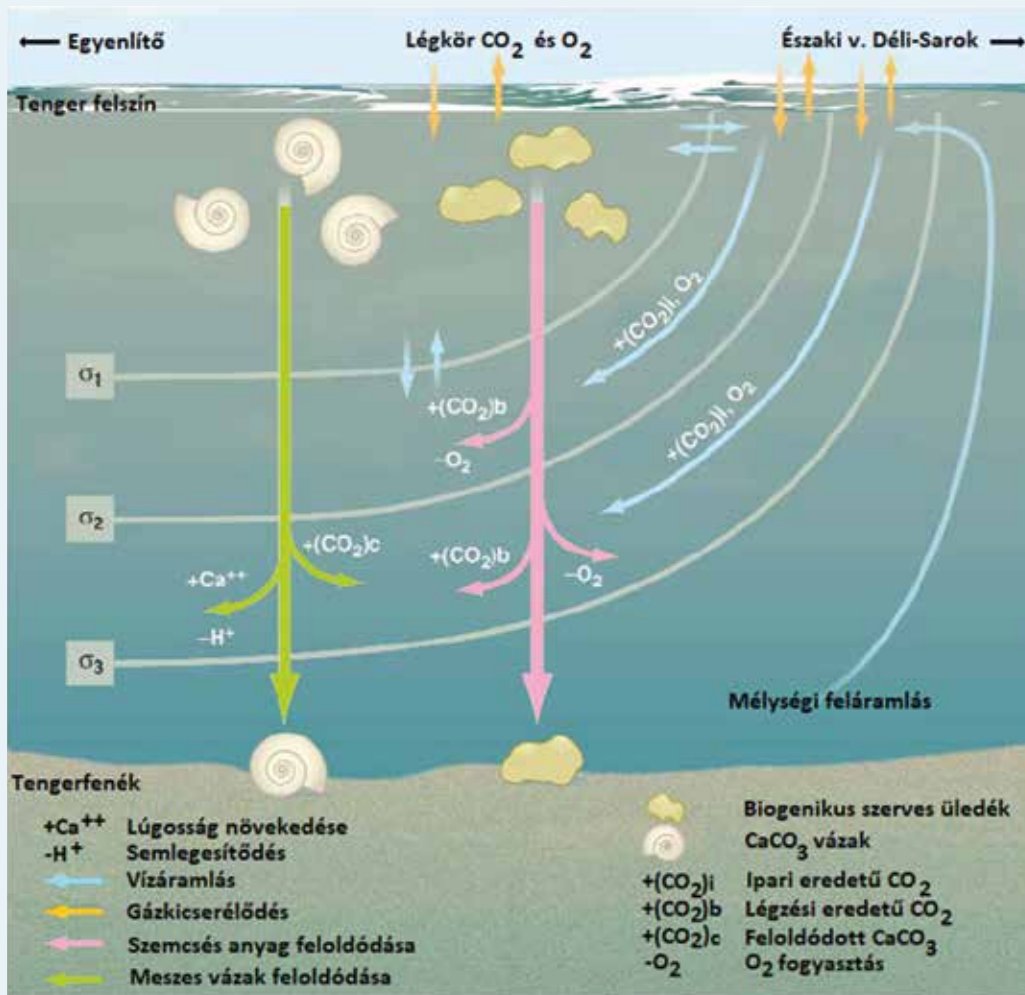
kicserélődésében, a forrásként vagy nyelőként funkcionáló területeket, mert a nyelő és kibocsátó rendszerek jelentősége időben változhat, a súlypont máshová helyeződhet, amint azt Schimel és mtsai (2001) megállapították. A bioszféra szárazföldi területei nagyjából ugyanannyi CO_2 -t nyeltek el, mint amennyit kibocsátottak az 1980-as években. Ez az állapot az 1990-es évekre megváltozott, mert a szénnel való folyamatok váltak dominálónak. Az északi félteke területei jelenleg jóval nagyobb nyelő funkciót látnak el, mint a trópusi területek. Ez elsősorban területhasználati változásoknak tulajdonítható (használt vagy felhagyott szántóterületek, melyet vegetáció foglal el, nagyléptékű tüzek elleni védekezés stb.). Ugyanez a háttér a tavak szedimentációs rétegében a szerves anyag fokozódó eltemetődésének is.

25.TA9 AZ ÓCEÁNOK SZEREPE A SZÉNCIKLUSBAN

A légkörben található szén mennyiségét alapvetően két folyamat szabályozza (Falkowski és mtsai 2000):

(1) **Oldékonysági pumpa.** Ennek során a CO_2 az óceáni termohalin (alacsony hőmérsékletű és magas sótartalmú) cirkulációba lép be. A magasabb sótartalmú és nehezebb tengervízben oldódott CO_2 a sarki tengervízzel lesüllyed és mélytengeri áramlatokkal az Egyenlítő felé halad. A CO_2 mélytengeri rétegekbe jutása megakadályozza, hogy az óceáni és a légköri CO_2 -koncentráció kiegyenlítődjön. A kiegyenlítődés csak több száz év múlva következik be, amikor a mélységi vizek ismét a felszínre kerülnek (25.TA9/1. ábra).

(2) **Biológiai pumpa.** Ekkor a biológiai folyamatok segítik a felszíni vizekben oldott CO_2 (és más felszíni tápanyagok) mélységbe áramlását. A fitoplankton fotoszintézise csökkenti a CO_2 parciális nyomását a felső vízrétegekben, ezért újabb abszorpció lehetséges. Kb. 25%-nyi fixált szén lép a felső rétegekből az alsókba, ahol oxidálódik a heterotrof táplálkozás folyamatában, ismét növelve az oldott szén koncentrációját. Jelenleg mintegy 11-16 Gt az a szénmennyiség évente, amely ilyen módon az óceán alsóbb rétegeibe kerül. Ez a légköri CO_2 -szintet 150-200 ppm-el alacsonyabban tartja. Sok fito- és zooplankton szervezet képez $CaCO_3$ héjat/vázat, ami elpusztulásuk után leülepedik az aljzatra. Egy részük újra feloldódik a nyomás és az enyhén savas pH miatt (25.TA9/1. ábra). A biológiai pumpa hatékonysága azonban függ két fontos fitoplankton csoport, a kokkolitoforák (pl. *Emiliana* spp.) és a kovamoszatok (pl. *Thalassiosira* spp.) arányától. A két alga fajcsoport ui. egymás ellen „dolgozik”: a kokkolitoforák a meszes vázukat építik fel, megváltoztatják a környezet kémhatását és közben CO_2 -t juttatnak vissza a légkörbe. Minden mol $CaCO_3$ keletkezésékor kb. 0,7 mol CO_2 kerül a légkörbe. A kovamoszatok éppen ellenkezőleg, a fotoszintézissel CO_2 -t fogyasztanak, majd testük pusztulása után a beépített szén a mélybe süllyed. Az elmúlt 100 millió év alatt lényegében ez a két algacsoport „modulálta” a légköri CO_2 koncentrációját (Cermeño és mtsai 2008), bár mikrobiális szervezetek is szerephez jutottak. Az előbbi két fontos csoport kiemelése ellenére a tengeri planktonközösség minden tagja [baktériumok, algák, fágok, sugárállatocskák



25.TA9/1. ábra. A szén-dioxid útja az óceánokban. A tengerfelszíni vízréteg CO₂-t abszorbeál a levegőből, mely 1800 óta egyre emelkedő légköri CO₂-koncentráció mellett történik. A kék nyilak az oceáni áramlások irányát, a rózsaszínűek a szerves anyagok, a világos zöldek a CaCO₃ vázák süllyedési irányát, a sárga színűek a légkörrel való gázcsere irányát mutatják. A tengervíz sűrűsége és a rétegzettség σ_1 ... σ_3 értékek irányában növekedik. A felszíni tengervíz rétegbe belépő CO₂ mennyiségét a lesüllyedő szerves anyagok mennyiségéből, a CaCO₃ vázák feloldódásának mértékét az oxigéntartalomtól és a lúgoság fokából becsülték. Ezt az értéket a mért koncentrációból kivonták, hogy a biológiai úton képződött részt eltávolítsák. A CaCO₃ feloldódása részben semlegesíti a szénsav mennyiségét, ami a légzés útján keletkező CO₂-ből és ipari kibocsátásból származik. A két vastagabb nyíl a biológiai pumpára utal, ezek közül a zöld a Ca, a rózsaszín az egyéb szerves anyag CO₂ felvételét és sorsát mutatja [Takahashi (2004)].

és parazita egysejtűek (Alveolata) és mások] fontos szerephez jut a szén és egyéb az tápanyagok ciklizálásában.

25.TA10 A HERBIVOROK SZEREPE A TÁPANYAG CIKLIZÁCIÓBAN

A 19. fejezetben ismertettük Hairston és mtsai (1960) trofikus modelljét, amelyben a trofikus szinteket tekintve a szabályozó hatás felülről lefelé halad. A modellben a herbivorok nem voltak képesek lényegesen befolyásolni a növényi biomaszra hatalmas mennyiségét, mert a ragadozók korlátozták abundanciájukat. A modell későbbi módosításai (pl. Oksanen és mtsai 1981) már megmutatták

ezt a lehetőséget is. Napjainkra vizsgálatok tanúsítják (pl. Pastor és mtsai 2006), hogy a herbivorok – különösen a nagytestű fajok, de a növényevő rovarok is, valamint az édesvízi és tengeri zooplankton (Kitchell és mtsai 1979) és mások – szerepe a tápanyag ciklizáció befolyásolásában jelentős. A növényevő rovarok között leginkább a gradációra képes és tartózkodó fajok [pl. az araszolók (Geometridae), gyapjaspillék (Lymantriidae), *Locusta* és *Schistocerca* sáskafajok], valamint speciális kártétellel jellemezhető (pl. a *Scolytus* és *Dendroctonus* szűbögár) fajok kaptak figyelmet (Mattson és Addy 1975). Az utóbbiak bonyolult kölcsönhatásban állnak a tápnövényükkel abban az értelemben, hogy a növény legyengült fiziológiai állapota és a rovarok tömeges támadása szükséges az állományok pusztulásához, amint ezt az USA-ban és Kanadában nagy kiterjedésű erdőkben megfigyelték.

A herbivorok hatása a vegetációra lehet közvetlen, amely a biomasz fogyasztásától a növényegyek elpusztításáig (pl. magoncok megölése) tart és lehet közvetett, amely nemcsak hátrányokkal, hanem előnyökkel járhat. A biomasz-fogyasztás általában nem jelentős az elérhető mennyiséghez képest és nagyjából ez vonatkozik a magoncok vagy akár felnőtt egyek elpusztítá-

sára, kivéve a fent már említett tömeges megjelenést (gradációt).

Sokkal fontosabbak a közvetett hatások azok folyamatosága következtében (Pastor és mtsai 2006):

- a szén elosztása; szén- és nitrogén tartalmú vegyületek képzése a másodlagos anyagcsere folyamatában (bár ezt a közvetlen hatás is kiváltja, 15. fejezet),
- az ürülék és vizelet gyorsabb lebomlása és a tápanyagciklusba lépése, a növényi avarral összehasonlítva,
- a vegetáció fajösszetételének eltolódása a herbivorok által kevésbé hasznosítható fajok felé (22. fejezet),
- a biomasz csökkenése és a lassan bomló, ligninben gazdag fás részek mennyiségének növekedése a talajon.
- (Lásd még 14.TA8.)

IV. RÉSZ

A BIOLÓGIAI SOKFÉLESÉG ÉS AZ EMBER

Biodiverzitás

26.1 Biodiverzitás: a sokféle sokféleség	720
26.2 A populációk elterjedése a Földön	721
26.2.1 A biodiverzitás globális mintázatai	721
26.2.1.1 A biodiverzitás időbeli változása	721
26.2.1.2 Biodiverzitás térbeli mintázata	723
26.2.1.3 Horizontális és vertikális variancia	724
26.2.1.4 Endemizmusok	724
26.2.2 A környezet és a biodiverzitás korrelatív változásai	725
26.2.2.1 Taxonok kovarianciája	726
26.2.3 A biodiverzitás globális mintázatának okozati háttere	727
26.2.3.1 Egy integratív megközelítés a globális fajgazdagság varianciájának magyarázatára	728
Támogató anyagok	
26.TA1. Érték-e a biodiverzitás?	729
26.TA2. Endemikus fajok és területek	729
26.TA3. A Kárpát-medence endemikus állatfajai	730
26.TA4. Lesz-e „sas” 2100-ban	731

26.1 BIODIVERZITÁS: A SOKFÉLE SOKFÉLESÉG

A Világűr megismerése rohamléptekkel halad előre. A folyamatban különösen jelentős lépés volt a több mint 30 évvel ezelőtt földkörül pályára állított Hubble-űrtávcső, mely 13 milliárd fényévnire képes „betekinteni” az Univerzumba



26/1. kép. Hubble-űrtávcső
© NASA/ESA

(<https://www.nasa.gov/content/about-facts-hubble-fast-facts>). Az asztrofizikusok sok millióra becsülik a világegyetemben található galaxisok számát, a bolygók száma pedig milliárdos nagyságrendű lehet. A kutatók folyamatosan keresik az életjeleket az Univerzumban, de napjainkban még nem kérdőjeleződik meg a földi élet egyedülisége. A Föld bioszféráját a korai asztrofizikai

változásokat követően geológiai, kémia és biológiai folyamatok együttesen alakították, és jelenleg is alakítják. Becslések szerint mintegy 3,5 milliárd évvel ezelőtt megjelent az élet, és mára több millió faj sok milliárd egyede népesíti be a Földet.

Földünkön az élet változatosságát, sokféleségét (amit nagyon általánosan biodiverzitásnak neveznek) sokféleképpen lehet jellemezni. DeLong (1996) kiterjedt irodalmi bázison alapuló definíciókeresése során 85 meghatározást, értelmezést talált. Az ökológusok, a filogenetikuskok, a paleontológusok vagy a természetvédelmi szakemberek más és más aspektusát próbálják megragadni a sokféleségnek. Részben érthető a biodiverzitási definíciók diverzitása, mert az élőlényekhez kapcsolódó szerveződési szintek mindegyikén (az alléloktól a biomokig) értelmezhetjük a változatosságot. Az ENSZ 1992-ben Rio de Janeiróban rendezett Környezet és Fejlődés Konferenciáján elfogadott „Convention on Biological Diversity” dokumentumban javasolt meghatározás főleg a természetvédelmi szakemberek számára született. Magyar fordítása a következő: a **biológiai sokféleség** a bármilyen eredetű élőlények közötti változatosságot jelenti, beleértve többek között a szárazföldi, tengeri és más vízi ökológiai rendszereket, valamint az e rendszereket magukban foglaló ökológiai komplexumokat; ez magában foglalja a fajokon belüli, a fajok közötti sokféleséget és maguknak az ökológiai rendszereknek a sokféleségét.

Bár a biológiai sokféleség minden szerveződési szinten (8.4) és minden tér- és időléptékben értelmezhető, a témánk szempontjából most a **fajok sokféleség, vagyis a fajgazdagság** a legfontosabb, ezért a 26-29. fejezetekben leszűkítjük erre a **biodiverzitást**. Ha részben el is fogadjuk Landres (1992) kirohanását („az idő túl kevés ahhoz, hogy szemantikai problémákkal foglalkozzunk”), aki nem akart elmélyedni a biodiverzitás valamelyest is operatív definiálásában, inkább a „bárhogyan is értelmezett” **sokféleség védelmének fokozását sürgette**, a hatékony védelem szempontjából célszerű

megfogalmaznunk, hogy mit gondolunk e fogalom tartalmáról. Felvethető, hogy a fajok sokfélesége nem fejezhető ki pusztán a fajok számával, hiszen például tömegességi viszonyaik és elterjedtségük is minősítheti az egyes fajokat. Például a közösségek összehasonlításánál gyakran nemcsak a fajok számát, hanem az egyes fajok relatív gyakoriságát is figyelembe veszik. Ezzel az úgynevezett **faj-egyedszám diverzitással** a 18. fejezetben foglalkozunk részletesebben. Tovább bővítve a fogalmat és Juhász-Nagy (1993) virágos rét példáját idézve: a lekaszált rét szénájából fajidentifikáció és a növényi biomasszamérés után megtudhatjuk a fajszámot és a fajok relatív gyakoriságát (vagyis egy ún. fitomassza-textúrát), de ebből még nem következtethetünk a növénytársulás struktúrájára, vagyis hogy milyen a fajok elrendezése az adott „tér- és időrészletben”. Ez a „kompozíciós elrendeződés”, amely nemcsak a szesszilis növényeknél, vagy állatoknál, hanem a vagilis állatpopulációk esetében is fontos lehet, tovább szélesíti a biológiai sokféleség alkalmazhatóságának körét. A több „dimenzió” (fajszám, abundancia) és a nem lineáris skálafüggés (mikro-, mezo-, makroskála eltérő hatásai) komoly kihívást jelent a különböző biodiverzitási vizsgálatok összehasonlításakor és az emberi hatások okozta változások mértékének meghatározásakor (Chase és mtsai 2018).

A fajgazdagsággal kapcsolatban még két szempontot fontos kiemelni. Az egyik, hogy az élők sokféleségét a jelen és a földtörténeti múltban élt élőlények sokfélesége együtt jellemzi. A másik, hogy a biodiverzitás önmagában, se nem jó, se nem rossz dolog. Ennek ellenére a nem szakemberek, és gyakran a szakemberek is szeretik összekapcsolni a biodiverzitás mértékét az értékkel (Gaston és Spicer 1998), vagyis minél nagyobb a fajgazdagság, annál „jobb” egy adott élőhely vagy közösség. Az érték, vagyis a „jószág” csak egyetlen szempontból, az ember szemszögéből értelmezhető, valószínűleg a csertölgy vagy a kafferbivaly nem ismeri az egyedi és közösségi érték fogalmát. Ennek ellenére egyre gyakrabban jelenik meg a humán értékrendszer a természettel kapcsolatban (26.TA1).

A fajgazdagságot meghatározó folyamatok léptékfüggőek. Egyértelmű, hogy globálisan csak a fajképződés (speciáció) folyamata növelheti, és a fajkipusztulás (extinkció) csökkentheti a fajgazdagságot. Lokális és regionális léptéken azonban a diszperzióhoz (és bizonyos esetekben a migrációhoz) köthető folyamatok, a be- és az elvándorlás is jelentősen befolyásolhatják a fajszámot és annak varianciáját.

Vajon hány faj él jelenleg a Földünkön? Bár a kérdés egyszerűnek tűnik, hiszen „csak” meg kellene számolnunk őket, a pontos „leltár” elkészítése nagyon is nehéz feladat. A nehézség egyik eleme, hogy a faj definíciója nem egységes a kutatóknál (Varga és mtsai 2021). Ám, ha ugyanazt a fajdefiníciót használnák a kutatók, akkor is nehéz lenne a fajgazdagság pontos mértékét megadni, mert a feltételezések szerint több millió fajt még nem is ismerünk (Mora és mtsai 2011), mert le sem írták őket a taxonómusok. Ha ismernénk is az összes fajt, akkor is a folyamatosan felmerülő nevezéktani és filogenetikai problémák miatt nehéz lenne a fajok pontos számát megmondani. A molekuláris technikákkal történő fajelkülönítések

biztatóak, bár az elkülönítés hasonlósági határai körül még folyik a vita, például Selander (1985) már elég korán felhívta a figyelmet arra, hogy a *Legionella pneumophila* baktérium (az embernél a legionáriusbetegségnek nevezett tüdőbetegséget okozhatja) egyes törzsei között a DNS szekvenciák (hibridizációs technikával feltárt) különbsége sokszor az 50 százaléknál is nagyobb (kb. ekkora a genetikai távolság az emlősök és a halak között). Tovább bonyolítja a fajgazdagság feltárását, hogy az „exponenciálisan” növekvő humán népesség biodiverzitást csökkentő hatása egyre csak erősödik. Talán mégis jogos Landres (1992) dilemmája, vagyis, ha ég a könyvtár (pusztulnak a fajok) folytassuk-e a könyvek katalógizálását (a fajok leírását), vagy inkább koncentráljunk a tűzoltásra (a fajok és közösségek védelmére). A könyvtár esetében valóban a tűzoltás lehet az első és legfontosabb feladat. A fajok esetében is sürgető a védelem megszervezése a kipusztulások elkerülése érdekében, de ezzel párhuzamosan nagyobb intenzitással kellene folytatnunk a még ismeretlen fajok felkutatását és leírását, hiszen ez a természet megismeréséhez nélkülözhetetlen.

Carl von Linné nevéhez köthető az élővilág sokféleségének első tudományos igényű rendszerbe foglalása. Az arisztotelészi dichotómiát alkalmazva megpróbálta csoportosítani a hasonlóan kinéző egyedeket, kialakítva a morfológiai faj fogalmát. A fajok elnevezésére kettős nevezéktant (binominális nomenklaturát) állított fel, amit azóta is használnak. Ennek segítségével egy mesterséges (választott tulajdonságokon alapuló) rendszerbe rendezte a fajokat. A *Systema Naturae* 10. kiadásában (Linné 1758) közel 12 ezer faj található. Linné szerint a fajokat Isten teremtette, ő csak elrendezte őket. A fenotípusos sokféleség bemutatásában és hátterének megvilágításában Charles Darwin (1859) evolúciós szemlélete alapvető fontosságú volt. 1940-60 között a sokféleség számszerűsítéséhez nemcsak a fajokat, hanem a korábban már említett relatív gyakoriságukat is felhasználták. Ezeket is figyelembe véve fajeloszlási modelleket is készítettek, majd megjelentek a könnyebben interpretálható sokféleségi indexek, melyek egyszerűvé tették a közösségek összehasonlítását (lásd részletesebben a 18. fejezetben). Az eloszlások és az indexek használatakor a konkrét fajok már nem jutottak fontos szerephez, ha denzitásuk megegyezett, egymással felcserélhető lettek, egyediségük elveszett.

Az 1980-as évektől kezdve a tudományos, a gazdasági, a társadalmi és a mindennapi életben is egyre gyakrabban és hangsúlyozottabban használják a biodiverzitás kifejezést, elsősorban a fajgazdagság szinonimájaként. A biodiverzitás jelentőségére és egyre nagyobb veszélyeztetettségére figyelmeztetett az 1981-ben, az Amerikai Egyesült Államokban tartott biodiverzitási stratégiai konferencia, továbbá az ugyancsak Amerikában tartott és EO Wilson, P. Ehrlich és SJ Gould által szervezett „BioDiversity” elnevezésű nemzeti fórum, valamint az ENSZ már említett 1992-es Rio de Janeiro-i konferenciája (Convention on Biological Diversity, CBD). Sajnos a Rio-i konferencián és az azt követő nemzetközi egyeztetések során lefektetett célok mind a mai napig nem sikerült elérni. 2015-ben 17 „fenntarthatósági” célban újra konkretizálták a tennivalókat, közülük a

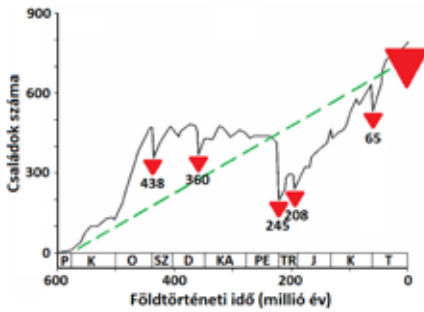
14. a vízi, a 15. a szárazföldi ökoszisztémák védelmével foglalkozik (THE 17 GOALS | Sustainable Development (un.org)). A 2022-ben Montrealban tartott biodiverzitási konferencián „újabb” előremutató feladatokat fogalmaztak meg a CBD tagállamai (<https://www.cbd.int/convention/>). Többek között megegyeztek abban, hogy a biológiai sokféleség hatékonyabb megőrzéséhez a szükséges forrásokat előteremtik, a megőrzés globális terveinek megvalósítását nyomon követik, és a digitális adatbázisokban lévő genetikai információk felhasználását széles körben teszik elérhetővé. A megállapodás tartalmazta azt is, hogy 2030-ig a szárazföldi, édesvízi, tengeri és tengerparti területek 30%-át védetté nyilvánítják, és minden évben globálisan minimum 200 milliárd dollárt költenek a biológiai sokféleség megőrzésével kapcsolatos tevékenységekre. A részes felek vállalták, hogy a természetre káros (főleg gazdasági) tevékenységek támogatását minimum 500 milliárd dollárral csökkentik a következő 8 évben, és végül arról is döntöttek, hogy a gazdaságilag fejlett országok pénzügyileg is támogatni fogják a fejlődő országoknak a biodiverzitás megőrzéséért folytatott tevékenységét.

26.2 A POPULÁCIÓK ELTERJEDÉSE A FÖLDÖN

26.2.1 A biodiverzitás globális mintázatai

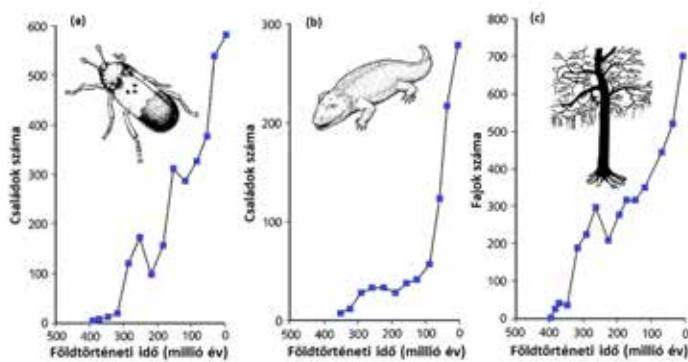
26.2.1.1 A biodiverzitás időbeli változása

A paleontológiai leletek felbukkanása időben és térben nem egyenletes, mégis az eddig összegyűlt nagyszámú adat arra utal, hogy evolúciós időléptékben a fajgazdagság növekedett. A szilárd váz megjelenése előtti időkből (prekambrium) nagyon szórványosan kerültek elő leletek. Az 1946-ban felfedezett Ediacara fauna(biota) tekinthető az első nagyobb leletegyüttesnek, mely főleg váznélküli élőlények lenyomatát tartalmazta. Mintegy százmillió évig (kb. 640-540 millió év között) ezek az élőlények jellemezték a leletegyütteseket. A kambrium időszak elején már megjelentek a szilárd vázzal rendelkező fajok (pl. a kambrium közepére datált kanadai Burgess-pala fauna), és az összes ma ismert törzs képviseltette magát. Becslések szerint a Burgess-pala fauna megjelenésétől napjainkig eltelt 505 millió év alatt kialakult összes fajnak csak töredéke alkotja a Föld jelenlegi biótáját. A becsléssel kapcsolatban azonban több nehézség is felmerül, például a szilárd vázzal nem rendelkező élőlények messze alulreprezentáltak a leletekben, és a maradványok legtöbbször csak a szervezet piciny részét jelentik, ami nehezíti az azonosításukat. Bonyolítja az állítás ellenőrizhetőségét, hogy minél régebben élt egy élőlény, annál kisebb a valószínűsége, hogy megtalálják a maradványait. További nehézség, hogy a leletek 95%-a tengerben élt állati szervezet, ugyanakkor a ma élő növények és állatok többsége (84%) szárazföldi. Ha ennek ellenére a sokféleség időbeli mintázatáról szeretnénk képet kapni, akkor a nagyszámú tengeri lelet miatt kézenfekvő



26/1. ábra. A biodiverzitás (állatcsaládok számával becslve) változása a prekambrium óta. A zöld szaggatott vonal a növekedési trendet jelképezi. A piros háromszögek a tömeges kipusztulásokra utalnak (a legnagyobb méretű a jelenkori kipusztulást jelöli). A számok a kipusztulási folyamat lezárulásának körülbelüli időpontját jelölik, millió évben. Jelölések: P prekambrium, K kambrium, O ordovicium, SZ szilur, D devon, KA karbon, PE perm, TR triász, J jura, K kréta, T terciér [Gaston és Spicer (1998) nyomán módosítva].

A szilurban megkezdődhetett a szárazföldi élettér benépesítése, mert az oxigénszint elérte a 0,1 PAL (PAL= Present Atmospheric Level, jelenlegi atmoszféra oxigénszintje) értéket, amelynél a kialakuló ózonpajzs már hatékonyan fogta fel a világűrbeli jövő pusztító hatású UV sugárzást (24.2). Az utóbbi 400 millió évben két fajgazdag szárazföldi csoportnál, a rovaroknál és a szárazföldi gerinceseknél, szintén jelentős családok számával mért diverzitásnövekedés látható (26/2a,b. ábra). A sokféleség növekedése a szárazföldi növényeknél pedig fajok szintjén is kimutatható (26/2c. ábra).

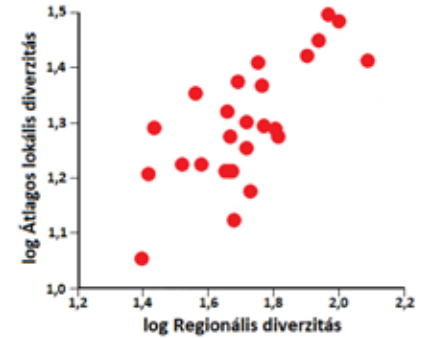


26/2. ábra. (a) A szárazföldi rovarok és (b) a tetrapoda gerincesek családszámának, valamint (c) a szárazföldi növények fajszámának változása a szilurtól, a szárazföld meghódításának kezdetétől napjainkig [Gaston és Spicer (1998) nyomán módosítva].

A tengeri és a szárazföldi adatok is azt mutatják, hogy a kréta időszak kezdetétől napjainkig (kb. 140 millió év) meredeken nőtt az élővilág változatossága. Mindkét élettér adatsorában azonban azt is lehet látni, hogy stagnálások, kipusztulások és

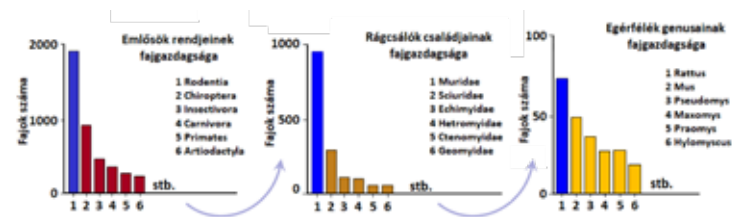
radiációk váltogatták egymást. Ezek együttes hatása mégis a sokféleség növekedését eredményezte. A fosszilis adatok elemzéséből az is kiderült, hogy az elmúlt 44 millió évben a nagyobb léptéken (regionálisan) mérhető sokféleség növekedésével a lokális fajgazdagság is növekedett (26/3. ábra).

A kutatók számos hipotézist állítottak fel (többnyire tesztelhető predikciók nélkül) a biodiverzitás evolúciós időben történt növekedésének magyarázatára. Legtöbbjük nem a vízi, hanem a **szárazföldi változatosság** hátterét próbálja megvilágítani. Vannak, akik a kontinensvándorlásnak tulajdonítanak nagyobb szerepet (a Pangea elszigetelt kontinensekre történő feldarabolódásával intenzív allopatrikus



26/3. ábra. Észak-amerikainagytestű ragadozó és növényevő emlősök fosszilis leletei alapján az utóbbi 44 millió évben (melyet 25 rövidebb periódusra osztottak) a növekvő regionális fajgazdagsággal együtt növekedett a lokális fajgazdagság [Van Valkenburgh és Janis (1993) és Gaston és Spicer (1998) nyomán módosítva].

fajképződés indulhatott meg), mások a speciózusabb (fajképződésre hajlamosabb) taxonok megjelenését helyezik a mintázat hátterébe. De a lehetséges okozati hatások között említik a klímaváltozást, az élőhelyek architektúráis komplexitásának növekedését vagy a verseny, a niche-elkülönülés és a mutációs ráta időbeni változását. Ezek a hipotézisek azonban nem zárják ki egymást, az időlépték miatt nem lehet egzakt módon (pl. kísérletesen) érvényességüket bizonyítani. Az is érzékelhető, hogy több magyarázat sokféleséget eredményező mechanizmusa is erős hasonlóságot mutat (lásd még 26.2.3).



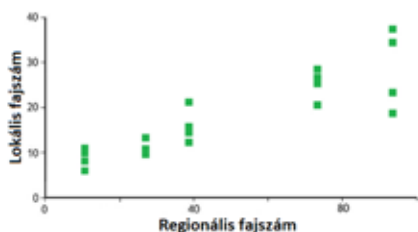
26/4. ábra. Bizonyos taxonok fajgazdagabbak, mint mások. Az emlős rendek körében a rágcsálók (Rodentia) és a denevérek (Chiroptera) kiemelkedő fajgazdagságúak. A rágcsálók 29 családját tekintve a egérfélék (Muridae) és a mókusfélék (Sciuridae) családjába tartozik a legtöbb faj. Az egérfélék genusai közül a patkányok fajszámuk kiemelkedik [Purvis és Hector (2000) nyomán módosítva].

A jelenkori biótában egyes magasabb rendszertani kategóriákon belül valóban nagy változatosságot tapasztalhatunk. A növények több mint 75%-a a zárvatermők közé tartozik, az állatfajok kb. 70%-a rovar, és az emlősök több mint fele egyetlen rendbe, a rágcsálók közé sorolható. A taxon-hierarchiában is felfedezhető egyes csoportok kimagasló fajgazdagsága, például

a rácsálók közé tartozó Muridae család genusainak fajszáma kiemelkedő, és itt az egyik genus fajokban jóval gazdagabb a többihez képest (26.4. ábra).

26.2.1.2 Biodiverzitás térbeli mintázata

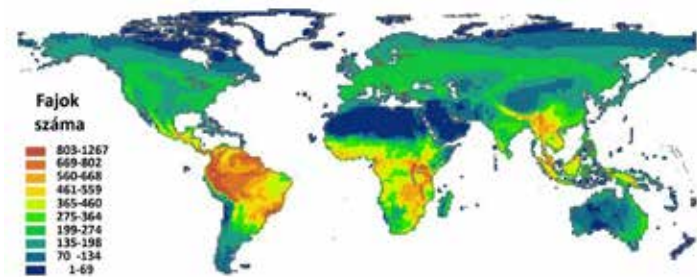
A 23. fejezetben megismert terület–fajszám összefüggés alapján kézenfekvő, hogy nagyobb területen több faj jelenlétét várjuk. Ezt szem előtt tartva a lokális, regionális, kontinentális vagy biomiólekben mért fajszámokat nyilvánvalóan csak azonos területességre vonatkoztatva lehet összehasonlítani. Így kell eljárni akkor is, amikor a globális mintázatra vagyunk kíváncsiak.



26/5. ábra. A karibi szigetvilág madárfaunájának vizsgálata szerint a regionális fajgazdagság növekedésével a lokális fajgazdagság is növekedett [Ricklefs (1987) és Gaston (1998) nyomán módosítva].

A 26/3. ábrán látható, hogy a földtörténeti időben mért fajgazdagság-növekedés a térléptéktől függetlenül jelentkezik. A jelenkori vizsgálatok többségéből is az tűnik ki, hogy egy fajokban gazdagabb régióban a lokális fajszám is nagyobb (26/5. ábra, Ricklefs 1987). Itt is érdemes megjegyezni,

hogy a lokális közösség szerveződésében az ökológiai környezet és a populációs interakciók mellett biogeográfiai folyamatok és a földtörténeti időben zajló történések is szerepet kaphattak.



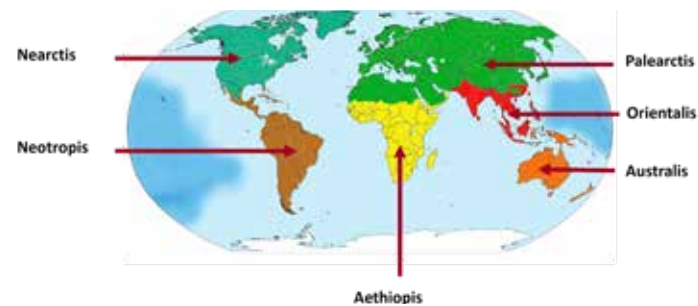
26/6. ábra. A szárazföldi kétélűek, madarak és emlősök együttes fajgazdagsága (fajok száma) a sarkoktól az Egyenlítő felé növekszik [www.biomas.org és Rahbek és mtsai (2019) nyomán módosítva].

Régóta ismert tény, hogy a fajgazdagság a sarkok felől az Egyenlítő felé növekszik (26/6. ábra). Ez a megállapítás igaz a szárazföldekre (néhány taxon kivételével), a mélytengeri és pelágikus életterekre, ugyanakkor a tengerparti sekélyvízi élőhelyek élővilága nem mutatja ezt a trendet. A földrajzi szélesség önmagában nem közvetlen oka a fajgazdagsági trendnek, feltehetően több, a szélességgel együtt változó környezeti tényező lehet felelős a fajgazdagság változásáért.

A szárazföldek és a tengerek élővilágát összehasonlítva a jelenleg ismert állatfajok 84%-a él a szárazföldön és csak 16%-a

a tengerekben (May 1994, Costello és Chaudhary 2017). Annak ellenére magas a szárazföldiek aránya, hogy a tengerekben sokkal hosszabb idő állt a fajképződés rendelkezésére, mint a szárazföldön. A World Register of Marine Species 2017. március 5-i adatai alapján 243 000 faj található a tengeri élőhelyeken (Castello és Chaudhary 2017). Többségük puhatestű és rák, de a csontos és porcos halak fajszáma is jelentős, több mint 18 ezer él belőlük a sós vizekben. A mélytengeri kutatások számos állatfajjal gazdagították az óceáni faunát, de az aszimmetria még mindig feltűnő. May (1994) szerint a különbségek hátterében az állhat, hogy a szárazföldi környezet és általában az aljzatok felszíne sokkal heterogénebb, mint az óceánoké.

Az egyes szárazföldi területek fajkészletében számos hasonlóság mellett feltűnő különbségek is lehetnek. Ez alapján a hasonló szerkezetű és összetételű területeket nagyobb kiterjedésű, sokszor több biomiót is magába foglaló biogeográfiai régiókba sorolták (Wallace 1876, Udvardy 1983, Varga 2019). Leegyszerűsítve, a legtöbb kutató hat nagyobb szárazföldi régiót különít el: Palearctis, Nearctis, Aethiopia, Neotropis és Australis (26/7. ábra). A szárazföldi fajok kétharmada a három trópusi területen él, közülük a Neotropist tartják a legfajgazdagabbnak, de szorosán követi az indotrópusi régió. Fontos megjegyezni, hogy nem minden taxon diverzitása követi a fenti általános trendet (Sutton és Collins 1991, Gaston és Spicer 1998).

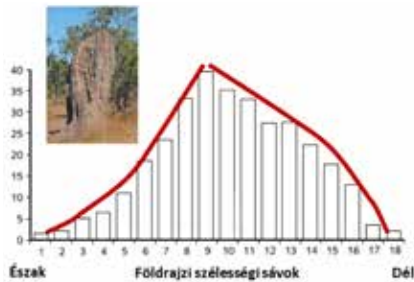


26/7. ábra. A nagyobb szárazföldi biogeográfiai régiók. Elnevezésük és határaik az egyes szerzőknél eltérőek lehetnek. (Óceániát és Antarktisz mint egységeket nem tüntettük fel.)

A tengeri területek tekintetében az élőhelyek komplexitása (bár jóval kisebb, mint a szárazföldeké), a háromdimenziós mozgás lehetősége és a tág vertikális színteztettség (a felszíni vízrétegtől 11 ezer méter mélységig mindenhol lehetséges az élet) alapot ad a biográfiai különbségek megjelenéséhez. A nagyobb régiókat a felszíni tengeráramlások (Hayden és mtsai 1984) és a vízhőmérsékleti viszonyok (Couper 1983) alapján határozzák meg. Fontos különbség a szárazföldi régiók elkülönítéséhez képest az, hogy a tengeri régiók behatárolása nem a jellegzetes élőlények, hanem fizikai-kémiai tulajdonságok alapján történik. A tengeri fajok többsége szilárd felszínhez kötődik (rajta vagy benne él) és csak kb. 2%-uk él állandóan a víztestben. A legfajgazdagabb közösségek a korallzátonyokon találhatóak. Kiemelkedő a Fülöp-szigetek körüli zátonyok gazdagsága. A mikroszkopikus méretű (<1 mm) lények az

óceánok fajgazdagságának kb. 25%-át adják, az 1-100 mm közötti makroszkopikusak a 74%-át, a 10 cm-nél nagyobb, „nagymeretűnek” tekintett élőlények pedig csak 1%-át. A mélytengeri vizsgálatok azt jelzik, hogy gazdag élővilág található a 200-4000 m mély vizekben, melyeket már „mélytengeri” területeknek (deep-oceans) neveznek. A mikroszkopikus élőlények, protiszták, baktériumok, gombák és a meiofauna (általában 1 mm-nél kisebb szervezetek) fajainak fokozatos megismerése a lokális fajgazdagságot bizonyára növelni fogja egyes mélytengeri területeken, de a globális fajgazdagságot feltehetően csak kis mértékben befolyásolhatja.

26.2.1.3 Horizontális és vertikális variancia



26/8. ábra. A természet (Isoptera) genuskok száma földrajzi szélességi sávok mentén. Az adatok 611 ezer km² területű kvadrátokból származnak. Az Egyenlítő a 9. és 10. egység között helyezkedik el [Eggleton (1994) nyomán módosítva]. Fotó: Török János

jellege mellett a mintázatra az is jellemző, hogy a fajgazdagság maximuma nem „pontosan” az Egyenlítőnél van, hanem attól általában északabbra. A növekvő szélességi fokokkal csökkenő biodiverzitást számos példa támasztja alá.

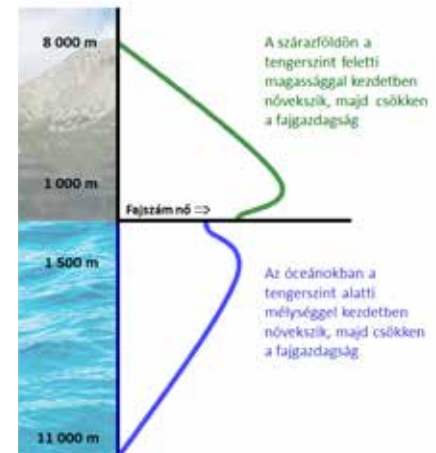


26/2. kép. Levéldarázs (*Tenthredo temula*, Tenthredinidae) © Hectonichus

Vannak természetesen kivételek is, például nem követi az általános mintázatot a levéldarazsak (*Tenthredinidae*) (Kouki és mtsai 1994), a valódi fürkészdarazsak (*Ichneumonidae*) (16/15. kép) és a gyilkosfürkészek (*Braconidae*) (III/5. kép) fajszáma sem (Gaston és Spicer 1998).

A tengerszint feletti magasság, a topográfiai tényezők és az ariditás mértéke eltéréseket okozhat a földrajzi szélességek mentén tapasztalható általános trendben. A hegyvidékeken a magassággal, a tengerekben a mélységgel csökken a fajgazdagság, de nem lineárisan, hanem maximumot mutatva (unimodális összefüggés) (26/9. ábra). A szárazföldön kb. 1000 m tengerszint feletti magasságig növekszik a sokféleség (Rahbek 1995), majd meredeken csökken. Az óceánokban a mélységgel változó fajgazdagság ugyancsak maximumgörbével írható le,

de eltérések vannak a földrajzi régiók és taxonok között. Egyes bentikus csoportoknál (halak, fejlábúak) 1500 m mélységben található a fajgazdagság maximuma (Angel 1993, 1994). Az Atlanti-óceán északkeleti részén az aljzaton élő tengeri csillagok (*Asteroidea*) fajszáma 1800 m körül éri el a maximumot, majd folyamatosan csökken 2800 m-ig, mélyebbre hatolva újra emelkedik és 4700 m körül ismét egy fajgazdag közösséget találunk (Howell és mtsai 2002). Egy újabb vizsgálatban nagyszámú adat elemzése alapján



26/9. ábra A fajgazdagság vertikális változása hasonló mintázatot mutat a szárazföldön (zöld vonal) és a vizekben (kék vonal). A szárazföldön a tengerszint feletti magassággal a vizekben a mélységgel kezdeti növekedést követően erőteljesen csökken a fajok száma (egységnyi területre vagy térfogatra vonatkoztatva) [Idealizált ábra Angel (1993, 1994) és Rahbek (1995) adatai alapján].

három mélységi zónában (egységnyi területeket véve) jelentős különbségek voltak tapasztalhatók a fajgazdagságban: 0-100 m mélységben 1572 faj, 100 és 200 m között 543 faj, a 200 m-nél mélyebb részeken kevesebb mint 157 faj fordul elő átlagosan (Castello és Chaudhary 2017, Ocean Biogeographic System adatai alapján). A földfelszín alatti biodiverzitásról és annak vertikális, a mélységgel történő változásairól érthető okok miatt jóval kevesebbet tudunk, mint az óceánok esetében. A mélységi mintázatra a barlangokban megfigyelt és a mélyfúrások mintáiból azonosított élőlények változatosságából következtethetünk. A barlangok mélyén gazdag, kemoszintetizáló baktériumközösségek alakulhatnak ki (Movable barlang, Románia, 24.TA7). A mélyfúrások során 4000 m mélyről is előkerült számos baktériumtípus. Mindkét módszert figyelembe véve eddig csak kevés adatot sikerült gyűjteni ahhoz, hogy bármilyen mintázatot vagy annak hiányát megbízhatóan igazolhassuk.

26.2.1.4 Endemizmusok

Az észak-amerikai Death Valley Nemzeti Parkban található a 20 m² területű tó, az Ördöglyuk-tó. Ebben él az ördöglyuk fogasponty (*Cyprinodon diabolis*), mely fajt a Földön sehol máshol nem figyelték még meg. Hasonlóan unikális az előfordulása a *Thermonodium esakii*-nek, egy medveállatka-fajnak (*Tardigrada*), amely csak Japán



26/3. kép. Ördöglyuk fogasponty (*Cyprinodon diabolis*, Cyprinodontidae) © Olin Feuerbacher / USFWS



26/4. kép. Medveállat cipeli a petéit a petezacsókjában (Tardigrada)
Fotó: Betz Álmos

egyik hőforrásából ismert. Ezt a medveállatkát már nem is láthatjuk soha többé, mert élőhelyét egy földrengés, a begyűjtött bizonyító példányt pedig az emberi hanyagság tüntette el. Az ördöglyuk fogsapontyot és a medveállatkafajt bennszülött (endemikus) fajnak hívjuk. **A bennszülött fajokat (és más a fajnál alacsonyabb vagy magasabb taxonómiai**

egységeket) korlátozott földrajzi elterjedés jellemzi. Ennek

klasszikus példái a szigeti endemizmusok. A kakapó (bagoly-papagáj, *Strigops habroptilus*) (7/6. kép) csak Új-Zélandon (ott is csak öt kisebb szigeten), az iiwi (skarlátgyapjasmadár, *Vestiaria coccinea*) csak a Hawaii-szigeteken fordul elő, a makik (lemurok, Lemuriformes) közel két tucat faja Madagaszkáron él. A Dél-Amerikában kialakult vendégüzletek (övesállatok,



26/5. kép. Iiwi vagy skarlátgyapjasmadár (*Vestiaria coccinea*, Fringillidae) © Carter Atkinson, U.S. Geological Survey



26/6. kép. Sörényes hangyász (*Myrmecophaga tridactyla*, Myrmecophagidae) (Brazília, Pantanal)
Fotó: Török János

lajhárok és hangyászok, *Xenarthra*) öregrendjének képviselői ma is csak az Újvilágban fordulnak elő. A genomikai kutatások elterjedésével nemcsak területi, hanem **genetikai izolációval is jellemezhetik a bennszülött fajokat.** Az endemizmusok tér- és időmintázatának jobb megismerését segíti elő a filogenetikai módszerek alkalmazása

többek között azért is, mert az endemikus fajokban gazdag területek nem szükségszerűen egyeznek meg a jelentős filogenetikai endemizmusokat felsorakoztató területekkel (Mishler és mtsai 2014). A filogenetikai megközelítés azt is lehetővé teszi, hogy az endemizmusok két altípusát, a paleo- és neo-endemizmust pontosabban lehessen elkülöníteni, és nemcsak fajszinten, hanem a leszármazási vonalakat tekintve is. A paleo-endemikus fajok vagy taxoncsoportok földtörténetileg régebben alakultak ki, és elég idő állt rendelkezésükre ahhoz, hogy elterjedésük kiszélesedjen. Napjainkra azonban areájuk összezsugorodott, és ezért endemikusnak tekintik őket. A neo-endemikus fajok/csoportok evolúciósan fiatalabbak, és még a kialakulásuk helyén, általában egy szűkebb területen élnek, szétterjedésüket feltehetően a kialakulásuk óta eltelt rövidebb idő korlátozta.

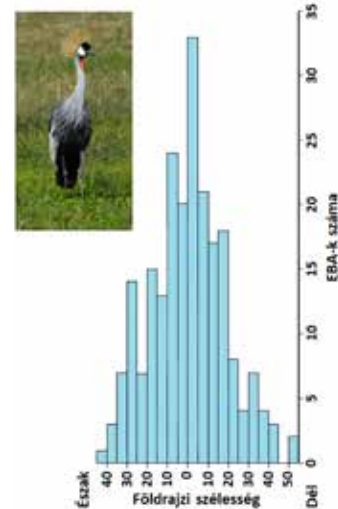
Bizonyos területeken számos endemikus faj található, ezeket a területeket az endemizmusok szempontjából **centrumoknak vagy „forrópontoknak”** (endemism hotspots) nevezik. Az

endemikus fajok koncentrációjának hátterében az élőhely és az ottani klimatikus állapotok viszonylagos változatlansága állhat. Harrison és Noss (2017) vizsgálatai szerint az endemikus centrumok klimatikus „refúgiumoknak” (menedékhelyeknek) is tekinthetők. Egyes refúgiumokra jellemző, hogy területükön a múltbeli klímafluktuációk enyhébbek voltak, más területeken az óceáni áramlatok vagy a hegyvidéki topográfia enyhíthette a klimatikus hatások mértékét. A kiegyenlített klíma következtében számos faj fennmaradhatott. Harrison és Noss szerint a régebbi „refúgiumok” a jövőben is klimatikusan kiegyenlített, ún. „pufferolt” élőhelyek lehetnek, és enyhíthetik a jelenlegi klímaváltozás (pl. a melegedés) biológiai sokféleségre gyakorolt, sokszor negatívan jelentkező hatását.

Az endemikus fajok aránya a vizsgált terület (élőhely) nagyságával gyenge, a fajgazdagságával viszont erősebb pozitív kapcsolatot mutat (Gaston és Spicer 1998). Kimutatták, hogy az endemikus szárazföldi emlős- és madárfajok száma nagyobb azokban az országokban, ahol az emlősök, illetve a madarak fajgazdagsága nagyobb (Ceballos és Brown 1995, Balmford és Long 1995). Mivel a fajgazdagság az Egyenlítő felé haladva nő, azt várjuk, hogy az endemikus fajok is egyre gyakoribbak lesznek.

A Nemzetközi Madárvédelmi Szervezet (BirdLife International) saját felmérései alapján azonosított 218 ún. EBA területet (Endemic Bird Area). Az EBA olyan terület, ahol a madárközösségnek van legalább két endemikus tagja (lásd még 26.TA2 és 26.TA3). Az EBA-k elhelyezkedése alátámasztotta, hogy az endemikus fajok és az EBA-k gyakoribbak az Egyenlítő környékén, mint a sarkok közelében (26/10. ábra, Long és mtsai 1996).

Az ember természetátalakító tevékenysége különösen a bennszülött fajokat veszélyezteti, közülük is főleg azokat, amelyek elterjedési területe viszonylag kicsi.

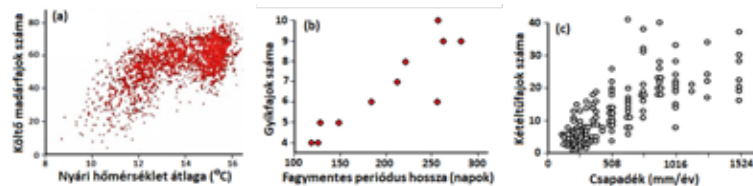


26/10. ábra. 218 endemikus area (EBA) eloszlása a fajgazdagságokhoz hasonlóan sarki–egyenlítői trendet mutat. További magyarázat a szövegben [Bibby és mtsai 1992, Gaston és Spicer (1998) nyomán módosítva]. Fotó: Török János

26.2.2 A környezet és a biodiverzitás korrelatív változásai

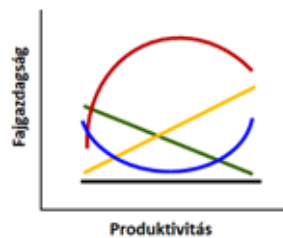
A földrajzi szélességi és hosszúsági fok vagy a tengerszint feletti magasság és az óceáni mélység önmagukban nem határozzák meg az élőlényközösségek változatosságát (pl. mert a tér nem niche-dimenzió, 2.2.2). A térben változó környezeti tulajdonságok (pl. a csapadék mennyiségének térbeli és időbeli

varianciája) ugyanakkor kapcsolatban lehetnek a biodiverzitás varianciájával. Az egy vagy több változóval jellemzett környezet és a fajgazdagság között kimutatható korrelációk nem jelentenek okozati kapcsolatot, ennek ellenére megismerésük segíthet a mintázat megértésében. A vizsgálatok kimutatták, hogy egyes klimatikus változók, például a hőmérséklet, a csapadék vagy az ezekből származtatott egyéb változók (pl. evapotranspiráció) összefüggnek a fajgazdagsággal (26/11. ábra). Wright és mtsai

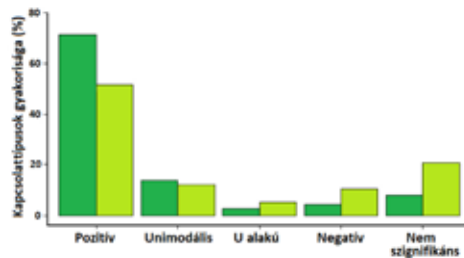


26/11. ábra. Környezeti változók és a fajgazdagság kapcsolata. (a) A nyári átlaghőmérséklet és a költő madarak száma Nagy-Britanniában, (b) a fagymentes időszak hossza és a gyíkfajok száma észak-amerikai sivatagokban, (c) a csapadékmennyiség és a kétélteűk fajszauma Ausztrália különböző élőhelyein [(a) Lennon és mtsai (2000), (b) Pianka (1967), (c) Gaston és Spicer (1998) nyomán módosítva].

26/12. ábra. A sematikus ábra a produktivitás és a fajgazdagság közötti változatos kapcsolatokat mutatja, melyek a léptéktől, az élőhelytípustól, a taxontól és az emberi hatás mértékétől függően jelenhetnek meg. A nem szignifikáns (fekete vonal) összefüggés mellett az unimodális (sötétvörös vonal) és a pozitív (narancssárga vonal) kapcsolatok a gyakoriak. Az U-alakú (kék vonal) és a negatív (zöld vonal) összefüggéstípus ritka [Waide és mtsai (1999), Purvis és Hector (2000), Adler és mtsai (2011), Cusens és mtsai (2012), Gillman és mtsai (2014), Brun és mtsai (2019) nyomán módosítva].



(1993) szerint azok a környezeti változók, melyek potenciális energiaforrások, feltételezett fontosságuk miatt nagyobb részét magyarázhatják a fajgazdaság változatosságának. Az egyik leggyakrabban vizsgált ilyen típusú változó a primer produkció (26/12. ábra). Szem



26/13. ábra. A nettó primer produkció (NPP) és a fajgazdagság közötti kapcsolattípusok gyakorisága. A világoszöld oszlopok az állatokkal végzett 115 vizsgálat eloszlását mutatják, a sötétzöld oszlopok a növényekkel végzett 58 vizsgálatét [Gillman és mtsai (2014) nyomán módosítva].

előtt kell tartanunk azonban, hogy a primer produkció biomok közötti varianciáját éppen az előbb említett klimatikus változókkal próbálják magyarázni (lásd még 20.3.2.). A legtöbb vizsgálat pozitív kapcsolatot mutatott ki a produkció (általában NPP-vel becsülve) és a különböző taxonok (növény,

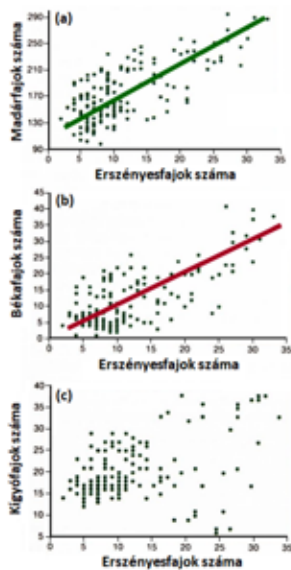
állat, gerinctelen, gerinces, emlős, madár vagy pl. ektoterm, endoterm) fajgazdagsága között (Cusens és mtsai 2012, Gillman és mtsai 2014) függetlenül az ökoszisztémák típusától (szárazföldi és édesvízi). Korábbi metaanalízisek (Waide és mtsai 1999) gyakran találtak az unimodális kapcsolatot is, de van példa a negatív, az U-alakú és természetesen a nem szignifikáns összefüggésekre is (26/13. ábra). A kapcsolat léptékfüggőségében (lokálistól globálisig) sincs egyetértés, egyes metaanalízisek szerint a lépték nem módosítja az összefüggés típusát (Cusens és mtsai 2012, Gillman és mtsai 2014). Mások viszont egy adott léptékben is többféle kapcsolatot (pozitív, unimodális, negatív) mutattak ki különböző élőhelytípusok (erdő, rét) és különböző biodiverzitási dimenziók (taxon, filogenetikai, funkcionális sokféleség) között (Brun és mtsai 2019).

26.2.2.1 Taxonok kovarianciája

A biodiverzitás globális (vagy akár kisebb léptékű) mintázatára egyes nagyobb taxonok fajgazdagságából következtethetünk. Az eddigi adatokból ismert néhány „kézenfekvőnek” tekinthető tény, például az, hogy a sivatagokban kisebb a fajgazdagság, mint a mérsékeltövi lomboserdőkben, az utóbbiakban pedig kisebb, mint a trópusi esőerdőkben. Annak ellenére elfogadjuk ezeket az eltéréseket, hogy fajismereti hiányosságok, mintavételezési nehézségek és a pénzügyi támogatások szűkössége miatt nem ismerjük egy adott élőhelyen, az ott élő összes fajt. Érdemes feltenni azt a kérdést, hogy egyes taxonok sokfélesége jelezheti-e más taxonok fajszaumát? Különösen fontos ez a lokális és regionális biodiverzitási „hotspot-ok” kijelölésekor. A biodiverzitási „forrópontok” azonosítását leegyszerűsítene, ha a mintázatok hasonlóak lennének a taxonok, taxoncsoportok között.

Néhány jól vizsgálható (és eddig is intenzíven tanulmányozott) csoport (madarak, nappali lepkék, hüllők, fásszárú növények stb.) földrajzi szélességek mentén mért fajgazdagsági adatai hasonló mintázatot mutatnak, mely alapot ad az egyezőség feltételezésére. Milyen mechanizmusok miatt várhatunk korrelációkat a különböző taxonok globális mintázata között?

- A tapasztalatok szerint egyes területeken nagyobb a biodiverzitás, mint más területeken, így feltételezhetjük, hogy a „megadiverz” területeken, a még **nem ismert háttérokok** miatt, az összes taxon fajgazdagsága jelentős.
- Az egyezőség megjelenhet, ha a különböző taxonok **hasonló módon reagálnak a környezeti változók** (pl. csapadék) **varianciájára**, vagy akkor, ha a taxonok más-más változóra reagálnak, de ezek a változók egymással korrelálnak.
- Ha egy vagy néhány taxon fajgazdagsága megnő (akár a véletlen következtében), az **interspecifikus interakciók** (táplálkozási, kompetitív, mutualisztikus stb.) révén várható, hogy több taxon esetében is nőni fog a diverzitás.



26/14. ábra. Három ausztrál gerinces csoport fajgazdagságának kapcsolata az erszényesek fajgazdagságával. Az egyenesek a szignifikáns lineáris korrelációk szemléltetését szolgálják. Minden pont egy 57,6 ezer km²-es kvadrátban történt felvételezés eredménye. További magyarázat a szövegben [Pianka és Schall (1981) és Gaston (2000) nyomán módosítva].

Globális léptékben Williams és mtsai (1997) jó egyezést kaptak a magvas növények, kétélűek, hüllők és emlősök családszintű fajgazdagsága között. **Kontinentális léptékben** Ausztráliában az erszényesfajok száma pozitívan korrelált a madarak és a békák fajgazdagságával, de a kigyók fajszámával a kapcsolat nem volt szignifikáns (26/14. ábra. Pianka és Schall 1981, Gaston 2000). Nagy-Britanniában **regionális léptékben** nem, vagy csak gyenge összefüggést találtak öt élőlénycsoport fajgazdagsága között (Prendergast és mtsai 1993). A kiragadott példákban, különösen nagyobb léptékben megjelennek a fajgazdagsági kovarianciák, ugyanakkor azok okozati hátterét még nem sikerült felderíteni. A nem konzekvens mintázatok miatt nincs egyetértés a kutatók között a taxondiverzitások egyezőségének általános elterjedtségéről (Gaston 2000). Jelenleg nem ismerünk olyan „közös nevezőt”,

ami alapján egy taxon diverzitásából egy adott területen, az ott élő többi taxon diverzitását megbecsülhetnénk.

26.2.3 A biodiverzitás globális mintázatának okozati háttere

Az egész Földre kiterjedően a fajgazdagságot, ahogy 26.1-ben már említettük, a fajképződés (speciáció) és a fajkipusztulás (extinkció) egyenlege alakította, illetve alakítja jelenleg is. Kisebb térléptéken a természetes diszperzió (be- és elvándorlás) és az ember aktív vagy passzív behurcolási tevékenysége (mesterséges diszperzió) befolyásolhatja (akár jelentős mértékben is) a fajgazdagságot. Az antropocén korszakban a mesterséges diszperzió sebessége jelentősen felgyorsult.

A fajgazdagság földrajzi szélességgel kapcsolatos változásának magyarázatára több tucat hipotézis (mechanizmus, folyamat) is ismert (Gaston 2000). Ezek a hipotézisek nem egymást kizáróak, többségük inkább részben vagy teljesen átfedő, mert hasonló vagy párhuzamosan ható folyamatokkal, mechanizmusokkal magyarázza a mintázatot. Bár okozati tényezőként tekintenek ezekre a mechanizmusokra, de a globális (tér- és idő-) léptékben végezhető kísérletek értelemszerű hiánya miatt csak korrelatív kapcsolatok kimutatására van lehetőség. A leggyakrabban

emlegetett mintázatalakító folyamatok a következők: véletlen hatások, környezeti stabilitás, élőhely-heterogenitás, a produktivitás mértéke és az interspecifikus interakciók.

Az új egyedek (és ezáltal új változatok és új fajok) megjelenése szempontjából az elérhető energia kulcsfontosságú lehet, ezért a felsorolásból ragadjuk ki a produktivitást, melyről a 26.2.2-ben már említést tettünk. A **produktivitási hipotézis** szerint a fajgazdagság globális változásának „okozati” hátterét a területek eltérő produktívitasában kell keresni. A modellekben szereplő elérhető energiát általában a nettó primer produkció (NPP) alapján becsülik. A vizsgálatok szerint globális skálán leggyakrabban pozitív lineáris korreláció tapasztalható a fajgazdagság és az elérhető energia mennyisége között (20/19. ábra). A mintázat magyarázatánál nehézséget jelentenek a következők:

- i) Az elérhető energiát a **jelenlegi NPP-ből becsülik**, ugyanakkor a fajgazdagság nagyobbik része evolúciós időben alakult (ez bármely léptékben mért kapcsolatra igaz).
- ii) Sok taxon, amelyeknél a sarki–egyenlítői fajgazdagság-változás megfigyelhető, az elérhető **energiának csak jelentéktelen részét használja**. A Hubbard Brook Kísérleti Állomáson, erdei közösségekben azt kapták, hogy a madarak az éves NPP-nek csak 0,17%-át használták. Ezért nem várható, hogy a teljes NPP jelentősen befolyásolná az ott élő madárfajok számát.
- iii) A modellek általában nem veszik figyelembe az **energia elérhetőségének időbeli variációját**.

Az említett nehézségek miatt nem valószínű, hogy a fajgazdagság alapvető meghatározója az elérhető nettó energia mennyisége lenne.

Legalább két olyan hipotézis ismert, amely a Föld fizikai szerkezetéből következő hatásokkal próbálja magyarázni a földrajzi szélességgel történő fajgazdagság-változásokat. A **„centrum” hipotézis** szerint nincs környezeti gradiens, ami közvetlenül befolyásolná a fajkeletkezés és -kipusztulás mértékét, hanem véletlenszerűen alakult kapcsolat van a fajok földrajzi elterjedésének mérete és elhelyezkedése (egyszerűség kedvéért az elterjedés centruma) között. A részletesebb kifejtéstől eltekintve ez azt eredményezi, hogy bizonyos (fizikai, klimatikus stb.) kényszerek által korlátozott területen a fajgazdagság szisztematikusan fog változni, mivel a határokhoz közeli elterjedési centrumokból kisebb a mozgási lehetőség, mint a középső részekben elhelyezkedő fajoknál. Elsősorban nagyobb szigetek fajgazdagságának magyarázatára alkalmazták ezt a hipotézist. Az elterjedéseket korlátozó kényszerek sokszor fajspecifikusak, ezért Gaston (2000) megkérdőjelezi a „centrum” hipotézis alkalmazhatóságát a fajgazdagság globális változásának magyarázatára.

A másik hipotézis, a **területhatás hipotézis** szerint a területek eltérő kiterjedtsége okozza a mintázatot. A hipotézis alapja a 23. fejezetben részletesebben tárgyalt terület–fajszám kapcsolat. Az elképzelés szerint a szárazföldi területek (pontosabban azok, amelyek azonos makroklimával rendelkeznek) a sarkoktól a trópusok felé haladva egyre kiterjedtebbek. Ennek

hátterében egyrészt az áll, hogy a hőmérsékleti gradiens nem lineárisan változik a földrajzi szélességgel, az északi 20. és a déli 20. szélességi fok között szinte állandónak tekinthető, így a trópusokon a hasonló környezeti feltételekkel rendelkező szárazföldi területek sokkal kiterjedtebbek, mint a mérsékelt övben vagy a sarkok közelében lévők.

A fentiek alapján a trópusok felé haladva a nagyobb területeken elvárható, hogy magasabb a fajkeletkezési ráta, és alacsonyabb a kipusztulás valószínűsége, ezért fajgazdagabbak a közösségek. Ennek a hipotézisnek a feltételezéseit is nehéz lenne kísérletesen tesztelni, mivel lehetetlen a potenciálisan ható tényezőkre kontrollálni és csak a területhatást vizsgálni, de Gaston (2000) szerint ellene szól, hogy számos vizsgálat alapján a klíma erőteljesebb változásai északon növelik és nem csökkentik az ökológiai zónák (hasonló klímával rendelkező területek) kiterjedtségét (pl. a tajgaöv szélessége).

A területhatás mellett más változók jelentősebben befolyásolhatják a fajgazdagságot. Ismert, hogy északon alacsony a már említett produktivitás és/vagy kevesebb az elérhető energia, ami a kiterjedtebb területek ellenére is korlátozhatja a fajgazdagságot. Északon az erőteljes lokális klímaingadozások inkább a tágtűrűsű fajok megtelepedését teszik lehetővé. Az ökológiai zóna nagy kiterjedése miatt ezek földrajzi elterjedtsége is nagyobb, de a generalista fajok száma jóval kisebb, mint a specialistáké. Erre a hipotézisre is igaz, hogy egyedül nem magyarázhatja a földrajzi szélességgel kapcsolatos mintázatot (lásd még 10.TA5.4.)

A fenti megközelítések mindegyike egyetlen közös háttérrel próbálja magyarázni nagyon különböző taxonok elterjedtségét. Nehéz belátni, hogy a tengeri egysejtűeknél és a nagytestű szárazföldi herbivoroknál vagy a trópusi nyílméregbékáknál is ugyanaz a környezeti tényező befolyásolja a fajok keletkezését és eltűnését. Mint korábban említettük, számos vizsgálatból úgy tűnik, hogy a biodiverzitás-mintázatok létrehozásában feltehetően nem egyetlen, hanem inkább több környezeti változó együttes hatása érvényesülhetett.

26.2.3.1 Egy integratív megközelítés a globális fajgazdagság varianciájának magyarázatára

Az ezredfordulót követően egy figyelemre méltó hipotézis jelent meg a fajgazdagság globális mintázatának magyarázatára. John Wiens és Michael Donoghue (2004) elképzelésének elsődleges célja az volt, hogy közös gondolkodásra serkentse a biogeográfusokat, a filogenetikusokat, az evolúcióbíológusokat és az ökológusokat a globális ökológiai mintázatok és mechanizmusok jobb megismerése érdekében. Közösen megoldandó példaként említették a szélességi körök mentén változó fajgazdagság háttérének megismerését. Szerintük az ökológusok eddig főleg a környezeti változók és a fajgazdagság közötti korrelációkat elemezték lokális és regionális léptékben. A korrelációk, bár fontos ismereteket adnak, de nem mondanak semmit arról, hogy egy adott területen a fajgazdagság hogyan nő vagy csökken az időben, vagyis a fajképződés, a kipusztulás

és a diszperzió milyen mértékű. Ebben az esetben az ökológia valódi kérdésére **a miéértre** (lásd 1. fejezet), a választ leginkább a történeti biogeográfia próbálja megadni, mely általában nagyobb léptékben az evolúciós és biogeográfiai folyamatok együttes szerepét vizsgálja a fajgazdagság kialakulásában. Wiens és Donoghue (2004) a korábban megismert mintázatok, valamint a fajképződési, kipusztulási és diszperziós folyamatok elemeit szintetizálva megalkotta a **trópusi konzervativizmus hipotézist** (TKH), melynek alapját három megközelítés adja:

- i) Fajképződési idő. Ha egy filogenetikai klád trópusi eredetű, akkor pusztán a trópusokon eltöltött hosszabb idő miatt a jelen korban sokkal több trópusi fajt tartalmaz, mint mérsékelt övit vagy tajgaövit (ha egyáltalán tartalmaz ilyeneket).
- ii) Földrajzi kiterjedtség. Sok klád trópusi eredetű, aminek okát abban látják, hogy a fajképződési folyamatok alatt a szárazföld jelentős része hosszabb ideig trópusi éghajlatú lehetett. A mérsékelt övi területek nagysága kb. 30-40 millió évvel ezelőtt kezdett növekedni, ezzel párhuzamosan csökkent a trópusi területek nagysága. A jóval kiterjedtebb trópusi területeken több, jelenleg is megtalálható klád keletkezhetett, mint a kisebb mérsékelt övi vagy tajgai területeken.
- iii) Konzervált niche (niche-rugalmatlanság, trópusi niche konzervativizmus). A trópusokon keletkezett fajok többsége a trópusi klímához adaptálódott. Diszperzója során csak néhány faj volt képes alkalmazkodni a mérsékelt vagy tajgai környezethez. Az új élőhelyekre szétterjedő fajok többsége valószínűleg nem tudott az új környezethez alkalmazkodni, így tartósan megtelepedni, ezért nagyobb részük kipusztult.

Néhány konkrét vizsgálat eredményéhez jól illeszkedik a TKH. Például a filogeográfiai vizsgálatok a zárwatermők csoportjainál és az újvilági madaraknál is trópusi eredetet mutattak ki, és megjelenésüket a mérsékelt övi területeken csak későbbi időszakra teszik. Mindkét csoport fajgazdagsága a TKH által jósolt, a sarkoktól az Egyenlítőtől irányuló növekedést mutatja. A TKH magyarázhatja azt a megfigyelést is, hogy filogenetikailag távoli trópusi csoportok areájában hasonló, az északi mérsékelt öv irányába mutató diszperziós határokat lehet megfigyelni. A határokat feltehetően klimatikus hatások és/vagy a konzervált niche rajzolja ki, mert erősen korlátozó geográfiai (fizikai) akadályokat nem tudtak azonosítani. Például Mexikóban, Kínában, Vietnámban a trópusi és mérsékelt övi területek találkozásánál láthatunk markáns elkülönüléseket a fajösszetételben, ugyanakkor áthághatatlan fizikai határok nehezen azonosíthatók. Ezek a határvonalak sokszor egybeesnek a jól ismert állatföldrajzi egységek határaival, amelyekre már Wallace (1876) is felfigyelt. A konzervatívított



26/7. kép. Karmos féreglábu (*Peripatus* sp., Onychophora)
Fotó: Szövényi Gergely



26/8. kép. Álarcos trogon
(*Trogon personatus*, Trogonidae)
© J.C. Boone

trópusi niche működésére utalhat az a tény is, hogy számos növény-csoport, valamint az állatok közül a karmos feregglábúak (*Onychophora*), lábatlan kétéltűek (*Gymnophiona*), krokodilok, papagájok, trogonok, főemlősök a trópusi területeken elterjedtek, viszont hiányoznak (vagy csak néhány fajjal képviseltetik magukat) a mérsékelt övi élőhelyekről.

Wiens és Donoghue (2004) szerint a TKH nem kérdőjelezi meg a globális fajgazdagság és különböző környezeti változók korrelatív kapcsolatait, hanem inkább kiegészíti azokat egy lehetséges mechanizmussal, ami segít az okozati háttér feltárásában. A földrajzi szélességgel változó fajgazdagság robusztus trendje alóli kivételekre, például fajgazdag területeken található fajszegény sivatagokra és hőforrásokra szintén adhat magyarázatot a TKH által felvetett niche-rugalmatlanság. Sőt, a mérsékelt övön kialakult taxonok Egyenlítő felé csökkenő fajgazdagsága is értelmezhető ezzel a hipotézissel.

A TKH alternatívájaként vagy vele párhuzamosan előforduló mechanizmusként felmerülhet, hogy egy adott taxon fajképződési üteme (ami alatt a speciáció és az extinkció egyenlegét kell

érteni) eltérő lehet különböző területeken. Például a trópusi és a mérsékelt övet összehasonlítva, és a rendelkezésre álló időt, valamint a területi hatást egyenlőnek tekintve, a fajképződés gyorsabb a trópusokon, mint a mérsékelt övi területeken. Ebben az esetben pusztán a sebesség miatt nagyobb a fajok sokfélesége a trópusokon, mint a mérsékelt övben. Egy másik alternatíva lehet, hogy a holarktikus (nearktisz és palearktisz együtt) régióban a magasabb szélességi fokok fajgazdagságát a pleisztocénbeli glaciális előretörések erősen csökkentették, ami jelentős fajvesztést eredményezett a tajga és a mérsékelt övi területeken a trópusi területekhez képest. Egyesek szerint a trópusi és szubtrópusi magashegységekben a klimatikus régiók közötti akadályok hatékonyabban akadályozták a diszperziót. Emiatt növekedhetett a fajképződés sebessége, ami hozzájárult a trópusok nagyobb fajgazdagságához. A mérsékelt övi hegyvidékeknél ilyen jelenséget nem tapasztaltak (Janzen 1967). Ezek az alternatívák nem zárják ki a TKH predikcióinak érvényesülését, de arra felhívják a figyelmet, hogy egyes taxonoknál és bizonyos élőhelyeken más mechanizmusok is szerephez juthattak a mintázat kialakításában (lásd még 26.2.1.1). Meg kell jegyezni azonban, hogy a TKH kiterjedt tesztelése (vagy inkább adatokkal történő alátámasztása) még nem történt meg és hasonlóan más hipotézisekhez, a nagy tér–idő lépték miatt kísérletesen nem is lehet érvényességét vizsgálni.

26.TA1. ÉRTÉK-E A BIODIVERZITÁS?

A címben megfogalmazott kérdés csak emberi megfontolások alapján értelmezhető. Külön tudományterület, az ökológiai gazdaságtan próbál a természet vonatkozásában értékes és „értéktelen” kategóriákat felállítani. Legtöbbször az „értéket” pénzben is kifejezi, és így a pénz mennyisége mutatja meg az „érték” nagyságát. Szinte minden természetvédelemmel vagy biodiverzitással kapcsolatos könyv foglalkozik a sokféleség „értékével”. Ennek háttérben az áll, hogy a döntéshozók (de nem csak ők) csak érdekek mentén tudnak gondolkodni és döntéseket hozni.

A közgazdászok által köztulajdonnak tekinthető természeti „erőforrások” értékének általában több típusát is elkülönítik. A természet kizsákmányolása kapcsán megkülönböztetnek **közvetlen használati értéket**, melynek két típusa lehet: a fogyasztói és a termelői érték. **Fogyasztói értéknek** nevezik, amikor a halászok, vadászok vagy gyűjtögetők a természeti erőforrásokat saját maguk használják, például a családtagok fogyasztják el a kifogott halakat. Ha eladják a piacon, vagy más árura cserélik, akkor **termelői értéknek** hívják.

A **közvetett használati értéket** nehezebb számszerűsíteni. Olyan áttételes gazdasági előny lehet, melyet a biodiverzitáshoz kötnek. Legtöbbször nem jár közvetlen emberi beavatkozással (a javak kiaknázásával). Például éghajlatszabályozás, CO₂-elnyelés és O₂-kibocsátás vagy a talajerózió megakadályozása. Nem fogyasztói közvetett használati érték lehet a növényeket beporzó rovarok által elért terméshozam értéke is.

Egyéb ún. „kreált értékeket” is használnak még az ökológiai gazdaságtanban, például **potenciális értéknek** nevezik a jövőben várható közvetlen vagy közvetett használati értéket. Például az erdőgazdálkodásban a jelenlegi sarjerdő vágásretten becsült értéke vagy különböző növények értéke bennük található kemikáliák miatt, melyeket a gyógyszeriparban vagy a kozmetikai iparban használhatnak fel. A kicsavart értelmezésű **létezési érték** olyan befektetési érték, mellyel óvni és védeni szeretnénk azokat a fajokat, melyek korábbi, ember általi pusztításának negatív hatásait most realizáljuk.

Ha túllépünk a gazdasági megközelítéseken, könnyen beláthatjuk, hogy a 3,5 milliárd éves fejlődési folyamat eredményeként létező földi sokféleség semmilyen humán szemléletű „értékrendszerrel” nem mérhető. Az evolúció szelekciós erőit sem lehet, és nem is kell „forintosítani”. Bár ez a felfogás elsősorban hasonlít a humánétika szemléletéhez, mégis távol áll azoktól, mert nem a létezéshez való jog (emberi kategória) és a haszontól lecsupaszított belső érték (szintén emberi kategória) alapján áll, hanem a természet értékektől mentes elfogadását és tiszteletét propagálja.

26.TA2. ENDEMIKUS FAJOK ÉS TERÜLETEK

Az 1980-as években a BirdLife International, a nemzeti madárvédelmi szövetségek/egyesületek nemzetközi szervezetének

kezdemenyezésére felmérték azokat a területeket (élőhelyeket), ahol **legalább két olyan madárfaj él, melyek korlátozott elterjedésűek** (vagyis endemikus fajok). Ezeket a területeket endemikus területeknek (Endemic Bird Areas, EBAs) nevezték el. Egy faj (egyedeinek) elterjedését korlátozottnak tekintették, ha az egyedek 50 ezer km²-nél kisebb területen éltek. 1987-re a vizsgálatok alapján 218 EBA területet azonosítottak, melyek összterülete a Föld szárazföldi területeinek 4,5%-át teszi ki. Az endemikus madarak előfordulási területei gyakran természetvédelmi területek is. 77%-uk trópusi és szubtrópusi biotópokban található, főleg szigeteken és a hegyvidékeken. A Fiji-szigetek 150 tagját egyetlen EBA-nak tekintették (28 endemikus madárfajjal), mint ahogy Tasmániát (12 fajjal), Galápagost (24 fajjal) és Ceylont (26 fajjal) is. A legtöbb EBA erdővel borított terület. Összesen 2500 madárfajt találtak (az ismert madárfajok kb. negyede és a veszélyeztetett vagy sérülékeny madárfajok több mint fele), melyek elterjedése kisebb volt a fenti területméretnél. **A korlátozott elterjedésű fajokat elnevezték endemikus fajoknak.** Voltak olyan madárfajok, melyek csak néhány km²-es területen éltek, és voltak olyan előfordulások, melyek ezer km²-nél nagyobb területet öleltek fel. Ha csak egyetlen fajt találtak, melynek elterjedése nem haladta meg az 50 ezer km²-t, akkor azt a területet **másodlagos endemikus területnek** nevezték el. Ezekben az endemikus fajok 7%-a található meg. Később nemcsak madarakra, hanem más állatcsoportokra, gombákra és növényekre is kiterjesztették ezeket a felméréseket. Az EBA-k 70%-a átfed az endemikus növények elterjedési területeivel. Fontos megjegyezni, hogy az EBA-k meghatározásában az elterjedések korlátozottsága számított és nem a fajok filogenetikai kialakulásának földrajzi helye.

Korlátozott elterjedésük miatt az endemikus fajok (bármilyen taxonhoz is tartoznak) kimagaslóan veszélyeztetettek. Kipusztulásukat a természetes folyamatok mellett leginkább az emberi tevékenységek (orrvadászat, élőhelypusztítás, idegen fajok behurcolása stb.) okozzák. Sérülékenységük miatt egyed-számváltozásukat kiemelt figyelemmel kell kísérnünk.

26.TA3. A KÁRPÁT-MEDENCE ENDEMIKUS ÁLLATFAJAI

Európát tekintve három kiemelt endemikus régiót („forrópontot”, hotspot-ot) lehet elkülöníteni: a Pireneusi-félsziget déli része, az Appennini-félsziget Közép-Európával együtt, valamint a Balkán-félsziget. A fajok elterjedési területei nem ismerik az országhatárokat, ezért amikor Magyarország endemikus (bennszülött) állatfajait szeretnénk számba venni, akkor praktikusabb a Kárpát-medence (beleértve a Kárpátok hegyvidékeit is) mint földrajzi egység endemikus fajaira tekintenünk. A földtörténeti harmad- és negyedidőszak alatt jelentős éghajlati és geomorfológiai változások zajlottak ezen a területen, melyek nagyban befolyásolták a fajképződés, a fajkipusztulás, valamint a be- és elvándorlás folyamatait is. A negyedidőszak lehűlési és melegedési periódusai mozaikos élőhelyeket alakítottak ki (sztyepp-, erdősztyepp- és erdőfoltokkal). A foltosság elősegítette az endemikus (és reliktum-) fajok fennmaradását.

A kevésbé vagilis, gyenge diszperziós képességekkel rendelkező és speciális élőhelyeken, például barlangokban, talajban vagy annak felszínén élő fajok között gyakrabban találunk endemikusakat. A jelenleg ismert puhatestűek (Mollusca) 30%-a, a kaszás pókok (Opilionida) 28%-a, az ikerszélvényesek (Diplopoda) 20%-a és a giliszták (Lumbricida) 42%-a kárpát-medencei bennszülött fajnak tekinthető.

Hazánk jelenlegi területén a Mecsekben, Bükkben és a Gömör-Tornai karszton található jelentősebb mennyiségben endemikus fajokat. A kárpáti területeket tekintve a Déli- és Keleti-Kárpátokból, a Bánság hegységeiből és az Erdélyi-sziget-hegységből ismertek nagyobb számban az endemikusok. Kizárólag a Bükk és a Tornai-karszt speciális élőhelyein találkozhatunk az tornai patakcsigával (*Bythinella pannonica*). A Bátor-barlangban egy endemikus százlábúfajt (*Lithobius lucifugus infernus*), az Abaliget-barlangban pedig két ikerszélvényesfajt (*Hungarosoma bokori* és az *Orobainosoma hungaricum*) találtak a szakemberek. A puhatestűek közül ikonikus endemikus fajként említhetjük a bánáti csigát (*Drobatia*



26/9. kép. Bánáti csiga (*Chilostoma banaticum*, Helicidae)
Fotó: Deli Tamás



29/10. kép. Kék meztelencsiga (*Bielzia coeruleans*, Limacidae).
Kék és türkiz színváltozat és egy juvenilis példány.
Fotó: Turóci Ágnes

banatica), egy harmadidőszaki maradványt, továbbá a kék meztelencsigát (*Bielzia coeruleans*), az egyenes szárnyúak közül a magyar tarszát (*Isophya costata*). Főként pusztai gyepek lakója a magyar futrinka (*Carabus hungaricus*) (Bevezetés III/2. kép), amely genetikailag is

elkülöníthető a Kárpátoktól keletre élő állományoktól (Varga 2018). A Kárpát-medence sík- és dombvidékein egyaránt megtalálható a pannon hólyaghúzó (*Mylabris pannonica*). A Kárpát-medence belső részein főleg negyedidőszaki (fiatal) endemikusok fordulnak, például a „fóti” boglárka (*Kretania pylaon*) melynek számos endemikus alfaja található Kárpátok karéjában belül.

A gerincesek között kevesebb endemikus fajt találunk. Kárpát-medencei bennszülöttnek tekintik a kisebb vízfolyásokban gyakori a Petényi-márnát (*Barbus peloponnesius petenyei*), melynek elterjedése Duna medencéjére és a Dnyeszter vízgyűjtőjére esik. Duna vízgyűjtőjére nézve bennszülött fajok például a tiszai ingola (*Eudontomyzon danfordi*) a leánykoncert (*Rutilus pigus*), a dunai galócát (*Hucho hucho*), selymes durbincot (*G. schraetzer*). A magyar bucó (*Zingel zingel*) a Duna és a Dnyeszter vízgyűjtőjében honos.



29/11. kép. Magyar tarsza (*Isophya costata*, Tettigoniidae)
Fotó: Szövényi Gergely

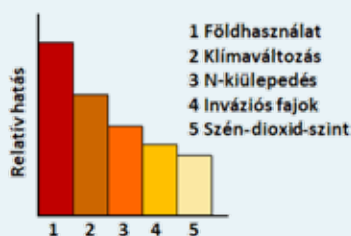


26/12. kép. Rákosi vipera (*Vipera ursinii rakosiensis*)
Fotó: Halpern Bálint

Magyarországon nincs endemikus hüllőfaj, de csak nálunk fordul elő a parlagi vipera (*Vipera ursinii*) egy rendkívül ritka és védett alfaja, a síkvidéki nedves gyepeket kedvelő rákosi vipera (*Vipera ursinii rakosiensis*). Korábban a sziki pacsirta (*Calandrella brachydactyla*) hazánkban élő változatát endemikus alfajnak tekintették, de

ma már a legtöbb szakértő elveti az alfaji elkülönülést. További endemizmusokért lásd Varga (2018).

26.TA4. LESZ-E „SAS” 2100-BAN



26.TA4/1. ábra. A XXI. század végéig előre jelzett biodiverzitás változásokban szerepet játszó legfontosabb öt hatás relatív fontossága. A földhasználat megváltozása fogja leginkább befolyásolni a globális fajgazdagságot, a szén-dioxid-szint emelkedésének hatása „csak” kb. harmad akkora lesz, mint a földhasználaté [Sala és mtsai (2000) nyomán módosítva].

dioxid-szint, légköri N-kiülepedés, földhasználat, klímaváltozás és az idegenhonos fajok inváziója) fajgazdagságra gyakorolt hatását vizsgálták különböző szárazföldi biomokban (arktikus, alpesi, tajga, füves puszta, szavanna, mediterrán élőhely, sivatag, északi mérsékelt övi erdő, déli mérsékelt övi erdő, trópusi erdő, valamint két édesvíztípus, álló- és folyóvíz). Az öt változó nem egyformán

hathat a különböző biomok esetében. Eredményeik szerint például az N hatása az N-limitált helyeken, a mérsékelt övi és tajga, valamint az alpesi és arktikus régiókban nagyobb lesz, mint a trópusi erdőkben vagy a sivatagokban. A légköri szén-dioxid-szint emelkedése a víz-limitált füves területeken és a szavannákon lesz kifejezettebb, míg az arktikus, alpesi, boreális vagy a trópusi területeken kevésbé érezhető majd a hatását. Az összkép azt mutatta, hogy az öt hatás közül a földhasználat változása okozza majd a legnagyobb mértékű fajvesztést (26.TA4/1. ábra), melynek mértéke eltérő lesz a biomok között. Leginkább a trópusi erdők szenvednek majd tőle, de jelentősen érinti a déli mérsékeltövi erdőket, valamint a szavannákat és a füves területeket is. A prognózis szerint a folyóvizek fajvesztése is főleg a földhasználat növekedésének köszönhető. Az állóvizeknél is erős lesz ez a hatás, de ott ennél is nagyobb csökkenést okozhat majd az idegenhonos fajok további terjedése.

A szárazföldi területek fajszegényedésében a második legerősebb hatást a klíma melegedése okozza majd. Nem várt eleme az előrejelzésnek, hogy relatíve kisebb hatása lesz a légköri szén-dioxid további növekedésének, mint napjaink legelfogadottabb nézetei szerint. A klíma melegedése inkább a hidegebb területeken (arktikus, alpesi, tajga) lesz fontos meghatározója a fajszám csökkenésének.

A legnagyobb fajvesztés a mediterrán és a füves területeken, a legkisebb pedig az északi mérsékelt övben várható. A szerzők szerint utóbbi hatás főleg azért lesz gyenge, mert az északi mérsékelt övben a természetes területek legnagyobb részét már jóval korábban művelésbe vonták, így most eleve kisebb itt a fajgazdagság.

Sala és mtsai (2000) felhívják a figyelmet az előrejelzések bizonytalanságára is. A hatások között interakciók lehetnek, egyesek erősíthetik vagy gyengíthetik a másik hatását, így akár ellentétesen is befolyásolhatják a fajvesztést. Interakciók nélkül és szinergista hatásokat feltételezve a mediterrán területekről és a füves élőhelyekről fog eltűnni a legtöbb faj, míg antagonista hatások esetében a trópusi erdők lesznek a nagy vesztesek. További bizonytalanságok adódhatnak abból, hogy a biomokon belül az izolátumok, élőhelyfoltok, szigetek, diverzitási „hotspot”-ok fajgazdagsága jelentősen eltérhet, ezért ezeken a helyeken a hatások is eltérő mértékben jelentkezhetnek.

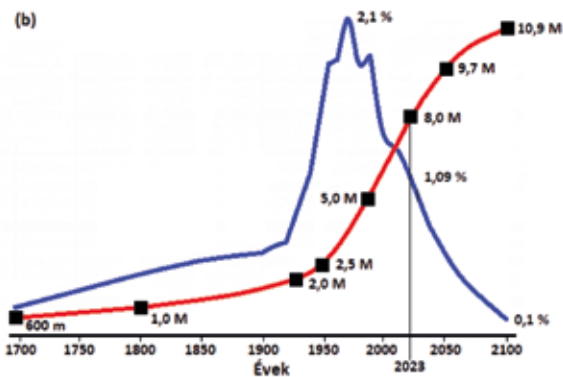
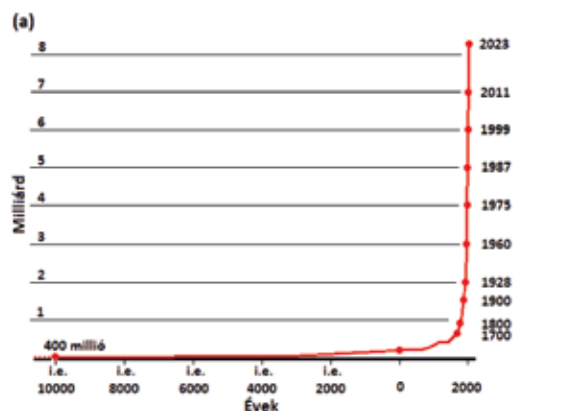
Fogyatkozó sokféleség

27.1 A bajok gyökere: az emberi populáció dinamikája.....	733
27.2 „ <i>Homo perniciosus</i> ” tevékenysége.....	736
27.2.1 Fajok és élőhelyek eltűnése.....	736
27.2.1.1 Fragmentáció.....	737
27.2.2 Fajok és élőhelyek védelme.....	739
27.2.2.1 A populációk sebezhetősége.....	739
27.2.2.2 Védelem a gyakorlatban.....	740
27.2.2.3 Nehézségek és sikerek a védelemben: a szumátrai orrszarvú.....	741
Támogató anyagok	
27.TA1 Gyorsuló urbanizáció.....	743
27.TA2 IUCN Vörös lista 2022.....	744
27.TA3 Természetes élőhelyek pusztítása: esőerdőből legelő.....	745
27.TA4 Egy pozitív hatású humán perturbáció.....	745
27.TA5 Homogenizálódó szigetek: a betelepített fajok pótolják a kipusztultakat?.....	746
27.TA6 Őshonos és idegenhonos halak Új-Zélandon.....	747
27.TA7 Fajok megmentése: hawaii nēnē lúd.....	749
27.TA8 A dodó kálváriája.....	749
27.TA 9 A természetvédelem „forró pontjai”.....	751
27.TA10 Természetvédelmi fiziológia.....	751
27.TA11 Klímaváltozásról röviden.....	753

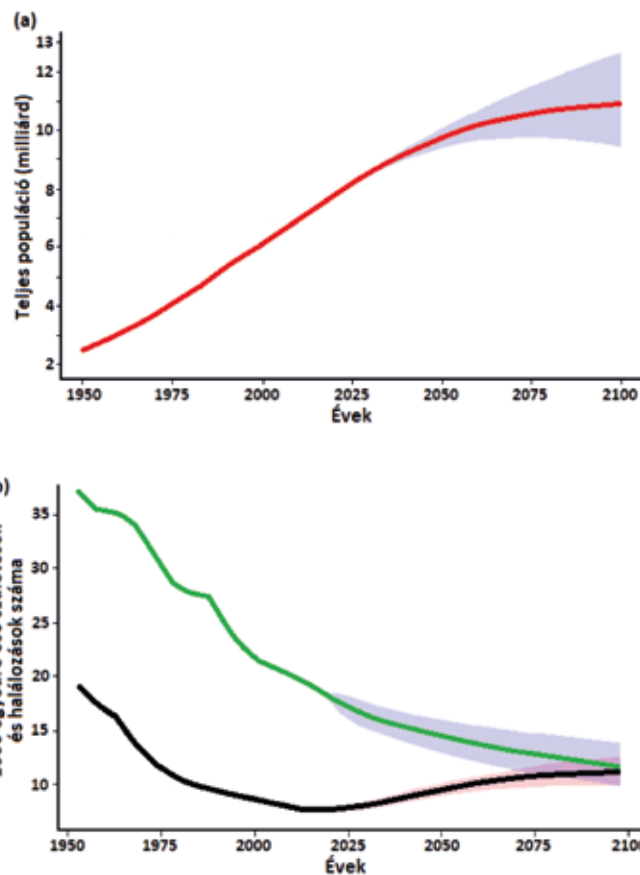
27.1 A BAJOK GYÖKERE: AZ EMBERI POPULÁCIÓ DINAMIKÁJA

Az esetlen óriás alkában (*Pinguinus impennis* [jelenleg *Alca*]) vagy a gyorsróptú vándorgalambban (*Ectopistes migratorius*) már sohasem fog emberi szem gyönyörködni (kivéve néhány kitömött múzeumi példány szemlélésekor). Vajon milyen folyamatoknak köszönhető e két faj és sajnos sok más faj kipusztulása?

Feltűnően sikeres sokasodásunk következménye, hogy nagyobb területekre, több energiára, több élelemre, édesvízre, valamint egyre növekvő mennyiségű nyersanyagra van szükségünk. Intelligenciánk és arrogánsan önző viselkedésünk következtében meg is szerezzük a szükségleteinket, sőt egy lassan, de folyamatosan növekvő (tehetős) réteg a szükségesnél jóval többet fogyaszt. Joggal vetődik fel a kérdés: hány ember élhet a Földön „harmóniában” a természettel? Valójában ez a kérdés rejtőzködik a fenntartható fejlődés problémaköre mögött.



27/1. ábra. (a) Az emberi populáció egyedszámváltozása az utóbbi 12 ezer évben. (b) A népesség változása az antropocén időszakban és a népességkutatók által 2100-ig valószínűsített változások az egyedszámban (piros vonal) és a növekedési rátában (%), (kék vonal). i.e. = időszámításunk előtt, m = millió, M = milliárd [OurWorldinData.org alapján módosítva].



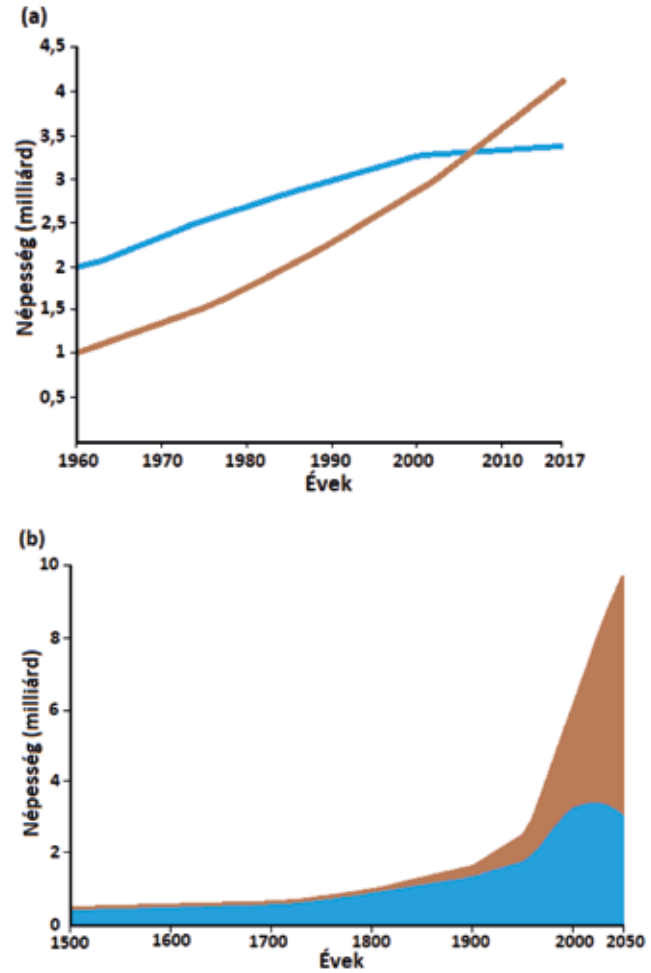
27/2. ábra. (a) Az ENSZ mértéktartó becslése szerint 2100 körül 10-11 milliárd közötti lélekszámmal stabilizálódhat az emberi populáció nagysága (a korábbi adatokat és a becslést a piros vonal, a becslés 95%-os konfidencia intervallumát pedig a kék sáv jelöli). (b) A születési ráta (zöld vonal) és a halálozási ráta (fekete vonal) változása 1950 és 2100 között (a folytonos vonalak a korábbi adatokat és a becsült értékeket, a színes sávok a becslés 95%-os konfidencia intervallumát jelölik). Az előrejelzést a 2019-ig gyűjtött adatokból végezték [https://population.un.org alapján módosítva].

Ha megvizsgáljuk az 27/1a. ábrát, melyen az emberi populáció utóbbi 12,000 évben történt egyedszámváltozása van feltüntetve, egy nagyon meredek populációnövekedést látunk. Bár a XIV. században van egy apró megtorpanás, ami az akkori pestis járványoknak köszönhető, a növekedés folyamatos. A XVIII. sz. második felétől, az antropocén időszak kezdetétől (Crutzen 2001) erőteljes változás történt azzal, hogy a növekedés üteme extrém módon felgyorsult. Az utolsó jégkorszak vége felé még csak 4 millió ember élhetett a Földön, Krisztus után 200-ban a becslések szerint már 250 millióra tehető az egyedszámunk. A rómaiak, bár ők sem ismerhették a becsült népesség teljes nagyságát, már arról beszéltek, hogy túl sok ember él a Földön. A 2000. évben a népességünk meghaladta a 6 milliárdot, melynek több, mint 30 %-át két ország, India és Kína lakossága tette ki, 2023-ra pedig már 8 milliárdan lettünk. A humán populációdinamikáról ma már számos részletes és naprakész ingyenes információ elérhető a különböző online

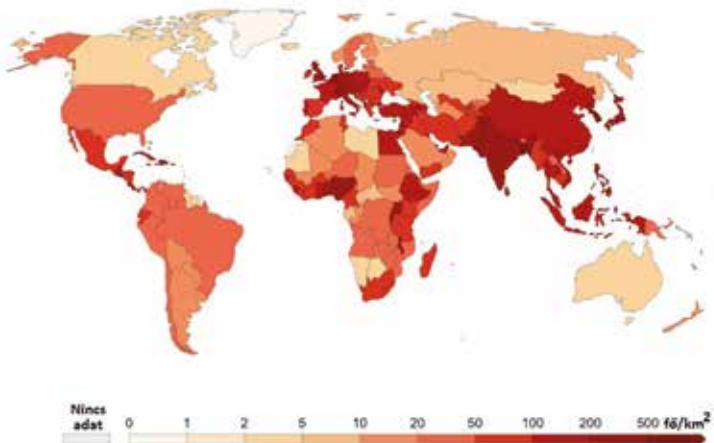
felületeken, például a <https://ourworldindata.org/world-population-growth> honlapon.

A jelenlegi humán populációdinamikával kapcsolatban azonban néhány fontosabb sarokpontot érdemes kiemelni.

- a) A jelenlegi populációméret is nehezen tartható fenn, különösen, ha figyelembe vesszük a még mindig számottevő növekedési ütemünket. A mezőgazdasági fejlődést megelőző időszakban az emberi populáció megduplázódásához 1000 év szükségeltetett. A leggyorsabb növekedési ütemnél, az 1950 és 1990 közötti periódusban viszont csak 30-40 év kellett a kétszereződéshez (27/1b. ábra kék vonal). Az 1750 és 1968 közötti időszakra jellemző exponenciális jellegű növekedés ugyan lelassult, helyette egy csökkenő ütemű növekedés jellemzi a földi népesség jelenlegi változását (27/1b. ábra). 1968-ban volt a legnagyobb arányú a növekedés, egy év alatt 2,1%-kal (kb. 100 millióval) nőtt az egyedszámunk. A becslések szerint, ha a csökkenő növekedési ütem megmarad, akkor 2100 után 10-11 milliárdos lélekszám körül állandósulhat az emberi populáció nagysága, bár a halálozás- és a születésszám becslésének bizonytalansága meglehetősen nagy (27/2. ábra).
- b) A népesség eloszlása a Földön egyenetlen. Vannak sűrűn lakott területek (Japán, India) és vannak igen gyéren benépesült régiók (Ausztrália, Mongólia) (27/3. ábra). A környezet megváltoztatása (fényszennyezés, levegőszennyezés stb.) szempontjából igazán fenyegető problémának a városiasodás felgyorsulása tűnik (27/4. ábra). A XVIII. század végén a népesség 3%-a élt városokban, 1950-ben 29%. 1995-ben az urbánus lakosok aránya elérte a 45%-ot, 2016-ban pedig az 50%-ot. Az előrejelzések alapján a városokban élők aránya meredeken fog növekedni (27.TA1).
- c) A korcsoport struktúra (3.8.2) régióként változó, a nyugat-európai „fejlett” országokban az idősebb korosztályok dominálnak, az afrikai „fejlődő” országokban



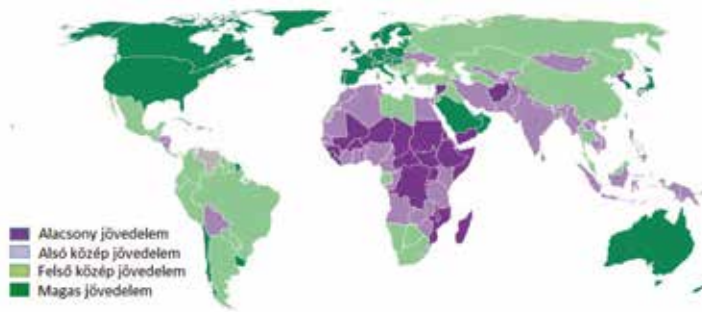
27/4. ábra. (a) A XIX. századi ipari forradalom után jelentős mértékben növekedett a városi lakosok száma (barna vonal). (b) Az ENSZ 2050-ig tartó előrejelzése alapján erősödhet az urbanizációs folyamat (barna mező). A kék vonal és a kék mező a vidéki népességszámot jelzi. A becsléshez a 2016-ig ismert adatokat használták [OurWorldinData.org adatai alapján].



27/3. ábra. A Föld országaiban az emberi populáció sűrűsége (fő/km²) jelentős különbségeket mutat [OurWorldinData.org, 2022. évi adatai alapján].

viszont a fiatalok aránya igen magas. A születési és halálozási ráták geográfiai eltérése miatt egyes részpopulációk növekednek, mások stagnálnak, megint mások csökkennek.

- d) Egyesek szerint nem az okozza a problémát, hogy túl sokan vagyunk, hanem a készletek egyenlőtlen eloszlása az emberek között. 1960 és 2020 között a magas jövedelemmel (hazai fizetőeszközre átszámítva 2020-ban >450 eFt/hó) rendelkező népesség aránya 25%-ról 15%-ra csökkent, az alsó közép és alacsony jövedelműek aránya 37%-ról 52%-ra nőtt (<https://ourworldindata.org/world-population-growth>). Fordított arányosság figyelhető meg országoként a „jólét” (fejlett gazdaság, magas jövedelemszintek, 27/5. ábra) és a populációk fertilitási rátája között (27/6. ábra). Általánosan igaz, hogy a fejlett országokban csökken a populáció, a szegényekben viszont nő.



27/5. ábra. Átlagos jövedelmek a Föld országaiban [Világbank 2020-as adatai alapján].



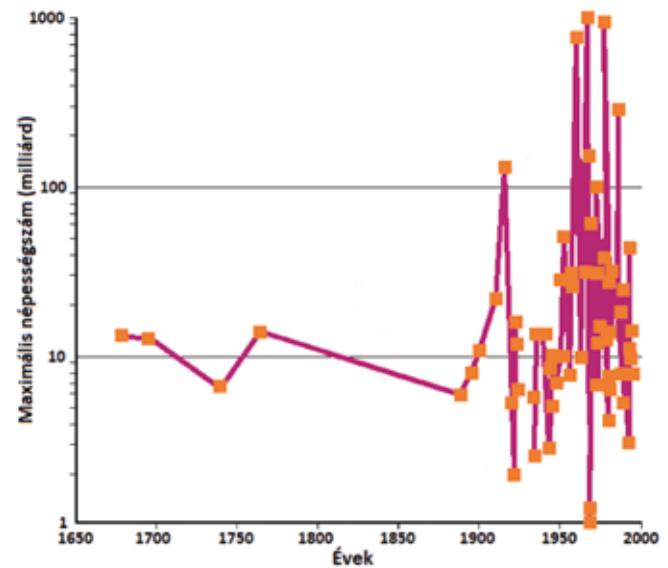
27/6. ábra. Fertilitási ráták a Föld országaiban. A 2,0 alatti fertilitási rátáknál csökken, felette nő a populáció nagysága [Világbank 2020-as adatai alapján].

A fajok természetben tapasztalható populációdinamikáját összehasonlítva a humán populáció egyedszámváltozásaival két fontos kérdést kell feltennünk:

- 1) Létezik-e denzitásfüggés, vagyis intraspecifikus versengés a humán populációban?
- 2) Van-e (globális) környezeti eltartóképeség (K -érték) a humán populáció esetében?

Az eddigi ismereteink alapján azt kell mondanunk, hogy **globális léptékben nincs denzitásfüggés a humán populációban**. Igaz, megfigyelhető, hogy egyes népesekben a nők egyre idősebb korokban szülnék [annak ellenére, hogy az ivarérés egyre korábban történik (5.2.1)], ami némi szabályozást sejtet, de ennek nincs számottevő hatása, annál is inkább, mert főleg a fejlett országok stagnáló vagy csökkenő populációiban találkozhatunk vele. Sőt ezekben az országokban, főleg a gazdag családoknál megfigyelhető a „kevesebb, de gazdagabb utód” stratégia (Kaiser 1997), ami inkább negatív denzitásfüggést eredményezne.

Arra nézve, hogy mekkora lehet az emberi populáció K -értéke, az utóbbi néhány évszázadban sok becslés történt (27/7. ábra). A korai becslések eredményei jobban hasonlítottak egymáshoz, mint az utóbbi 100 évben végzett számítások (Townsend és mtsai 2000). 1970 után publikált becslések értékei között három nagyságrend különbség lehet,



27/7. ábra. Az emberi populáció maximális egyedszámára tett becslések az utóbbi három évszázadban. A függőleges tengely logaritmikus beosztású [Townsend és mtsai (2000) után módosítva].

többségük 1-1000 milliárd egyed közé helyezi a földi népesség maximumát. Ebből a bizonytalanságból egyértelműen kitűnik, hogy még keveset tudunk saját magunkról és a földi bioszféráról ahhoz, hogy ha létezik egyáltalán K -érték, azt reálisan tudjuk becsülni.

1964-ben egy amerikai fizikus, John H. Fremlin (1964), pusztán (és egyetlen releváns változóként) az emberi test hőtermelésének környezetbe jutó részét tekintve azt jósolta, hogy a Föld lakóinak maximális száma 60 000 000 milliárd lehet, és ezt a népességcsúcsot 2854-re érjük el (27/1. táblázat). Fremlin szerint a növekedés határát a Föld és légkörének hőelvezető kapacitása jelenti, vagyis elérkezünk majd egy olyan népességszámhoz, amelynél az emberi élettevékenységek során felszabaduló hőmennyiséget már nem lehet hatékonyan

27/1. táblázat. Becslések az emberi populáció lehetséges maximális egyedszámára (K -érték) vonatkozóan [Townsend és mtsai (2000) nyomán módosítva]. Magyarázat a szövegben.

Kutató	Megjelenés éve	Becsült K -érték (milliárd egyed)
Fremlin	1964	60 000 000
de Wit	1967	1 000
Hulett	1970	1
Kates	1988	
állati táplálék nélkül		5,9
15% állati táplálékkal		3,9
25% állati táplálékkal		2,9

elvezetni, akkor mindenképpen leáll a populáció növekedése. 1964-ben 3 milliárd ember élt a Földön és becslések szerint az egyedszám megkétszereződéséhez 37 év kellett. Fremlin szerint ilyen ütem mellett 900 évig növekedhet a populáció. Becslései szerint 2224-re 400 milliárd ember lesz a Földön, megszűnik a húsfogyasztás, nem lesz több szárazföldi vadállat, tehát a mérnököknek meg kell oldani az alternatív táplálékfehérjék elérhetőségét, melyek jelen ismereteink szerint nélkülözhetetlenek a szervezetünk számára. 2765-re be kell fedni az óceánokat, mert az emberek által termelt hő elpárologtatná a vízkészletüket. 2854-ben négyzetméterenként 120 ember fog élni. 2000 emeletes felhőkarcolókban fogunk lakni és néhány száz méteres körzetben már millió emberrel ismerkedhetünk meg. Fremlin szerint természetesen több tízmillió Shakespeare is él majd közöttünk.

A demográfusok becslései valószínűleg realisabbak, mint Fremlin utópiája. De Wit 1967-ben, botanikusként a nettó primer produkció alapján próbálta a Föld eltartóképességét becsülni (27/1. táblázat). Figyelembe vette a fotoszintézis szezonális változásait és függését a földrajzi szélességtől, de nem tartotta limitálónak például az elérhető ásványi anyagok mennyiségét. Úgy találta, hogy 1000 milliárd ember élhet a Földön, pontosabban a Földből. Ha például állati eredetű fehérjét is akarunk fogyasztani és valamekkora életteret szeretnének maguknak, akkor sokkal kevesebb egyed tud tartani a Föld.

1970-ben jelent meg Hulett becslése (Townsend és mtsai 2000), aki figyelembe véve az optimális táplálkozást (az átlagos amerikai állampolgár alapján) és az egyéb szükségleteket (a tűzifa és az alumínium stb. globális elérhetőségét), csak 1 milliárdra taksálta az emberi populáció maximális nagyságát. Az, hogy ma (sőt már Hulett idejében is) többen élünk a Földön, csak úgy lehetséges, hogy nem optimális a készletek elosztása az egyedek között. Kates az anyag- és energiafelvételket kalkulálva azt kapta, hogy alap élelmiszerellátással (főleg növényi táplálék fogyasztását jelenti) a Földön maximálisan 5,9 milliárd ember élhet (Townsend és mtsai 2000). Valamivel jobb táplálkozást feltételezve (a felvett kalória legalább 15%-a állati eredetű táplálékból származzon) 3,9 milliárd, míg legalább 25% állati táplálék fogyasztásával számolva, csak 2,9 milliárd ember élhetne a Földön. Tudjuk és tapasztaljuk, hogy ennél jóval többen vagyunk már.

A fentiek alapján megállapíthatjuk, hogy az emberi populáció dinamikája nem hasonlítható egyetlen természetes populációéhoz sem. A természetes ellenségek (ragadozók, élősködők, betegítő ágensek) már nem limitáló tényezők és a készletek korlátozott elérhetősége is csak napjainkban kezd előtérbe kerülni. 2019-ben megjelent SARS-CoV-2 (Severe Acute Respiratory Syndrome CoronaVirus 2) kórokozó három év alatt több, mint 650 millió embert betegített meg és 6,5 millió beteg hunyt el a vírusbetegség szövődményeiben, ugyanakkor 2023 közepén (a kézirat lezárásakor) a járvány még nem szűnt meg, igaz a kórokozó vírus „megszelídült” (11.TA5). Kijelenthető, hogy az elmúlt három évben nem volt érzékelhető populációdinamikai hatása a földi népeiségre.

27.2 „HOMO PERNICIOSUS” TEVÉKENYSÉGE

Az ember populációnövekedésével (27.1) párhuzamosan az utóbbi kétszáz évben „hatékonyan” pusztítottuk a természetes környezetünket és az ott élő fajokat (*Homo perniciosus* jelentése: pusztító ember). A számbéli gyarapodásunk természetire gyakorolt negatív hatásait eddig még nem tudtuk, vagy nem akartuk ellensúlyozni az élővilágban egyedülállóan fejlett agyunk kínálta lehetőségekkel. Miért is kell pont az embernek védenie a természetes módon kialakult élőlényközösségeket, populációkat vagy néha már csak egyedeket? A válasz egyszerűen tűnik: **csak mi vagyunk képesek megvédeni magunktól a természetet.** Ez kötelességünk is, mert a Földön élő „lények” közül egyedül az ember tevékenysége olyan, hogy az ismert kb. 2 millió faj többségére hatással van, vagy hatással lehet, és a hatás eredménye sokszor fajok, fajegyüttesek és élőhelyeik eltűnése. A védelmi folyamat azonban nagyon összetett, mert a bioszféráról és annak alrendszeiről még ma is kevés ismerettel rendelkezünk, és az ismeretek megszerzésére tett erőfeszítéseink eléggé visszafogottak, de legalábbis a gazdasági érdekeknek alávetettek.

Ha nem kívánjuk hagyni, hogy összeomljon a több milliárd év alatt összecsiszolódott földi élet, akkor meg kell ismernünk és meg kell védenünk azt. Az emberi perturbáció hatása a bioszférára és annak regionális és lokális rendszereire legalább hat területen kiemelt jelentőségű:

- i) fajok populációinak pusztítása,
- ii) természetes élőhelyek/közösségek pusztítása,
- iii) természetes élőhelyek/közösségek feldarabolása (fragmentálása),
- iv) idegenhonos fajok behurcolása,
- v) természetes élőhelyek szennyezése,
- vi) klímaváltozás, amely természetes folyamatok eredményeként jelentkezik, azonban az utóbbi 40 évben felerősödött az a nézet, hogy az emberi tevékenységeknek (pl. az üvegházhatású gázok növekvő kibocsájtása) jelentős szerepe lehet a változásban.

27.2.1 Fajok és élőhelyek eltűnése

A barátai által csak „hangyásznak” nevezett Edward Osborne Wilson (1929-2021) az utóbbi száz év egyik kiemelkedő biológusa (kutatásai az ökológiához, evolúciobiológiához, taxonómiához, természetvédelemhez, etológiához és több más biológiai diszciplínához is kapcsolódtak). A fajok eltűnésével kapcsolatban a múlt század nyolcvanas éveiben megfogalmazott aggodása (Coles és mtsai 1980) sajnos napjainkban sem vesztett aktualitásából, sőt még inkább időserűvé vált:

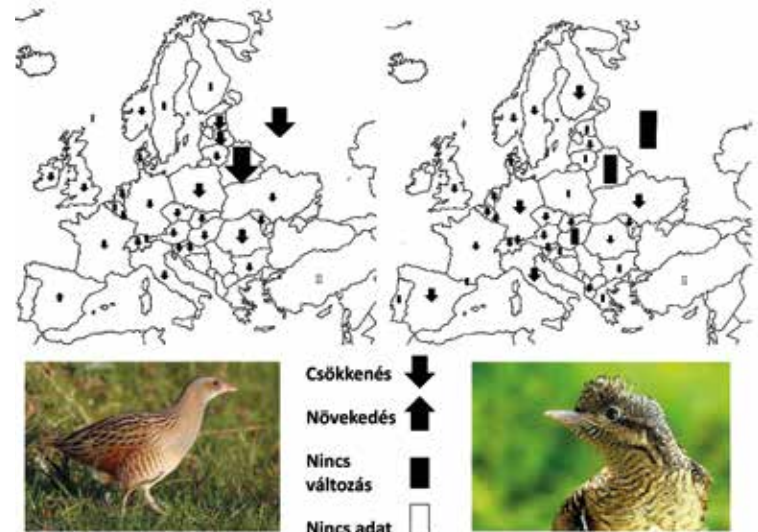


27/1. kép. Edward Osborne Wilson (1929-2021)
© Jim Harrison

„The worst thing that can happen during the 1980s is not energy depletion, economic collapse, limited nuclear war, or conquest by a totalitarian government. As terrible as these catastrophes would be for us, they can be repaired within a few generations. The one process ongoing in the 1980s that will take millions of years to correct is the loss of genetic and species diversity by the destruction of natural habitats. This is the folly that our descendants are least likely to forgive us.”

A fajok jelenkori (hatodik) kipusztulási ütemét sokan sokféle módon közelítik meg. A prekambrium utáni 600 millió évben öt nagy kipusztulást tartanak számon, melyek során az ismert taxonok kb. 90 %-a eltűnt (26/1. ábra). Az öt tömeges pusztulás üteméhez képest a mostani biztosan jóval gyorsabb. Megalapozottnak tűnő becslések szerint évente 3 faj pusztulhat ki (Purvis és Hector 2000). Egyes nemzetközi természetvédő szervezetek (pl. a World Resources Institute 2005) napi 24 fajra teszik a kihalás mértékét, sőt az ENSZ szakmai szervezete a Convention on Biological Diversity (CBD 2007), talán túlzó módon, napi több mint 150 faj eltűnését vizionálta. Már a legalacsonyabb ráta is nagyon hamar okozhatja a „néma tavasz” (Carson 1962) eljövételét. Ha minden emberi hatást kizárhatnánk, akkor is folyamatosan, a természetes folyamatoknak megfelelően, tűnnének el fajok és persze keletkeznének újak. Ahogy az egyedeknek, úgy a fajoknak is van élettartama. Paleontológiai adatok (megjelenési és kipusztulási időpontok) alapján az emlősfajok átlagosan 5 millió évig maradnak fenn. Más taxonoknál a „fajélettartam” jóval hosszabb is lehet (Purvis és Hector 2000). Úgy tűnik, hogy az elmúlt 600 millió évben a speciáció (fajkeletkezés) átlagos sebessége nagyobb volt, mint a kipusztulásé, ezért a tömeges kipusztulások ellenére is a fajgazdagság növekedését tapasztalják a paleontológusok (26/2. ábra). Sajnos az ember természetátalakító tevékenysége az utóbbi néhány száz évben exponenciálisan nőtt (párhuzamosan a népesség gyarapodásával) és ez jelentősen növelte a kipusztulási rátát, míg a fajkeletkezés ütemét valószínűleg kevésbé (vagy egyáltalán nem) befolyásolta. Az emberi hatások leginkább a trópusi (esőerdők irtása miatt) és a tengeri fajok (szennyezések és halászat miatt) számának csökkenését eredményezték. Sax és Gaines (2003) szerint a rossz hír mellett némi vigaszt jelenthet, hogy a globális „fajvesztéssel” párhuzamosan a lokális (és regionális) biodiverzitások növekedtek. Félő, hogy ez utóbbi folyamatban jelentős szerepe lehet az idegenhonos fajok nem természetes folyamatok révén történő terjedésének.

A fajkipusztulásoknak sokszor jól érzékelhető „előszelők” is vannak. Napjainkban a biomonitorozási rendszerek segítségével nyomon követhetjük a populációk egyedszámváltozásait. Egy populáció eltűnését gyakran megelőzi a populáció egyedszámcsökkenése, illetve populációrészek lokális kihalása. Függetlenül attól, hogy ezek a folyamatok idővel a faj végleges eltűnéséhez vezetnek vagy nem, mindenképpen csökken a populáción belüli genetikai változatosság és általában a lokális közösségekben a funkcionális (kapcsolati) diverzitás is alacsonyabb lesz. Az



27/8. ábra. A haris (*Crex crex*, bal oldalt) és a nyaktekerces (*Jynx torquilla*, jobb oldalt) egyedszáma (több más fajhoz hasonlóan) a legtöbb európai országban hasonló változást (csökkenést) mutatott az 1980-as években [Gaston és Spicer (1998), valamint Tucker és Heath (1994) nyomán módosítva].

egyedszámcsökkenés mellett ismernünk kell a környezetben és az élőlényközösségekben történő egyéb változásokat is (humán perturbációk mértéke, túlszaporodás, behurcolt ragadozók vagy paraziták jelenléte stb.). Tudnunk kell, hogy az adott populáció központi vagy termelő („core or source”), illetve széli vagy nyelő („satellite or sink”) populáció, vagyis milyenek a metapopulációs kapcsolatrendszerei (23.3). A legtöbbször nem rendelkezünk ezekkel az információkkal, ám ha ugyanazon az élőhelyen több fajnál is hasonló változásokat tapasztalunk (27/8. ábra), netalán más területeken is érzékelhetők ugyanazok a változások, akkor nagy valószínűséggel az „eltűnés” előjelével állunk szemben. Madártani kutatók már negyedszázaddal ezelőtt 195 európai fajnál (az Európában költő madárfajok 38%-a) regisztráltak figyelmeztető egyedszám-csökkenéseket, amit összefüggésbe hoztak az agrárterületek kiterjedtségének növekedésével, a természetes élőhelyek csökkenésével és az utóbbiak fragmentálódásával (Tucker és Heath 1994).

27.2.1.1 Fragmentáció

A fragmentáció alatt területek (élőhelyek) feldarabolódását értjük. A fogalom különböző térléptéken értelmezhető. Nagy térléptéken (globális, kontinentális, regionális) és általában evolúciós időben lejátszódó területi feldarabolódásnak jelentős szerepe volt fajok vagy alfajok keletkezésében. Globális fragmentációnak tekinthető a tektonikus mozgások („kontinensvándorlások”) eredményeként a Pangea (kb. 270 millió éve) vagy a Gondwana (kb. 80 millió éve) feldarabolódása kisebb területű földrészekre. Lokális léptéken a fragmentáció inkább a populációs vagy közösségi folyamatokra van hatással. A két folyamat egymásba ágyazottan zajlik. A **lokális fragmentálódás nagyobb**



27/2. kép. Vonalas létesítmény alatti, illetve feletti vadátjáró
Fotó: Kovács Tibor

időléptékben új fajok vagy alfajok képződését segítheti elő. Hawaii a geomorfológiai folyamatok fragmentáló hatásának köszönhetően a *Laupala* genus tücskeinek és a *Drosophila* genus muslicáinak számos faja (23.2.4.4) és alfaja alakult ki. A **kisebb időléptékben zajló lokális fragmentálódásnak** ugyanakkor alig van a jelentősége a speciációs folyamatokban (lásd még 22.6).

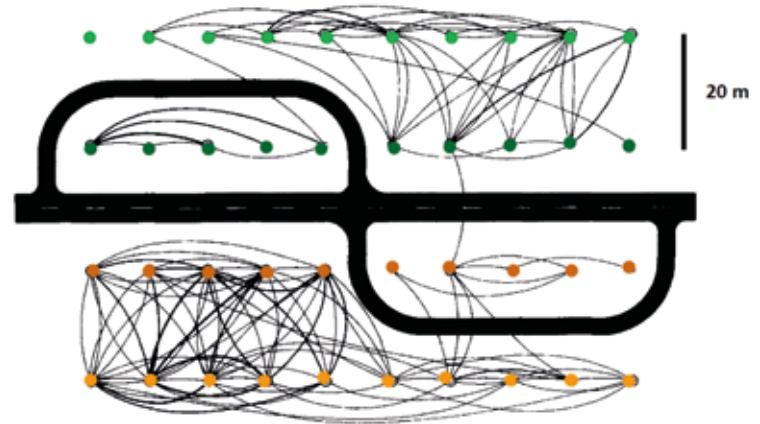
A lokális fragmentálódás gyakran az ember aktív közreműködésével történik (ebben az esetben inkább feldarabolásról van szó). Humán perturbációnak tekinthető például, amikor a természetes gyepeket agrárterületekkel szabdalják fel, vagy az erdőgazdálkodás során az összefüggő erdőrészeket irtástérületekkel kisebb területekre darabolják fel. Hazánkban az utóbbi évtizedek gyorsuló ütemű autótűt és autópálya építkezéseinek eredményeként az élőhelyek és az ott élő populációk egyre gyakrabban fragmentálódnak. Kételtűeket zárhatják el a szaporodási helyeiktől (Puky 2005), kisemlős és ízeltlábú-populációk szakadhatnak részekre (27/9. ábra) számukra szinte áthatolhatatlan úttestek miatt (Mader 1984, Mader és mtsai 1990), de a biztonsági kerítések a nagyobb emlősöket is akadályozzák a tájleptékű mozgásaik során (Brody és Pelton 1989). A kötelezően előírt és megfelelően elhelyezett vadátjárók (pl. alagutak, felüljárók) enyhíthetik a fragmentálódás káros hatásait.

A természetvédelem egyik kulsckérdése: mi történik, ha egy védendő populáció viszonylag összefüggő élőhelye feldarabolódik? A folyamat több aspektusból közelíthető meg: i) az izolálódás mértéke és időtartalma, ii) az egyedszám csökkenése, illetve iii) a folyamat ismétlődésének gyakorisága hogyan hat a populáció dinamikájára?

A szárazföldi élőhely-fragmenseket gyakran hasonlítják a (valódi) szigetekhez bizonyos ökológiai elemzésekkor. Fontos különbség azonban, hogy a szigetek esetében a méret mellett az izoláció mértéke is alapvető jelentőséggel bír, a szárazföldi fragmensek esetében a méret és az izoláció mellett még a foltok közötti mátrixnak is meghatározó szerepe lehet a fragmensekben zajló folyamatokban.



27/3. kép. Egy vörös róka (*Vulpes vulpes*) használja a vonalas létesítmény alatti vadátjárót
Fotó: Kovács Tibor



27/9. ábra. Egy futóbogárfaj (*Abax ater*) egyedeinek mozgásmintázata egy németországi autótűt (vastag, fekete sávok) és a kapcsolódó pihenőterületek körzetében. A 40 élvefogó csapdával végzett kétéves kísérlet során 742 egyedet fogtak vissza. Az utakkal elzárt négy terület futóbogarárszintje teljesen elkülönült, összesen csak hat (4+1+1) egyed váltott területet [Mader (1984) nyomán módosítva].

A kisebb egyedszám az izolációval párosulva a heterozigótia csökkenését és a beltenyésztes növekedését, vagyis genetikai leromlást eredményezhet (Gallego-Garcia 2018). A folyamat következménye a populáció kipusztulása lehet. Ikonikus példája a későn felismert védelemnek a gondwanai „élő kövületnek” tekintett tuatara, közismertebb nevén hidasgyík (*Sphenodon punctatus*). A hidasgyík kizárólag Új-Zélandon él. A két nagy szigetről már kipusztult, csak a kisebb szigeteken (alig több, mint 30-on) élnek még egyedek. A hidasgyíkok kb. 250 millió évvel ezelőtt váltak el a többi hüllőcsoporttól (Gemmell és mtsai 2020). A néhány tucat egyedet számláló szigeti populációk (pl. a Little Barrier szigeteken élő) a genetikai sodródás miatt alacsony genetikai diverzitást mutatnak, míg a sokkal több egyedből álló Stephens szigeti populáció genetikailag jóval diverzebbnek tekinthető. Korábban három fajt (egyesek szerint alfajt) különítettek el, de a bizonytalan identifikáció és a sikertelen védelem miatt a Little Barrier szigeten élő faj (*S. reischekii*) kipusztult (Daugherty és mtsai 1990). A másik két faj közül a *Sphenodon guntheri* a North Brother szigeten él, a *S. punctatus* viszont több szigeten megtalálható. E két faj is bizonytalan státuszú, a szakemberek gyakran csak egyetlen fajról beszélnek. Gemmell és mtsai (2020) óvatosabban fogalmaznak és ezért a genomszekvenciák alapján elkülönülő, védendő populációkat említenek, melyek szerintük a különbségek ellenére is egyetlen fajhoz tartoznak.



27/4. kép. Hidasgyík vagy tuatara (*Sphenodon punctatus*, Sphenodontidae)
© Sid Mosdell

27.2.2 Fajok és élőhelyek védelme

Természetvédelmen általánosságban a populációk és élőhelyek (vagyis közösségek) védelmét értjük. Az ember a természetben zajló folyamatokat megváltoztatva számos élőlény kipusztulását idézte, illetve idézi elő. A biológiai sokféleség további csökkenésének megállítására az emberiség felelősége. Vannak veszélyeztetett fajok (27.TA2), melyek bár jelentősen megfogymoztak („ritkák”), de életképes populációkkal rendelkeznek, így őket talán még megmenthetjük a kipusztulástól. Már a ritkaság fogalma is vitákat generál. Először tehát azt kell tisztáznunk, mit jelent a „ritka” kitétel a fajokkal, illetve azok populációival kapcsolatban. Gyakran a populáció(k) egyed-számával vagy átlagos denzitásával méri a ritkaságot. Mások szerint ennél jobb ritkasági mérőszám a populáció által elfoglalt élőhelyek, élőhelyfoltok száma és emellett az egyedek által benépesített területek nagysága. A ritkasággal kapcsolatban sokatmondó információ, hogy a populáció egyedei mennyire helyezkednek el koncentráltan (ezt nevezik a faj intenzitásának is). Különösen akkor fontos ez, ha figyelembe vesszük, hogy az ismert állat- és növényfajok többsége csak bizonyos területeken fordul elő, és az egyedek eloszlása inkább aggregálnak tekinthető, mint véletlenszerűnek. Nyilvánvalónak tűnik a „ritka” és a „közönséges” kifejezések tartalmi finomítása. Rabinowitz (1981) klasszifikációja szerint a ritkaság megállapításához figyelembe kell vennünk a faj i) földrajzi elterjedését, ii) élőhely preferenciáját, illetve iii) a helyi populációk nagyságait is. A 27/2. táblázatban látható nyolc lehetséges kombináció közül egy esetben – széles földrajzi elterjedés és széles élőhelyhasználat, valamint nagy lokális populációnagyság - nem tekintjük a fajt ritkának, ám a fennmaradó hét eset mindegyike szolgálhat példával arra, hogy a faj ritka lehet. A legveszélyeztetettebbek azok a fajok, melyek mindhárom szempontból ritkának tekinthetők [pl. a Kínában élő óriáspanda (*Ailuropoda melanoleuca*) vagy az endemikus új-zélandi óriás egyenesszárnyú, a barlangi weta (*Pachyrramma giganteum*)]. Vannak fajok, például a vándorsólyom (*Falco peregrinus*), melyek bár széles földrajzi elterjedésűek és többféle élőhelyen is előfordulnak, ám helyi populációik denzitása alacsony (melyeket tovább csökkenthet a vadászat

vagy a kártevők ellen használt mérgek okozta pusztulások), ezért veszélyeztetettek.

27.2.2.1 A populációk sebezhetősége

Gilpin és Soulé (1986) szerint természetvédelmi szempontból a ritkaság megállapítása mellett fontos a populáció sebezhetőségének felderítése is. Az ilyen analízisekben a denzitás függvényében vizsgálják az adott populáció túlélési esélyét. Az analízis segítségével meg lehet állapítani a minimális életképes populációnagyságot („minimum viable population”, MVP). Sokszor a kapott számokat misztifikálják és nem veszik figyelembe, hogy az MVP függ a helyi környezet tulajdonságaitól. Másrészt sokan küszöbértéknek tekintik az MVP-t, vagyis alatta kipusztul, felette túlél a populáció. A minden vagy semmi hatás helyett a populáció életképesége inkább folyamatosan változik a populációnagysággal.

A kipusztulással kapcsolatban megkülönböztetünk determinisztikus és sztochasztikus hatásokat, melyek a kipusztulás felé tolhatják a populációt. Az előző csoportba tartoznak azok a hatások, melyek letális dózisként elpusztítják a populációt vagy valamilyen esszenciális feltételtől fosztják meg, ami szintén pusztulást eredményez. A sztochasztikus hatások között öt (egymást nem kizáró) típust különböztetnek meg: i) környezeti, ii) katasztrófikus, iii) demográfiai, iv) genetikai és v) fragmentációs hatást.

- Az abiotikus feltételek és a készletek elérhetősége szempontjából legtöbbször a környezeti hatás megjósolhatatlan. Ez a bizonytalanság szerepet játszik a populáció egyedszámának fluktuációjában, ami különösen kis populációnagyságnál kipusztuláshoz is vezethet.
- Katasztrófa jellegű hatásnak tekinthetjük a vulkáni kitöréseket, áradásokat, erdő- és szavannatüzeket, amelyek sokszor a normális környezeti fluktuációra telepednek rá. Főleg lokális kipusztulásokat eredményezhetnek.
- A demográfiai bizonytalanság (demográfiai sztochaszticitás) a születések és a halálozások számának a környezet okozta változástól eltérő (véletlenszerű) alakulása. Kis populációdenzitásnál a populációnövekedési ráta

27/2. táblázat. A ritkaság értelmezése a földrajzi elterjedést, a különböző élőhelyek benépesítését és a populáció nagyságát figyelembe véve [Rabinowitz és mtsai (1986) nyomán módosítva].

	Széles elterjedésű		Szűk elterjedésű	
	Habitat generalista	Habitat specialista	Habitat generalista	Habitat specialista
Nagy populációméret	Mindenhol gyakori, közönséges	Szélesen elterjedt, speciális élőhelyen lokálisan gyakori	Korlátozottan elterjedt, sokféle élőhelyen lokálisan gyakori	Korlátozottan elterjedt, speciális élőhelyen lokálisan gyakori
Kis populációméret	Szélesen elterjedt, sokféle élőhelyen lokálisan ritka	Szélesen elterjedt, speciális élőhelyen lokálisan ritka	Korlátozottan elterjedt, sokféle élőhelyen lokálisan ritka	Korlátozottan elterjedt, speciális élőhelyen lokálisan ritka

hosszabb időn keresztül alacsony értéke kipusztuláshoz vezethet (ezt véletlen kipusztulásnak is nevezik).

iv) A genetikai hátterű kipusztulások mindegyike a kis populációkban kialakuló alacsony genetikai változatosságra vezethető vissza. Két leggyakrabban előforduló ok a beltenyésztés és a genetikai sodródás miatti alacsony heterozigotáság. A változatosság hiánya miatt a populáció korlátozottan tud csak reagálni a környezeti változásokra. A demográfiai problémák elkerüléséhez hasonlóan számos elemzés született, hogy mekkora populációnagysággal lehet kivédeni a genetikai degradációt okozta kipusztulást. Soulé (1980) 500 egyedben, Lande és Barrowclough (1987) „több száz” egyedben jelöli meg a populációnagyság alsó határát. Az előbb már említett misztifikáció igaz ezekre a „mágikusnak” tartott számokra is. Ugyanakkor azt is figyelembe kell vennünk, hogy a fenti populációnagyság az ún. N_e effektív populációnagyságot (N_e) jelenti, ami jóval kisebb lehet, mint az aktuális populációnagyság (N). Különböző okok miatt (1:1-től eltérő ivarárány, gyakori és/vagy kiszámíthatatlan fluktuációk a populációnagyságban stb.) több egyedre van szükség a becült genetikai változatosság fenntartásához.

v) A fragmentáció problematikája nem választható el a fent említett egyéb sztochasztikus hatásoktól. A populációt alkotó részpopulációk további feldarabolódása megakadályozhatja az egyedek kicserélődését valamint a katasztrófális és egyéb környezeti hatások közvetlenül vagy a genetikai degradáción keresztül közvetve vezethetnek a populáció kipusztulásához (lásd még 27.2.1.1)

Összefoglalóan megállapíthatjuk, hogy a sztochasztikus hatások sokszor összekapcsoltan jelentkeznek és néha szinte lehetetlen (sokszor nem is szükséges) a legfontosabb vagy az elsődleges tényezőt kiválasztani közülük.

27.2.2.2 Védelem a gyakorlatban

A gyakorlati védelem legnagyobb problémája, hogy azonosítani tudja ugyan a védendő fajokat, populációkat, ám azok viselkedését, ökológiai igényét vagy általánosan életmenetét a sokszor hiányzó kutatási adatok miatt nem ismeri. Tehát legtöbbször úgy kerül sor a védelemre, hogy hiányoznak a szükséges információk. Nem kétséges, hogy eredeti élőhelyükön (*in situ*) – például védett területek létrehozásával – sikeresebben lehet védeni a fajokat, mégis számos esetben mesterséges tenyésztés mellett döntenek és ilyenkor állatkertekben vagy botanikus kertekben, esetleg önálló tenyésztő telepeken, tehát *ex situ*



27/5. kép. Przewalski-ló
(*Equus ferus przewalskii*, Equidae)
© Charles Miller

visszatelepíteni a veszélyeztetett

fajokat. Sürgős, „azonnali” védelmi beavatkozásoknál hatékony lehet ez a módszer. Sikeres kísérletek [Przewalski-ló (*Equus ferus przewalskii*), vándorsólyom (*Falco peregrinus*), kaliforniai kondor (*Gymnogyps californianus*)] ellenére látnunk kell, és erre a természetvédelmi biológia is evidenciáknak tekint, hogy hosszú távú megoldásként egyetlen fajnál sem elfogadható a mesterséges körülmények közötti tartás. Mindkét módszert hatékonyan segítheti a magbankok, vagy állati szaporítósejteket tartalmazó szövetbankok fenntartása, mert biztonsági tartalékot jelenhet a kipusztulófélben lévő, vagy ahhoz közeli fajok védelmének kidolgozásakor.

Hazánk egyik legveszélyeztetettebb gerinces alfaja a rákosi vipera (*Vipera ursinii rakosiensis*, 26/12. és 27/6. képek). A Kiskunságból több populációja is ismert, igaz alacsony egyedszámokkal, de a Hanságban is megtalálható legalább három kisebb állománya (Halpern és Péchy 2018). A kipusztulásra figyelmeztető vészharangokat az 1970-es évektől kongatják a szakemberek. A faj tipikus élőhelye a síkvidéki sztyepp foltok, füves területek, kaszálók, legelők, szárazlattal rendelkező mozaikos láprétek, újabban azonban a szárazabb élőhelyfoltokban, kiszáradó nedves réteken és homokbuckás legelőkön is megtalálhatók az egyedek. 1993-ban elkezdődött egy szakmai védelmi program, melynek részeként azonosították a természetes élőhelyeket, felmérték populációnagyságokat és megpróbálták meghatározni a folyamatos egyedszámcsökkenést okozó veszélyforrásokat. Akkor 500 egyednél kevesebbre becsülték a hazai állományt és a mesterséges tenyésztés és az azt követő visszatelepítés mellett döntöttek. 2004-ben a Magyar Madártani és Természetvédelmi Egyesület (MME), a Kiskunsági Nemzeti Park és a Duna-Ipoly Nemzeti Park az EU LIFE-Nature Alap és a Környezetvédelmi- és Vízügyi Minisztérium támogatásával egy védelmi programot indított el. Létrehozták a Rákosi vipera-védelmi Központot, ahol a különböző élőhelyekről begyűjtött tíz kifejlett rákosi viperával elkezdődhetett a faj mesterséges szaporítása. Sikerek és kudarcok váltakozása mellett szorgos szakmai munkával 2022-ig több mint 4300 kisvipera született a Központban. Az első egyedeket 2010-ben engedték szabadon a Kiskunságban. 2022 végéig 10 helyszínen összesen 750 ivarérett vipera térhetett vissza természetes élőhelyére: a Kiskunságban 7 élőhelyre 480, a Hanságban 3 élőhelyre 270 példányt telepítettek. A kihelyezés során az egyedeket a tenyésztő központban is használt, mesterségesen kialakított telelőüregekbe helyezik el. A visszatelepítés körülményeinek részletesebb tanulmányozása érdekében rádió-jeladós nyomonkövetővel ellátott példányokat is elengedtek. A jeladós egyedeket átlagosan 3-4 hónapig tudták követni, de volt, amelyiket majdnem 2 évig. A vizsgálatok szerint a rákosi vipera



27/6. kép. Rákosi vipera
(*Vipera ursinii rakosiensis*) élőhelye és
egy napozó példány
Fotó: Halpern Bálint

átlagosan 0,5-1 ha kiterjedésű területen mozog. Jelenleg is folynak a kutatások, hogy a repatriáció és az azt megelőző nevelési folyamat feltételeit úgy alakítsák, hogy a kiengedett viperaák túlélése jelentősen emelkedjen. A Rákosi vipera-védelmi Központ által alkalmazott tartási és szaporítási feltételek folyamatos ellenőrzése és javítása azt eredményezte, hogy 2022-ben, egyetlen év alatt 542 utód látta meg a napvilágot. Úgy tűnik, hogy az *ex situ* védelemnek is köszönhetően talán elhárítható a rákosi vipera végleges eltűnése hazánkból.

Az *in situ* fajvédelem kialakításánál az egyik legnagyobb probléma az adott populáció számára megfelelő nagyságú terület meghatározása, amihez szintén olyan információkra lenne szükség, amivel a szakemberek csak ritkán rendelkeznek. A kisméretű és felaprózott védett területek kérdésével függ össze a területeket összekötő ökológiai folyosók (22.6.2) létrehozásának lehetősége. Az *in situ* védelemnél növeli a hatékonyságot, hogy nemcsak a védendő populáció van a fókuszban, hanem az egész élőlényközösség is, amelyben él. A Földön kb. 10 ezer védett vízi és szárazföldi terület található, melyek többsége relatíve kis méretű. A méret mellett a védelem hatékonyságában is jelentős eltérések vannak. Azokon a védett területeken, melyek a kisebb GDP-vel rendelkező országokban vannak kevésbé hatékony a védelem, mint a gazdagabb országok védett területein. Magyarországon 10 Nemzeti Park található, melyek többségénél a szigorúan védett terület nagysága csak töredéke a parkok területének, a fennmaradó részeken általában mezőgazdasági vagy erdészeti (és vadászati) tevékenység folyik. A 10 Nemzeti park, a 251 országos és az 1880 helyi jelentőségű természetvédelmi oltalom alatt álló terület együttes kiterjedése közel 900 ezer hektár.

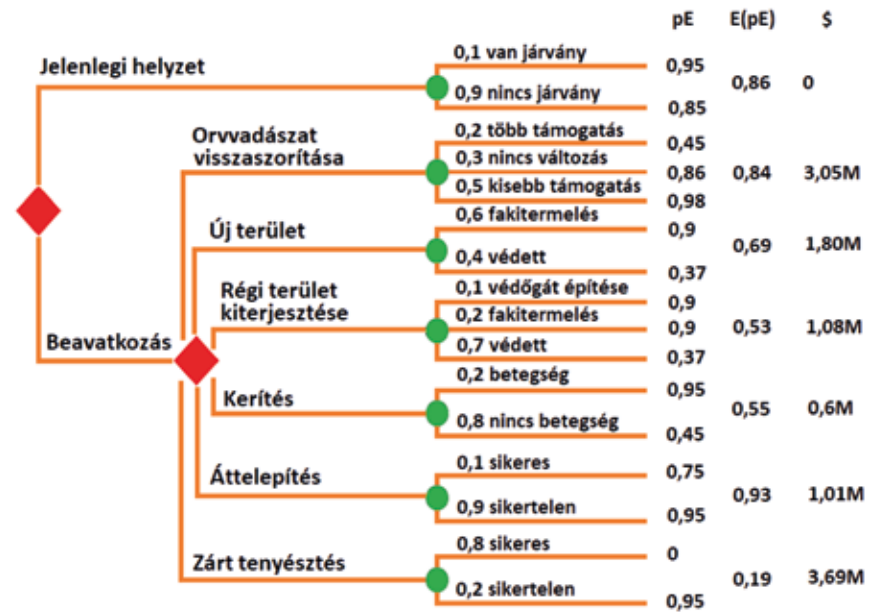
27.2.2.3 Nehézségek és sikerek a védelemben: a szumátrai orrszarvú

A szumátrai orrszarvú (*Dicerorhinus sumatrensis*) egyike azon nagytestű emlősfajoknak, melyek a kihalás közvetlen közelébe kerültek. A Természetvédelmi Világszövetség (IUCN) a fajt a kritikusan veszélyeztetett kategóriába sorolta, ugyanakkor élőhelyeinek többségét nem sikerült védelem alá helyezni. Érdekes, hogy hazánkban a Fővárosi Állat- és Növénykert első orrszarvúja, egy szumátrai orrszarvú 1894-ben érkezett Budapestre.



27/7. kép. Szumátrai orrszarvú (*Dicerorhinus sumatrensis*, Rhinocerotidae)
© Indonesian Ministry of Forestry/AFP

A pleisztocén kor elején (2,6-2 millió éve) elterjedt volt egész Dél-Kelet Ázsiában.



27/10. ábra. A szumátrai orrszarvú védelmére kidolgozott védelmi alternatívák költség/nyereség elemzése („döntési fa”). A piros rombuszok a döntési pontokat, a zöld foltok a véletlenszerűen fellépő eseményeket jelentik. A véletlen események valószínűségét 30 év távlatában becsülték. pE a kipusztulás valószínűsége 30 éven belül egy-egy nagyobb horderejű döntés vonatkozásában. E(pE) adja meg pE várt értékét az egyes alternatívák esetében. A dollárban kifejezett összegek 30 évre vetített költségek, és a modell felállításakor érvényes árfolyamon értendők. M= millió [Maguire és mtsai (1987) nyomán módosítva].

A leletek szerint Kelet-Himalájában (Bhutánban és Kelet-Indiában), Mianmarban, Thaiföldön, Vietnámban, Kína nyugati területein és a Maláj-félszigeten is élt a faj. Borneó maláj részén, Sabahban 2011-ben még sikerült egy nőtényt befogni, azóta a kameracsapdák nem jeleztek élő rinocéroszt. Borneón az erdőirtások, az égetések, a vadászat (szarvának anyaga gyógyászatban használatos) valamint az olajpálma ültetvények terjedése és persze mindezek háttérben lévő egyre növekvő humán populáció miatt csak néhány egyed maradt fenn (Havmøller és mtsai 2016).

Az 1980-as években a szakemberek a populációkat befolyásoló tényezőket felmérve és megbecsülve a veszélyeztetettséget döntési rendszert készítettek, melyben 30 éven belüli kipusztulási lehetőséggel számoltak (27/10. ábra). A döntési „fában” két döntési pont (piros rombusz a 27/10. ábrán) van, beavatkozni vagy sem, illetve, ha beavatkoznak, akkor melyik módszert alkalmazzzák. A módszereknél láthatók a lehetséges következmények is. Az alternatívák előtt szereplő szám, az esemény bekövetkezésének valószínűségét (0 és 1 közötti értékek) jelöli. Például, ha nincs beavatkozás, akkor 0,1 a valószínűsége, hogy járvány lép fel a következő 30 évben, illetve 0,9 annak a valószínűsége, hogy nem lesz járvány. Ha van járvány, akkor a kipusztulás valószínűsége (pE) 0,95, ha nincs, akkor 0,85. A várt kipusztulási valószínűség, ha nincs beavatkozás, akkor 0,86. $E(pE) = (0,1 \times 0,95) + (0,9 \times 0,85) = 0,86$ Hasonló módon számolhatjuk a várt kipusztulási valószínűséget az összes többi lehetséges megoldás esetében (27/10. ábra). A status quo meghagyása nem

jár ugyan kiadással, de ebben az esetben a legnagyobb a kipsztlulás valószínűsége. A döntési fa alapján össze lehet hasonlítani a két beavatkozási módszert a kipsztlulási valószínűség és a költségek tekintetében. Legyen az egyik a kerítés alkalmazása a védelemben, a másik pedig a zárttéri tenyésztés. Az előző esetben kerítéssel vennék körül egy már meglévő, vagy újonnan kialakítandó területet és megemelt táplálékmenyiséget és állandó orvosi ellátást biztosítva nagyobb rinocéroszállományt tartanának a bekerített területen. Ilyen körülmények között a legnagyobb veszélyt a betegségek jelentik, a sűrűbb állomány miatt a betegségek kialakulásának valószínűsége kb. kétszer akkora, mint a természetes populációkban. Ugyanakkor, ha sikeres lenne a kerítéssel körülvett populáció fenntartása, akkor a kipsztlulási valószínűség 0,45-re csökkenne. Mindkét lehetőséget figyelembe véve a várt kipsztlulási valószínűség ($E(pE)$) csak 0,55, ami jóval alacsonyabb, mint a beavatkozás nélküli esetben (0,86). A kerítés elkészítése (60 ezer USA dollárra becsülték a modell készítésekor) és fenntartása (évi 18 ezer USA dollár) az elkövetkező 30 évben 0,6 millió dolláros kiadást jelentene.

A zárttéri tenyésztéshez be kell fogni az állatokat és megfelelő körülmények között tartva szaporítani őket. 0,2 a valószínűsége, hogy nem lesz sikeres a program (befogás vagy a tartás miatt). Ekkor a kipsztlulási valószínűség ugyancsak magas, 0,95, ha viszont a program sikerül, akkor a kipsztlulási valószínűség zéró. Az átlagos $E(pE)$ ennél a választásnál a legkisebb, csak 0,19, ellenben a költségek itt a legmagasabbak. Összesen 3,69 millió dollárba került volna Indonéziában és Malajziában megteremteni a feltételeket és javítani az USA és Nagy-Britannia állatkertjeiben meglévőket.

A döntési rendszerrel kapcsolatban felvetődik a kérdés, hogy honnan ismerik a táblázatban közölt valószínűségeket? Természetesen becsült és ismert adatok kombinált értékeiről van szó. A beavatkozás nélküli helyzet elemzéséhez például populáció sebezhetőségi analízist végeztek, a mesterséges tenyésztés hatását és költségeit a szumátrai orrszaruval az USA-ban és Nagy-Britanniában eddig végzett vizsgálatokból becsülték, míg például a járványok hatását a jávai orrszaruval korábban lejátszódtott járványok elemzéséből nyerték. A következő kézenfekvő kérdés, hogyan is döntsenek a változatok között. Ha nem kellene figyelembe venni a költségeket, akkor egyértelműen a legkisebb $E(pE)$ -t adó változatot (állatkerti tenyésztés) kellene elfogadni. A korlátozottan elérhető források miatt a kiadásokkal minden esetben számolni kell. Maguire (1987) a kiadások és az $E(pE)$ közötti „trade-off” feloldására ún. „hasznossági” függvényt („utility function”) számítását javasolja. Megállapítják minden $E(pE)$ „hasznosságát” vagy értékét és ezt tüntetik fel a kihalási valószínűség függvényében. A szumátrai orrszaru készített

„hasznossági” függvény lényeges tulajdonsága, hogy csak magas (0,8) kihalási valószínűségnél veszik komolyan (a döntéshozók) a faj veszélyeztetettségét. A 0,6 kihalási valószínűség a döntéshozóknál szinte ugyanakkora, mint a zéró kihalási valószínűség, ahol egyáltalán nem veszélyeztetett a faj. Ezt figyelembe véve a szumátrai rinók esetében a kerítéses megoldás tűnt használható módszernek, mert az $E(pE)$ éppen olyan nagy, hogy még nem csökkent jelentősen a „hasznosság”, viszont a költségek itt a legalacsonyabbak.

A szabadtéri tartás eredménye elkésztető lett. A program két évtized alatt megbukott. 1984 és 1996 között befogott negyven orrszaruából hús elpusztult, és közben egyetlen új egyed sem született. Bár további 4 példányt is sikerült befogni, 2004-re már csak nyolc egyedre csökkent a fogságban tartott orrszaruak száma. Ezekből hamarosan csak három maradt életben.

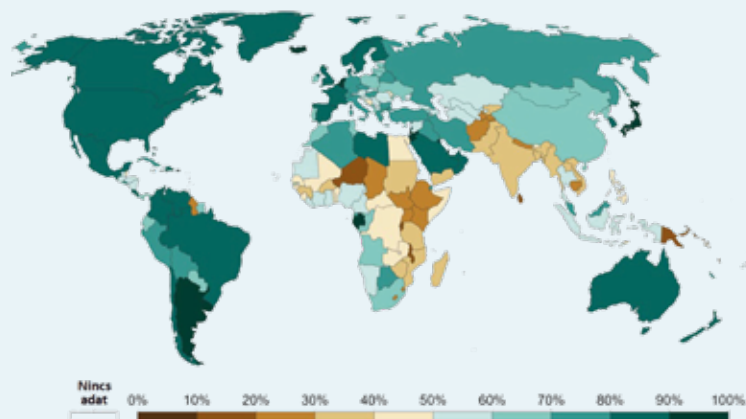
A feltételezések szerint (pontos adatok nem ismertek) napjainkban kevesebb, mint 100 egyedből állhat a teljes populáció. Egy tucat egyed élhet Borneó indonéz részén, és kb. 70-80 egyed Szumátrán három kisebb, egymástól elkülönült populációban. Fogságban tartott egyedek 1984 és 2000 között egyetlen utódot sem hoztak létre. 2001 és 2022 között nyolc kis orrszaru jött napvilágra: négy a Cincinnati (USA) Állatkertben és szintén négy (legutóbb 2022-ben) a Szumátrai Orrszaru Rezervátumban.

Abban egyetértés van a szakemberek között, hogy az orrvadások ellen továbbra is fel kell lépni és a szabadon élő populációkat védett területekkel kellene összekötni, egy metapopulációs rendszert kialakítva (Havmøller és mtsai 2016). Jelenleg több szervezet összefogásával és társadalmi támogatással próbálnak segíteni a szabadon élő orrszaruúakon. A legnagyobb problémát a sikertelen szaporodási kísérletek okozzák, ezért „lombik bébik” előállításával és az anyaméhbe történő beültetésével próbálkoznak (Havmøller és mtsai 2016). 2019-21 között 7 borneói, 8 szumátrai és 6 malajziai példány DNS mintáit analizálva, a tudósok részletesen megismerhették a szumátrai orrszaruú genómját. A Maláj-félszigetről származó minták a populáción belüli jelentős beltenyésztést mutatták, míg a két szigeti populációban nem volt magas a beltenyésztés foka, viszont magas mutációs teher mutatkozott (von Seth és mtsai 2021). Borneón és Szumátrán található populációk nagyon kis mérete a közeljövőben azonban eredményezhet beltenyésztési leromlást. Enyhítheti a folyamat sebességét az ember által elősegített populációk közötti génáramlás (egyedcserék). A molekuláris genetikai kutatások talán azt is lehetővé teszik egyszer, hogy miután elpusztítottunk minden orrszaruút, egy-egy egyed genetikai módszerekkel „újraterejtünk”. Kár lenne idáig eljutni, mindenki inkább abban reménykedik, hogy a szakemberek megtalálják az ellenszerét a szumátrai orrszaruú végleges eltűnésének.

27.TA1 GYORSULÓ URBANIZÁCIÓ

Az ENSZ meghatározása szerint urbánus („városnak” számító) településről akkor beszélhetünk, ha legalább 2 ezer ember él együtt (Ritchie és Roser 2021). Ez az egyik legelterjedtebben elfogadott definíció, ugyanakkor Svédország és Dánia már a 200 fő feletti, míg Japán 50 000 fő feletti településeket tartja urbánus közösségeknek. 133 ország semmilyen definíciót nem alkotott az urbánusnak tekinthető településről. Általában a kisebb népsűrűségű országokban (pl. Mongólia, Paraguay, Uruguay, Libéria, Szenegál, Afganisztán) a lakosság több, mint fele városokban él. A Föld legnépesebb országában, Indiában csak 30% körüli a városlakók aránya. Japán lakosságának 80%-a már 2000-ben is városokban élt. A szigetországban az urbanizáció igen gyors folyamat volt, hiszen 100 évvel korábban még csak 10%-nyi városlakót tartottak nyilván. 2018-ban a világ legnépesebb városa Tokió volt (37 millió ember) megelőzve Delhit (28 millió lakos), Mexikó várost (21 millió lakos) és Kairót (20 millió lakos). Magyarországon nem az együtt élő emberek számával definiálják a várost, hanem jogi és funkcionális szempontok szerint. Településkategóriáink: község, nagyközség, város, megyei jogú város, főváros. Az utóbbi három kategória (összesen 348 település) tekinthető a nemzetközileg is használt urbánus településnek: önkormányzattal (jogkörrrel) rendelkeznek és közszolgáltatásokat végeznek saját területükön és annak kisebb és nagyobb vonzáskörzetében (https://www.ksh.hu/teruletiatlas_telepulesek és <https://net.jogtar.hu/jogszabaly?docid=A1100189.TV>). Hazánkban az ENSZ 2021-es adatai alapján a lakosság 71,4%-a élt urbánus körülmények között.

Annak ellenére, hogy nincs teljes konszenzus a népességkutatók között az urbánus körülmények definícióját tekintve, abban megegyeznek, hogy erőteljes az átrendeződés a nem városi és városi körülmények között élő emberek létszámában. A folyamat egyik, talán legfontosabb hajtóereje a városokban



27.TA1/1. ábra. A városi lakosság aránya a teljes népességhez képest az egyes országokban, 2020-ban [Ritchie és Roser (2021) nyomán módosítva].

elérhető jobb munkalehetőség, mely magasabb jövedelmet és jobb életkörülményeket jelenthet. Az ENSZ elemzése szerint 2007 egy jelentős fordulópontra volt a városiasodás terén. Először történt meg, hogy a Földön élő emberek több, mint fele városi körülmények között élt. Az utóbbi években a humán populáció növekedési üteme öröndetesen lassult, az urbanizációs folyamat viszont gyorsulást mutatott (27.TA1/1. ábra). Az ENSZ előrejelzése szerint 2050-re már az emberek 2/3-a (9,8 milliárdból 6,7 milliárd) városokban fog élni. Az Európai Bizottság szakértői szerint napjainkban is a Föld népességének 85%-a él urbánus körülmények között. Minél fejlettebb (gazdasági szempontból) egy ország annál több állampolgára él urbánus körülmények között, például a Nyugat-Európában a lakosság 80%-a városokban él. A jó hír, hogy a felgyorsuló urbanizáció ellenére a szárazföldi területeknek csupán 1%-a a beépített terület, a rossz hír, hogy pont ezért a városi területek népsűrűsége viszont nő.

27.TA2/1. táblázat. Az IUCN által kidolgozott kategóriák a fajok veszélyeztetettségi mértékének megítélésére. A legtöbb országban, így hazánkban is ezeket használják [Townsend és Crowl (1991) nyomán módosítva].

Magyar elnevezés	Angol elnevezés	Lényegi leírás
Kipusztult	Extinct	az utolsó ismert példánya is elpusztult
Vadon kipusztult	Extinct in the wild	természetes populációja nem ismert, az ember által fogságban vagy természetben tartott egyedek léteznek
Súlyosan veszélyeztetett	Critically Endangered	a kipusztulás közvetlen közelébe került, kihalófélben lévő fajok
Veszélyeztetett	Endangered	fajok, melyek természetes populációit jelenlegi ismereteink szerint már a közeli jövőben a biztos kihalás veszélye fogja fenyegetni
Sebezhető	Vulnerable	fajok, melyek természetes populációi a jelenlegi tendenciák mellett előreláthatólag a kihalás szélére fognak kerülni
Mérsékeltlen veszélyeztetett	Near Threatened	potenciálisan veszélyeztetett fajok, védelem nélkül előreláthatólag a sebezhető fajok közé kerülnek
Nem veszélyeztetett	Least Concern	fajok, melyeket jelenleg nem fenyeget a kihalás veszélye
Adathiányos	Data Deficient	fajok, melyekről nem áll rendelkezésre megfelelő mennyiségű adat

27.TA2 IUCN VÖRÖS LISTA 2022

A Természetvédelmi Világszövetséget (The International Union for Conservation of Nature, IUCN) 1948-ban alapították. A szervezet folyamatosan figyeli a fajok és egyes populációik veszélyeztetettségét és a veszély mértékének függvényében különböző kategóriákba sorolják őket. 1996 óta rendszeresen megújítják a védendő fajok halmazát, a Vörös Listát (Red List). 2022-ben az ismert fajok számát 2 161 755-re becsülték. Közülük 150 388 faj státuszát vizsgálták meg és összesen 42 108 fajt találtak veszélyeztetettnek. Egy faj vagy egy populáció veszélyeztetettsége széles skálán értelmezhető. A Vörös Listában szereplő fő kategóriákat a 27.TA2/1 táblázat tartalmazza, ezek közül a **sebezhető, a veszélyeztetett és a súlyosan veszélyeztetett kategóriákba tartozó fajokat nevezik kipusztulással fenyegetetteknek**. Az ismert fajok több mint 90%-áról nem készült felmérés, ezért nem is szerepelhetnek a listán. A XVI. század előtt kihalt fajok (prehisztórikus fajok) és a kőületekből ismert élőlények (fossziliák, kb. 10 ezer évnél régebben kihalt fajok) valamint a házasított (domesztikált) fajok sem szerepelnek a Vörös Listában. Magyarországon több mint 30 éve jelent meg az első összesítés a kipusztult és veszélyeztetett növény- és állatfajokról. A Vörös Könyv (Rakonczay 1989) 730 növényfajt és 400 állatfajt említ. 1989-ben 340 növény- és 571 állatfaj állt védelem alatt. 2022-ben a kb. 50 ezer hazai faj közül már **2146 fajt tekintettek védettnek, közülük 273 került fokozottan védett státuszban** (27.TA2/2. táblázat).

27.TA2/2. táblázat. A magyarországi Agrárminisztérium által nyilvántartott védett és közülük a fokozottan védett hazai fajok száma 2022-ben [Forrás: Agrárminisztérium honlapja].

Taxonok	Védett fajok száma	Ebből fokozottan védett faj
Gombák	58	0
Zuzmók	17	0
Mohák	77	0
Harasztok	44	7
Nyitvatermők	1	1
Zárvatermők	660	79
Gerinctelenek	805	58
Körszájúak	2	2
Halak	32	7
Kétéltűek	18	1
Hüllők	15	5
Madarak	360	95
Emlősök	57	18
Összesen	2146	273

2022-ig a kétfélmillió ismert faj kb. 2%-áról sikerült az IUCN munkatársainak olyan megbízható adatokat gyűjteni, melyek alapján veszélyeztetett státuszba kerültek. A gerincesek közül a kipusztulással leginkább fenyegetett csoport a kétéltűek. Óvatos becslések szerint az idetartozó fajok 35%-a a kipusztulás közelében van. Ez az arány az emlősöknél 23%, a madaraknál 13% és a hüllőknél 18%. A 15 évvel korábbi helyzethez képest legjelentősebben, 5%-kal a kétéltűeknél növekedett a kipusztulás fenyegetettségének mértéke, míg az emlősöknél az emelkedés 2% volt. A madaraknál a növekedés csupán néhány tízed százalék volt. A hüllőknél több, mint 8 ezer új faj került besorolásra, így annak ellenére, hogy újabb kb. 1400 fajnál mutatták ki a fenyegetettséget, a rossz helyzetben lévő fajok aránya 12%-kal csökkent a 15 évvel korábbi helyzethez képest. Az arányok változásának trendjénél beszédesebb az a tény, hogy az elmúlt 15 évben a fent említett négy gerinces taxonnál összesen mintegy 2500 újabb faj került a kipusztulás **közelébe**.

Az IUCN szem előtt tartva a „fenntartható fejlődés” szükségességét, valamint a globális biodiverzitás megőrzésére tett nemzetközi kezdeményezéseket 2030-ig szóló fajvédelmi akciótervet dolgozott ki a természetvédelemmel kapcsolatos problémák megoldására. Öt fő téma köré csoportosították a feladatokat: klímaváltozás, szárazföldek, édesvizek, óceánok és emberek.

Klímaváltozás: Folyamatosan kell monitorozni a **klímaváltozás hatásait és segíteni kell az ökoszisztémák védelmét és helyreállítását, hogy enyhítsék a káros hatások mértékét. Az iparosodás kezdete előtti szinthez képest a globális átlag hőmérséklet már 1 °C-kal magasabb, ha 1,5 °C feletti lesz az emelkedés mértéke a károsodás jóval jelentősebb lesz. Kritikusan megjegyzik, hogy az eddigi alkalmazott klímavédelmi megoldások egy része sajnos tovább csökkentette a biodiverzitást.**

Szárazföldek: A szárazföldi fajok (növények, gombák, állatok) pusztulása minden eddig ismert ütemnél gyorsabb. A létező fajok egynegyede jelenleg is a kipusztulás közelében áll. A szárazföldek háromnegyedét főleg az élelmiszertermelés és erdőgazdálkodás következtében pedig teljesen átalakította (vagy éppen most alakítja át) az ember.

Édesvizek: A folyó- és állóvizek, valamint a lápok, mocsarak és egyéb vizes élőhelyek fajai kritikus állapotban vannak a Földön mindenütt. Az erdei területekhez képest a vizek és vizes területek háromszor gyorsabban tűnnek el. Ennek hátterében a klímaváltozás mellett az emberi szükségletek állnak. A folyamat enyhítéséhez, hatékony jogszabályok, új technológiai eljárások és jelentős szemléletváltozás szükséges.

Óceánok: Jelentős reformokra van szükség a tengeri fajok védelmének érdekében. Kulcsfontosságú a megoldások keresése, mert az óceánok 97%-a valamilyen formában emberi behatás alatt áll. Az óceáni változások kihatással vannak fajgazdagságra, az emberekre és a globális klímaváltozásra is. A legfontosabb beavatkozási területek: óceánok melegekedése, vizek savasodása, oldott oxigén szintjének csökkenése, túlhalászat, szennyezések (**különösen a műanyagok okozta szennyezések**) valamint az **ásványi** anyagok bányászata az óceáni aljzaton.

Emberok: Az IUCN Nature 2030 programjának központi szereplője az ember. Úgy tűnik, a döntéshozók, a jogalkotók és a kormányok nem elég hatékonyak a környezeti problémák felismerésében és kezelésében. A természet jogtalan, egyenlőtlen és nem fenntartható módon történő kizsákmányolása aláássa az emberiség jövőjét.

Az IUCN jószándéka megkérdőjelezhetetlen, aggodása a természetért nemis szándékot tükröz. Az ember szerepének fontossága egyértelműen kiolvasható a programból. A természet gyorsuló pusztulásának megállítására javasolt módszerek azonban régiek, melyeket vagy nem tartottak be, vagy nem voltak elég hatékonyak, ezért nem működtek. Feltehetően az alapokkal van a baj, mert ha a természet jövőjéről van szó, akkor nem az embert kellene a központba állítani, hanem magát a természetet és minden mást, így az embert is, másodlagosnak kellene tekinteni. Úgy tűnik 2030-ig gazdasági érdekeink biztosan messze meghaladják a természet „érdekeit”.

27.TA3 TERMÉSZETES ÉLŐHELYEK PUSZTÍTÁSA: ESŐERDŐBŐL LEGELŐ

Az antropocén korszak egyértelműen az emberiség globális perturbációiról híresült el és erről is fog szólni. A kiemelkedő biodiverzitású élőhelyek pusztulása és pusztítása egyre több ember érdeklődését kelti fel napjainkban. A trópusi élőhelyek pontosan ilyenek. A fajgazdagság messze kiemelkedő (26. fejezet), a trópusokon elhelyezkedő szárazföldi, édesvízi és tengeri területeken található a virágos növények, az édesvízi és tengeri halak, kétélűek, a szárazföldi emlősök és hangyafajok háromnegyede, az összes sekélyvízi korall és a szárazföldi madárfajok kb. 90%-a. Az endemikus fajok száma is kiemelkedő, például hatszor annyi endemikus madárfaj él itt, mint a mérsékelt övben. Ugyanakkor kiemelkedő és ezért kiemelendő a trópusi esőerdők veszélyeztetettsége is, elsősorban az ember erdőirtó tevékenysége miatt. Egyik legfontosabb átalakítás az elsődleges esőerdők kivágása és a terület újra hasznosítása (18/7. kép).

A finom felbontású távérzékelési adatok alapján (Hansen és mtsai 2013) 2000-2016 között évente 74,4 ezer km² trópusi esőerdőt (ún. sűrű, 50%-nál nagyobb lombborítottságú erdők) irtottak ki, ebből közel 40 ezer km²-t Amerika trópusi területein, főleg a Föld „tüdejének” is nevezett Amazóniában. Az erdőtenített földeken rövidebb-hosszabb ideig agrárgazdasági tevékenységet végeznek. A neotropikus területeken a szarvasmarha tartás mellett a szójatermesztés dominál. Ázsia trópusi erdőiből évente 22,3 ezer km²-t pusztítanak el. Malajzia és Indonézia élen jár a földhasználat átalakításában. Csupán 12 év leforgása alatt (2000-2012 között) Malajzia esőerdőinek 16%-át, Indonézia erdeinek pedig 10%-át irtották ki. Borneó, és újabban Szumátra jelentős részén már olajpálma ültetvényeket látni és egyre terjednek a főleg papírgyártáshoz használatos „fapépet” szolgáló fafajok (pl. eukaliptuszfajok) ültetvényei is. Az említett két kontinens mellett meglepő módon Afrikában kisebb volt a pusztítás, amely talán a bizonytalanabb politikai légkörnek és

a lassúbb mezőgazdasági intenzifikációnak köszönhető (Malhi és mtsai 2014).

Az erdőirtásoktól megkímélt esőerdők egy része is degradálódik az erdőtüzek és a szelektív fakivágások következtében. Utóbbi tevékenység folyamatosan nő Amazóniában is, de Délkelet-Ázsiában tízszer olyan gyors a növekedés, mert az itteni fafajok keresettebbek. A faegyedek szelektív kivétele során óriási a „járulékos” veszteség, a ki nem vágott fák fele kidől vagy komoly sérülést szenved. Annak ellenére, hogy kivágott fák nem egyenletes eloszlása miatt a vágás után erősen heterogén szerkezetűvé válhat a vegetáció, a szelektív vágás után a nem bolygatott elsődleges erdőkhöz képest biomassa 50%-a és a fajszám 75%-a megmaradhat. A művelés alá vont, majd felhagyott gazdálkodású területeken másodlagos erdők jöhetnek létre.

Becslések szerint még a kevésbé zavart területeken is legalább 12%-kal csökken a fajszám a zavart területeken találhatóhoz képest (Benítez-López és mtsai 2010, Malhi és mtsai 2014). Az esőerdők állati biomasszájának csökkenése Közép-Afrikában (kb. 5 ezer t/év) és Délkelet-Ázsiában a legjelentősebb. A csökkenés az emberi fogyasztásra szánt „bushmeat”, vadhús miatt elsősorban a nagyobb testű fajokat érinti. Amazóniában is a civilizációtól távoli, elzárt esőerdei területek kivételével számos vadon élő fajnál jelentős egyedszámcsökkenést lehet tapasztalni főleg az utak, a folyók és a települések környezetében. Nunes és mtsai (2022) Amazóniában 18 különböző földhasználati típust vizsgáltak meg a másodlagos erdők megjelenésétől a legelők kialakításán keresztül az intenzív, gépesített mezőgazdasági művelésig. 310 vizsgálati helyről származó adatok alapján elemezték az átalakítási típusok gyakoriságát és hatásukat a fajgazdagságra, a szénháztartásra és a talaj tulajdonságaira. Nem meglepő módon mind a 18 típusú földhasználat-változás elsődlegesen a fajgazdagságot csökkentette, de hatással voltak a szénháztartásra és egyes esetekben módosították a talajtulajdonságokat is. A legelterjedtebb típus az elsődleges esőerdő legelővé alakítása volt, amely a legjobban csökkentette a biodiverzitást. Várható módon a legkisebb hatású átalakítás a nem bolygatott elsődleges esőerdő átalakítása bolygatott (szelektíven vágott és/vagy égetett) elsődleges esőerdővé, amely egyben a legkritikább típus volt (Nunes és mtsai 2022). A direkt és szelektív irtásoknak a földhasználat változása mellett szintén van hatása a fajgazdagságra, növeli a légköri CO₂-szintet, de a felhőképződést és a csapadékképződést is befolyásolják. Indonézia, Malajzia és Pápua Új-Guinea tőzeglápok felégetésével évente ugyanannyi CO₂-t bocsát ki, mint amennyi a fosszilis tüzelőanyagok felhasználása során keletkezik (van der Werf és mtsai 2008b).

27.TA4 EGY POZITÍV HATÁSÚ HUMÁN PERTURBÁCIÓ

A Földön jelenleg élő 8 milliárd ember által okozott „zavarás” mértékét nehéz becsülni, annál is inkább, mert nincsen, vagy csak nagyon kevés összehasonlítható adat van a tömegességünket

megelőző időszakról, amihez a változás mértékét lehetne hasonlítani. Vannak esetek, amikor komparatív vizsgálatokkal elég jól lehet becsülni az emberi perturbációk hatását. Vegyük például a fajbehurcolásokat. 1559 óta az ember 330 emlős- és madárfajt telepített be különböző területekre. A behurcolás a számszerűséget tekintve növelte az egyes területek fajgazdagságát, ám egyúttal homogenizálta (hasonlóbbá tette) is a faunákat. A kezdeti „gazdagodás” azonban viszonylag rövid ideig tart, ezt követően általában drasztikusan csökken a fajok száma egy-egy élőhelyen a bennszülött fajok kipusztulása miatt.

Az emberi zavarás mértékének megállapításához sok és sokféle tudományos vizsgálatra lenne szükség. Sokszor többféle szerveződési szinten és különféle módszerek alkalmazásával lehet csak reális képet kapni. Lehetnek olyan esetek is, amikor egy bennszülött faj fennmaradását éppen a behurcolt (egzotikus, nem őshonos) fajok jelenléte segítheti, mint ahogy ezt az új-zélandi Mahoenui weta (*Deinacrida mahoenui*) és a sünzanót (*Ulex europaeus*) (9/26. kép) példája mutatja.



27/8. kép. Az új-zélandi, röpképtelen, endemikus barlangi szöcske, a Mahoenui weta (*Deinacrida mahoenui*, Anostostomatidae) a sünzanóton (*Ulex europaeus*, Leguminosae) táplálkozik
© John Barkla

A tapasztalatok szerint a szigeteken (vagy más elszigetelt területen) élő fajok nagyobb valószínűséggel pusztulhatnak ki, mint a nagyobb, összefüggő szárazföldi területeken, például kontinenseken élők. A fajgazdagság csökkenését az emberi tevékenység tovább erősítheti. Becslések szerint például Új-Zéland gerincesfaunája megfelelően a polinézek szigetvilágban történt letelepedése óta. Az eltűnt gerincesek

közül 59 fajt azonosítani is tudtak. A kipusztult növény-, gomba- és gerinctelen állatfajok számát azonban becsülni sem tudják.

A sokáig az előbb említett bennszülött, röpképtelen, nagy termetű, ikonikus egyenesszárnúfajról, a (Mahoenui) wetáról is azt hitték, hogy végleg eltűnt az új-zélandi faunából. 1970-ben egy európai sünzanótból álló izolált bozótfoltban újra felfedezték a faj egyedeit Új-Zéland Északi-szigetén. A sünzanótot, ami gyomként elterjedve óriási problémákat okoz ma is a szigetország farmerjeinek, már a korai európai telepesek behurcolták Új-Zélandra. Ez az igen tüskés bozót feltehetően jó védelmet biztosít a weta számára az ugyancsak betelepített fő ellenségeivel, a patkányokkal, a sünökkel vagy a menyétekkel szemben. A weta védelmének elősegítésére az új-zélandi kormány megvette a King Country déli részén (Te Kuiti környékén) található sünzanótos területet. A farmerek csak azzal a feltétellel adták el, hogy ha marháikat továbbra is átteleltethetik a védett területen. A természetvédők nem voltak boldogok az ötlettől. A marhák átjárása a bozótban olyan csapásokat eredményezett, ahol a szintén behurcolt házikécskék (*Capra aegagrus hircus*) hozzáférhettek a bozótoshoz és nem törődve a tüskékkel, legelthették a sünzanótot. A weta szempontjából az invazív kecskék károsnak

túnó tevékenysége azonban elősegítette a weta hatékonyabb védelmét. A mindent elfogyasztó kecskék ugyanis táplálkozásukkal bozót-stádiumban tartották a sünzanótos élőhelyet, vagyis megakadályozták, hogy a szukcessziós folyamat ebből a viszonylag korai fázisból tovább lépjen az erdősülés felé. Így a sünzanót állomány biztos menedéket jelent továbbra is a weta számára, ezért a területet védetté nyilvánították (Sherley és Hayes 1993, Stronge és mtsai 1997). Később az Északi-sziget öt területére és két invazív emlős ragadozóktól mentes kisebb szigetre telepítettek Mahoenui wetákat. Az öt északi területen mindenhol megtalálható patkányok (*Rattus rattus*, *R. norvegicus*) miatt a weta nem tudott életképes populációkat kialakítani, de a két, ragadozóktól, mentes kisebb szigeten sikeresnek bizonyult a megtelepedése (Watts és Thornburrow 2008).

27.TA5 HOMOGENIZÁLÓDÓ SZIGETEK: A BETELEPÍTETT FAJOK PÓTOLJÁK A KIPUSZTULTAKAT?

Valódi szigeteken technikailag könnyebb vizsgálni a fajgazdagság dinamikáját. A fajok eltűnése könnyebben dokumentálható és az új fajok betelepítésének sikeressége is egyértelműbben érzékelhető. Soares és mtsai (2022) a címben feltett kérdésre keresték a választ az Atlanti-, az Indiai- és a Csendes-óceánban található 64 szigeten végzett vizsgálatukkal. Összesen 677 madárfaj adatait használták, melyek közül 178 faj már kihalt (globálisan és lokálisan kihaltak egyaránt szerepelnek a fajok között), ugyanakkor 162 fajt pedig újonnan telepítettek a szigetekre. Az összes szigetet tekintve csökkent a fajgazdagság a betelepítések után, ugyanakkor az egy szigetre eső átlagos fajgazdagság viszont növekedett. A kipusztult fajok unikális (egymástól eltérő) funkcionális tulajdonságokkal (testméret, tápláléktípus, táplálkozási mód, napszakos aktivitás stb.) rendelkeztek, míg a betelepítettek hasonlóbbak voltak egymáshoz, ezért a funkcionális diverzitás csökkent a kipusztulások következtében. Ugyanakkor a funkcionalitás tekintetében is megfigyelhető volt, hogy átlagosan az egy szigetre eső funkcionális gazdagság növekedett a kipusztulás utáni betelepítésekkel.

Ezek az eredmények azért érdekesek, mert a betelepített fajok képesek voltak kompenzálni az egy szigetre eső fajgazdagságcsökkenést. Bár számos funkcionális tulajdonság elterjedtebb lett a szigetek között, de összességében a funkcionális gazdagság csökkent a kipusztulásokkal.

Soares és mtsai (2022) az előbb említett három óceán 11 szigetcsoportjának 64 szigetén élő madárközösségek vizsgálatával a homogenizálódás megjelenésére is felhívja a figyelmet. A betelepített fajokat nem random módon választják az emberek, hanem a kedvenceket, de legalábbis az antropogén környezethez már „alkalmazkodott” fajokat viszik magukkal, például a fekete rigót (*Turdus merula*), a seregélyt (*Sturnus vulgaris*) vagy a házi verebet (*Passer domesticus*). Ezért nem meglepő módon az idegenhonos fajok betelepítése után a 11 szigetcsoport fajösszetétele hasonlóbbá vált, annak ellenére, hogy nem

várt módon a szigetcsoportokon belül a szigetek madárfaunája között nagyobb különbségek maradtak. Összhangban az előző vizsgálatokkal, bár a funkcionális változatosság csökkent a kipusztult fajok unikális tulajdonságai miatt, a szigetek közötti funkcionális homogenizáció kifejezetten jelentkezett.

A kipusztulás/behurcolás fajdinamika tekintetében nemcsak taxonómiai, hanem közösségökológiai szempontokat is érdemes vizsgálni. A szigeti közösségek antropogén háttérű funkcionális homogenizációja hátrányos lehet, mert növelheti a sérülékenységet és intoleranciájukat a külső (sokszor ugyancsak antropogén eredetű) behatásokkal szemben (Soares és mtsai 2022).

27.TA6 ŐSHONOS ÉS IDEGENHONOS HALAK ÚJ-ZÉLANDON

1867-ben Európából betelepítették Új-Zélandra a sebes pisztrángot (*Salmo trutta*). Mára számos folyóban önfenntartó populációi alakultak ki. Kevés az információk a sebes pisztráng betelepítését követő kb. 100 évről, viszont az azt követő évtizedekben részletesebben vizsgálták a telepítés következményeit. A kutatók azt próbálták kideríteni, hogy a pisztrángtelepítés milyen hatással volt a vízi közösségekre, különösen az őshonos halfajokra. Összehasonlításként kb. 10 cm-es bennszülött lazacfélét (*Galaxias vulgaris*) és néhány rokon fajt választottak



27/9. kép. „Canterbury galaxias” (*Galaxias vulgaris*, Galaxiidae) egy őshonos új-zélandi lazacféle © Angus R. McIntosh, In: Woodford and McIntosh (2013), ISBN 978-0-478-14981-4

és olyan közösségeket (folyószakaszokat) vizsgáltak, amelyekben vagy csak az invazív pisztráng, vagy csak *Galaxias* fordul elő, illetve az invazív és az őshonos halfaj együtt élt. A vizsgálatokat különböző szerveződési

szinteken (populációk, közösségek) végezték és különböző megközelítési módokat (viselkedésökológiai, populációdinamikai, produkcióbiológiai, ökoszisztéma szemléletű) alkalmaztak (Huryn 1998, Simon és mtsai 2004, Townsend 2003, Townsend és Crowl 1991).

Az első vizsgálatban a halak hatását elemezték a legfontosabb táplálékuk, a kérészek aktivitására. Ez **egy populációs szintű megközelítés volt, melyben viselkedésökológiai megfigyeléseket végeztek.** Az egyik leggyakoribb kérészfaj a *Nesameletus ornatus* egyedeket gyűjtötték be olyan patakokból, amelyekben vagy csak a *Galaxias vulgaris*, vagy csak a sebes pisztráng élt. Laboratóriumban vizsgálták a kérészek napszakos aktivitásait,



27/10. kép. *Nesameletus* (*Nesameletidae*) genusba tartozó kérészfaj lárvája © Stephen Moore, Manaaki Whenua – Landcare Research

videóra vették a napi mozgásukat és azt utólag kielemezték. A pisztrángos vizekből származó kérészeknél lecsökkent a nappali aktivitás, az éjszakai aktivitásuk azonban nem változott. Egy másik kérészfajnál (*Deleatidium visibile*) a vízfelszíni aktivitásban volt különbség. Mindkét kérészfaj lárváinál az aktivitási viselkedés megváltozásának okaként a sebes pisztráng vizuális táplálékkeresését jelölték meg a kutatók. A pisztráanggal ellentétben a *Galaxias*-fajok olfaktorikus és taktilis ingerek alapján azonosítják táplálékukat, ezért a kérészek ezekben a patakokban nem változtatták meg napi aktivitásukat.


A második vizsgálatban populációs szintű megközelítést alkalmaztak és **a populációk eloszlásában szerepet játszó környezeti tényezőket** vizsgálták. A Déli-szigeten található Taieri folyón 198 vizsgálati pontot jelöltek ki. Mint az előző vizsgálatban, ezek között is voltak olyanok, ahol az invazív és az őshonos halfaj együtt élt, illetve olyan helyek, ahol csak az egyik, vagy csak a másik faj egyedét találták meg. Minden egyes ponton megmérték az élőhelyre jellemző fizikai-kémia változókat, melyek között szerepelt például a vízmélység, az áramlás sebessége, a P-tartalom, a sziklás meder aránya. Sokváltozós diszkriminancia analízissel választották ki a releváns faktorokat, melyek szerepet játszhatnak a két faj élőhelyének elkülönítésében. Az 27.TA6/1. táblázatban összefoglalt eredmények alapján azt mondhatjuk, hogy a pisztrángok a nagyobb vízésések alatti szakaszokat népesítették inkább be. Feltételezhetően nem tudnak átjutni a vízéséseken. Ezek a folyórészek általában az alacsonyabb tengerszint feletti magasságokon találhatók. Az átfedő élőhelyek, melyek közepes tengerszint feletti magasságon helyezkedtek el, a vízésések alatti részek voltak, általában köves mederrel. Az együttélést ezen helyek állandó változása (pl. kőgörgetés) tette lehetővé. A *Galaxias* példányok főleg a vízésések felett fordultak elő. A vízésések alatt gyakori pisztrángok feltehetően számos *Galaxias* egyed (főleg a kisebbeket) elfogyasztottak. Laboratóriumban tesztelve a predációs feltételezést azt tapasztalták, hogy egy pisztráng 24 óra alatt átlagosan 135 db fiatal (még lárvának minősülő) *Galaxias*-t fogyaszt el.

A harmadik vizsgálatban közösség szintű megközelítést alkalmaztak és **a táplálkozási hálózatok felépítését vizsgálták.** A Déli-szigeten a folyók általában fajokban szegények: algák, mint producensek állítják elő a szerves anyagot, a kérészek és más gerinctelenek, mint elsődleges, illetve ritkábban, mint másodlagos fogyasztók szerepelnek, és a halak, mint csúcsragadozók a többi szinttel együtt alkotják a táplálkozási hálózatot. Mesterségesen elkerített 50 m-es folyószakaszokban részletesen tanulmányozták a biomasza változásokat az egyes táplálkozási szinteken. A kísérlet előtt 12 napot hagytak az algák megtelepedésére, majd az ugyancsak 12 napos kísérlet alatt folyamatosan monitorozták a közösségeket. Mérték az algák biomaszáját és a gerinctelen fajok (többségük szerepelhet haltáplálékként is) összesített biomaszáját. Három kezelést alkalmaztak: (1) kizárták a halakat az elkerített részből, (2) az egyik, vagy (3) csak a másik halfaj egyedek voltak jelen a kísérleti mederrészben. Az algák biomaszája a pisztrángos kezelésnél volt a legnagyobb (27.TA6/1. ábra). Nem meglepő módon, ha a pisztrángok sokat fogyasztottak

27.TA6/1. táblázat. Az új-zélandi Taieri folyóban élő *Galaxias*-ok és sebes pisztrángok (*Salmo trutta*) élőhelyeinek elkülönítésében szerepet játszó három, fontosnak ítélt környezeti változó értékei. Élőhelytípusok: egyik faj sem fordult elő, csak pisztráng vagy csak *Galaxias* élt, illetve mindkét halfaj előfordult az élőhelyen. A táblázat több folyószakasz adatainak átlagát tartalmazza [Townsend és Crowl (1991) nyomán módosítva].

Hely	Mintaszám	Változók		
		Vízésések átlagos száma	Tengerszint feletti magasság (m)	Sziklás rész aránya (%)
Egyik faj sincs	54	4,37	339	15,8
Csak pisztráng	71	0,42	324	18,9
Csak <i>Galaxias</i>	64	12,3	567	22,1
Pisztráng és <i>Galaxias</i>	9	0	481	46,7

az elsődleges fogyasztói szintből, akkor megnőtt az alatta lévő szint produktója, vagyis az algák felszabadulva a gerinctelen herbivoria alól nagyobb mennyiségű biomasszát produkáltak (ez a kaskád hatás, 19.5). A *Galaxias* esetében a gerinctelenek denzitása nem különbözött a hal nélküli kezeléssel tapasztalttól.

A negyedik kísérletben ökoszisztéma szintű megközelítést alkalmaztak és a  kompartmentek közötti **energiaáramlást vizsgálták** két közösségben. A fenti erős kaskád hatás megjelenhet a közösségen belüli anyag- és energiaáramlásban is. A természetben a rendszerek bonyolultsága miatt nehéz

dokumentálni ezeket a hatásokat. Az ilyen vizsgálatokhoz legalább két, mind fizikai-kémiai, mind funkcionálisan ugyanolyan közösség kellene, melyeknél csak a predációs hatás különbözik. Ilyen közösségeket nehéz találni, ráadásul a vizsgálatok rendkívül idő- és pénzigényesek. Mi több, ha a kísérletet megismétlik, a kezelés, vagyis a predációs hatás nem valószínű, hogy ugyanolyan mértékű lesz a következő kísérletben. A nehézségeket tudva Huryn (1998) két közösségben vizsgálta a ragadozók hatását. Az egyikben az invazív sebes pisztráng, a másikban az őshonos *Galaxias eldoni* (a *Galaxias vulgaris* rokon faja) volt a csúcsragadozó [a vizsgálatok szerint a gerinctelen ragadozók szerepe (pl. herbivor gerinctelenek fogyasztásában) elhanyagolható volt mindkét élőhelyen]. Hipotézise szerint az elsődleges produktó nagyobb lesz a pisztrángos szakaszon, mivel az elsődleges fogyasztókat „kieszik” a pisztrángok

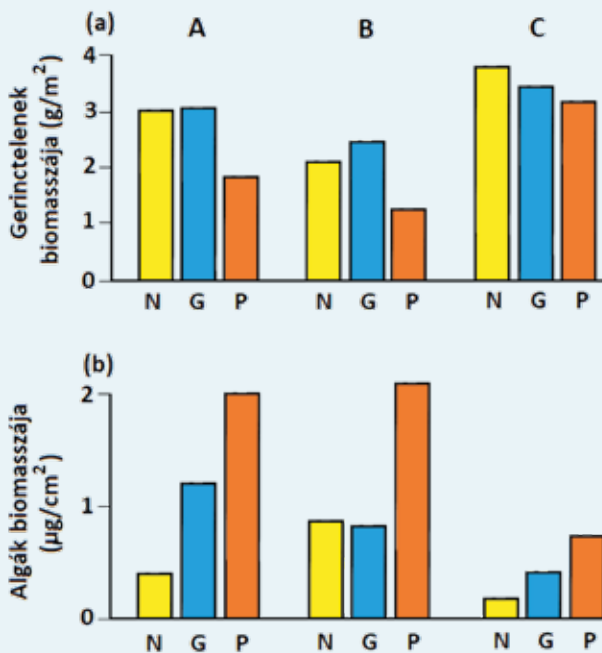
Az eredményeket a 27.TA6/2. ábra foglalja össze:

- A nettó **primer produktó** (NPP), az algák biomassza produktója (g/év/m^2) hatszor nagyobb volt a pisztrángos élőhelyen, mint a *Galaxias* folyószakaszban.
- A **másodlagos produktó** (MP), a herbivor gerinctelenek biomassza produktója (nehéz volt becsülni a sokféle gerinctelen miatt) másfélszer volt magasabb a pisztrángos élőhelyen.
- A **harmadlagos produktó** (HP), a halak produktója szintén a pisztrángos élőhelyen volt nagyobb, kilencszerese volt a *Galaxias* élőhelyen mértnek.

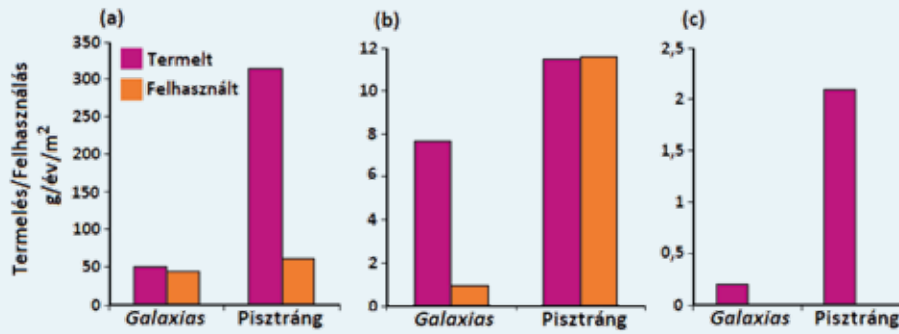
Az egyes szinteken termelődött produktum felhasználása a következőképpen alakult:

- Galaxias* egyedek az évente elérhető MP-nek a 18%-át, az alga fogyasztó gerinctelenek az NPP-nek a 75%-át használták fel a *Galaxias* folyószakaszban.
- A pisztrángok az alattuk lévő szint által termelt szinte összes energiát elfogyasztották, az alga fogyasztó gerinctelenek viszont csak 21%-át az NPP-nak. Ebben a folyószakaszban tehát gyorsabban növekedhetett az alga biomassza, ami alapja lehetett egy eutrofizációs folyamat elindulásának.

A negyedik kísérlet is megerősítette, hogy **a trofikus kaskád erős hatásként jelentkezik ebben a közösségben.**



27.TA6/1. ábra. A gerinctelenek (a) és az algák (b) biomasszája egy új-zélandi patakban, három kísérleti patak szakaszon. Az algák biomasszáját a klorofill-a mennyiségével becsülték. Egyik víztestben csak az idegenhonos sebes pisztráng (*Salmo trutta*, P), másikban csak az őshonos *Galaxias vulgaris* (G) halegyedek, a harmadikban egyik halfaj sem (N) volt jelen. A kizárásos kísérletet háromszor ismételték meg: 1992. január (A), 1992. február (B) és 1993. március (C) [Townsend (2003) nyomán módosítva].



27.TA6/2. ábra. Az (a) algák elsődleges, a (b) herbivor gerinctelenek másodlagos és a (c) halak harmadlagos produkciója (az ábrán Termelésként szerepel) azokon az élőhelyeken, ahol vagy az őshonos *Galaxias eldoni* vagy az idegenhonos sebes pisztráng (*Salmo trutta*) volt a csúcsragadozó (bordó oszlopok, g/év/m²). Az okkersárga oszlopok az (a) ábrán a gerinctelenek által elfogyasztott (az ábrán Felhasználásként szerepel) elsődleges produkciót, a (b) ábrán a halak által elfogyasztott másodlagos produkciót mutatják. További magyarázat a szövegben [Huryn (1998), valamint Török és Szentesi (2002) nyomán módosítva].

A négy kísérlet tanulsága, hogy tudományos szabadföldi vizsgálatok vagy tervezett kísérletek nélkül nehéz megmondani egy behurcolt vagy betelepített idegenhonos faj közösségre gyakorolt hatását, még egy olyan viszonylag egyszerű rendszer esetében is, mint amilyen a fenti víziközösség. Figyeljük meg, hogy a vizsgálatokban együttesen jelentkezett a skálázás problémája, a különböző szerveződési szintű megközelítés lehetősége és a tudományos módszertan sokrétűsége. Ezeket más természetvédelmi problémák vizsgálatakor érdemes figyelembe venni.

27.TA7 FAJOK MEGMENTÉSE: HAWAII NĒNĒ LÚD

A hawaii lúd, vagy bennszülött (polinéz) nevén nēnē (*Branta sandvicensis*) egyike, a Hawaii-szigeteken élő 83 endemikus madárfajnak (Kear és Berger 1980, Caughley és Gunn. 1996). Az endemizmusok többsége, 47 faj a gyapjasmadarokhoz (Drepanididae) tartozik (ma már csak 20 faj él közülük), melyek a Darwin-pintyekhez hasonlóan egy közös ősből származtak adaptív radiáció révén. 1778-ban Cook kapitány partra lépésekor még 25 000 nēnē élhetett a Nagy szigeten. 1951-re már csak 30 egyed maradt, miközben a Maui szigetről már a 19. század legvégén teljesen eltűnt.



27/11. kép. Az endemikus hawaii lúd, vagy nēnē (*Branta sandvicensis*, Anatidae)
© Jörg Hempel

Milyen okok húzódhattak meg a populáció véges csökkenésének háttérében? 1778-at követően a fehér hódítókkal egyetemben megérkeztek a szigetekre a lovak, a szarvasmarhák, a birkák, a kecskék és a sertések is. Szintén ez emberhez köthetően megjelentek a macskák, patkányok és betelepített mongúzokat is. Utóbbiak jelentőségét jól mutatja, hogy egy

kísérletben a predátorok kizárásával 44%-ról 83%-ra nőtt a ludak szaporodási sikere. A lőfegyverek elterjedésével pedig a vadászat is tizedelte a ludakat. A felmérések szerint a hawaii ludak a szaporodási időszakban az alacsonyabb területek nedves rétjein és nyitott erdeiben táplálkoznak és költenek, éppen ott, ahol a birkák, kecskék, szarvasmarhák is legelnek. A magasabb területeket csak a költési időszakon kívül keresik fel, ott főleg a bogyós növények terméseit fogyasztják, melyek azonban kevésbé jó táplálékot jelentenek számukra. Az alacsonyabban fekvő természetes területek művelésbe vonásával (főleg legeltetés céljából) a ludak a magasabb, számukra kevésbé alkalmas („szuboptimális”) területekre szorultak, ahol jóval alacsonyabb a költséssikerük. Egy további, sajnos későn

realizált probléma is rontotta a ludak önállósodásának esélyeit: a zárttéri tenyészetekben a fiatal ludakat nagy csapatokban, idősebb ludak nélkül tartották, így a „szülőök” tapasztalatát, „tudását” nem leshették el a fiatalok. Napjainkban a növekvő túrizmus következtében minden évben a Volcanoes Nemzeti Park nēnē állományának kb. 5%-át a turisták gázolják halálra.

1949-ben két pár lúddal szabadtéri ketrecekben megkezdtek a nēnē szaporítását. 1952-től az angliai Slimbridgeben (Wildfowl Trust at Slimbridge) is tenyésztették a nēnét. Az angliai vállalkozás sikeres volt, kb. 25 év alatt közel 900 példányra nőtt az állomány. Elkezdődhetett a visszatelepítés, de az esetleges betegségek megjelenése miatt, nem a Nagy szigetre, hanem Mauira kerültek az Angliából származó egyedek. 1962-1981 között mintegy 500, Slimbridgeben és Hawaii-on tenyésztett egyedet engedtek szabadon. A megfelelő természetes táplálék jelenléte és a predátorok kontrollálása miatt a populáció fennmaradhatott. A Nagy szigeten 1960-1990 között az ottani zárttéri tenyészetekből származó 1800 ludat telepítettek a Volcanoes Nemzeti Parkba és másik 4 védett területre.

A nēnē túlélte a polinézeket (7 másik, igaz, röpképtelen lúdfajt kipusztítottak), de az európaiak kolonizációjának majdnem áldozatul esett. A betelepülő fehérek elvették, vagy megváltoztatták az élőhelyének nagy részét, veszélyes ragadozókat hoztak, melyek miatt rosszabb táplálkozási lehetőségekkel rendelkező marginális élőhelyekre szorultak.

A Nagy szigeten nem tud önfenntartó populáció kialakulni, állandó utánpótlásra szorul a zárttéri tenyészetekből. A jó hír viszont az, hogy a Maui szigeten élő populáció önfenntartó és egyedszáma stabilnak tűnik.

27.TA8 A DODÓ KÁLVÁRIÁJA

1598-ban a Holland Kelet-Indiai Társaság (HKIT) kereskedői megérkeztek Mauritius szigetére (Hume 2012). Utólag tudjuk, hogy ez a tény fontos (de nem kizárólagos) szerepet játszott a

szigeten élő ikonikus röpképtelen galambfaj, a dodó (*Raphus cucullatus*) kipusztulásában (Witmer és Cheke 1991). Nem egészen száz év alatt a dodó véglegesen kipusztult a szigetről. A HKIT utazásait dokumentáló naplókban fellelt rajzokon a dodó és az emberek még együtt láthatók a partmenti élőhelyeken.

A dodó növényevő volt és számos endemikus növényfaj természetét fogyasztotta, köztük egy a Vasfafélék családjába és a Hangavirágúak rendjébe tartozó vasfafaj a tambalacoque-fa, vagy ahogy gyakran nevezik dodó-fa (*Calvaria major* [jelenleg



27/12. kép. Mauritius szigeteiről kipusztított nagytermetű, röpképtelen galambfaj, a dodó (*Raphus cucullatus*, Raphidae) XVII. századi ábrázolása

Sideroxylon grandiflorum), természetét is. Történeti feljegyzések szerint a korábban gyakori vasfafaj a dodó kipusztulása után megfogyatkozott és mára szinte teljesen eltűnt. 1973-ban összesen 13 idős (300 évesnél korosabb) vasfát ismertek a szigeten. A fák eltűnését a fakivágások okozták, a fiatal

fák hiányát viszont a dodó eltűnésében látták. Feltételezték, hogy a *Calvaria* csonthéjas termése csak akkor csírázik ki, amikor már a mag áthaladt a dodó emésztőrendszerén, mert emésztőnedvek megpuhítják az igen kemény magokat védő endocarpiumot. A *Calvaria* kőkemény endocarpiumát (ötször keményebb, mint a mandula) egy fél centi vastagságú, ragadós gyümölcshús borítja. Az elfogyasztott „magvak” egy részét a zúza „feltöri”, másik részük kiürítésre kerül. Ezek kicsírázhatnak és dodó-fává fejlődhetnek. A *Calvaria*–dodó kapcsolatot obligát mutualizmusnak tartotta Temple (1977) és egy egyszerű kísérlettel támasztotta alá elképzelését. *Calvaria*-magokat etetett pulykákkal (*Meleagris gallopava*): 17 magból hetet megemésztettek a pulykák, tíz viszont elhagyta a szerve-



27/13. kép. A mandula (*Prunus dulcis*) kemény endocarpiuma két maggal. A dodó-fa termésének endocarpiuma azonban a mandulájénál is vastagabb és keményebb. © Ivar Leidus

zetüket (regurgitáció útján vagy ürülékkel), miután csiszolással vékonyította a maghéjat három ki is csírázott közülük. Temple (1977) azt gondolta, hogy 300 év óta ezek az első *Calvaria*-magok, melyek kicsíráztak.

Alig 15 évvel később Witmer és Cheke (1991) alaposabban körüljárta ezt a híres mutualizmust és számos ponton megkérdőjelezte a dodó és a *Calvaria* mutualista kapcsolatának obligát jellegét. Korábban már találtak 300 évnél jóval fiatalabb (pl. 30-50 éves) tambalacoque-fákat, ami arra utal, hogy a *Calvaria* szaporodásához, nem kell feltétlenül a dodó. Nélküle is csírázhattak a vasfák termései. Nem kell az emésztőrendszeri (főleg

a zúzógyomorban történő) maghéjkoptyatás a *Calvaria*-magok csírázáshoz. Ráadásul a dodóval egyidőben élt (környező szigeteken) és pusztult ki két másik, nagy termetű galambfaj, amelyeknek a vasfa termése szintén szolgáltathatott táplálékként.

Bár a *Calvaria*–dodó kapcsolat szorossága inogni látszik, a „dagadt” galamb népszerűsége ma is töretlen. Az első hollandok megjelenése után, negyven évvel a mintegy 12 kg-os „dagadt” galambból 3-4 élő példány is érkeztetett Európába. Londonban egy élő példányt be is mutattak a nagyközönségnek. Jelenleg a világon egyedül az Oxfordi Egyetem múzeumában található néhány testrészmadvány a dodótól. A viszonylag ép fejen olyan lágy szövetrészek is fennmaradtak, melyek alkalmasak a DNS kinyerésére. A hivatalosan 2021-ben alapított Colossal Biosciences célul tűzte ki, hogy a mamut (*Mammoth mammoth*, kb 4000 éve halt ki) és az erszényes farkas (*Thylacynus cynocephalus*, 1936-ban halt ki) mellett, a 300 éve kihalt



27/14. kép. Sörényes galamb (*Caloenas nicobarica*, Columbidae) Fotó: Török János

„dagadt” galambot is visszahozza közénk. Filogenetikai vizsgálatok szerint a dodó legközelebbi ma élő rokona a sörényes galamb (*Caloenas nicobarica*), ezért úgy gondolták, hogy felhasználható a dodó „újra teremtéséhez” (Soares és mtsai 2016). A dodó genomját már 2016-ban szekvenálták. Az elképzelés szerint a két galambfaj genomját összehasonlítva megkeresik a különbségeket és a sörényes galamb ősvasejtjeiben lévő DNS-t genom editálási módszerekkel „dodó DNS-sé” alakítják. Tervek szerint ezt a DNS-t beültetik a sörényes galamb embriókba, feltételezve, hogy így olyan galambok (kimérák) jönnek létre melyek mindkét faj DNS-ét tartalmazzák. Reményeik szerint ezek a dodó–sörényes galamb kimérák dodó petesejtjére és spermiumára hasonlító (a genetikai információt tekintve) ivarsejteket hoznak majd létre, melyek egyesüléséből dodó-szerű galambok fejlődhetnek. Sokan azt gondolják, hogy fenotípusosan a dodóra hasonlító lény azonban nagyon sok „porcikájában” különbözni fog az „eredeti” dodótól.

A Colossal szakembereinek számos problémát kell leküzdeni, hogy eljussanak a dodó-szerű galambig. A régen élt élőlények maradványaiból kivont DNS-ek általában töredezetek, hiányozhatnak szekvenciaszakaszok, ezért a teljes genom megismerése szinte lehetetlen. A módszertani nehézségek miatt a két galambfaj genomja közötti különbségek mind egyikét megtalálni ma még képtelenség. A háziszárnyasoknál már alkalmazott módszert adaptálni kell a sörényes galamb ősvasejtjeinek izolálására és *in vitro* tartására. Ha a genom eltéréseket ismerik is, a sokezer szekvenciaeltérés átvitele a sörényes galamb DNS-ébe szintén óriási kihívás lesz. Egyes kutatók azt is felvetik, hogy egy másik pótmama fajt kell majd keresni, mert egy dodó méretű madár embriója biztosan nem tud kifejlődni a sörényes galamb kisméretű tojásában. A nehézségek ellenére is

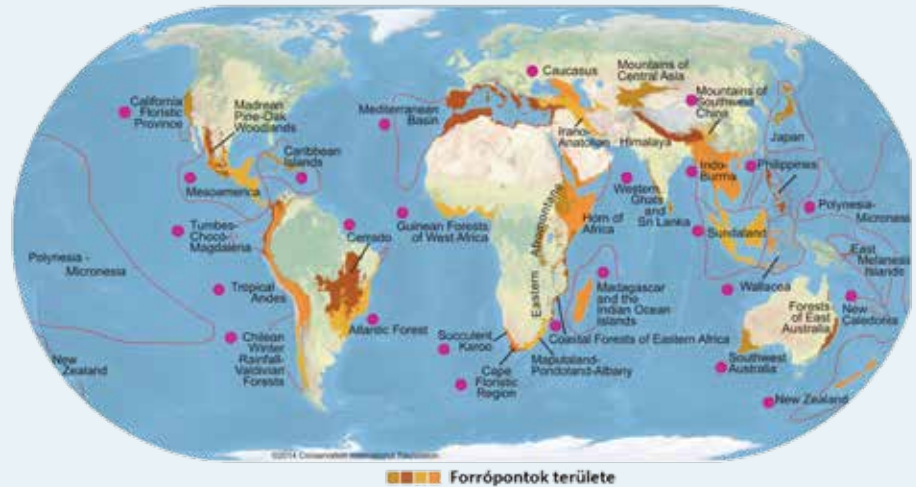
a kutatók és a természetvédők bizakodóak, mert a dodó „második teremtése” során számos új módszer és technika kerülhet felfedezésre és kifejlesztésre, amelyeket alkalmazhatnak más konzervációbiológiai problémák megoldásában is. A dodó történetének legfontosabb tanulsága azonban az, hogy a kipusztulás utáni „újra teremtést” megspórolhatjuk, ha pusztító tevékenységünkkel nem járunk hozzá a Földön élő fajok eltűnéséhez.

27.TA 9

A TERMÉSZETVÉDELMI „FORRÓ PONTJAI”

Nem lehet minden fajt (egyedet, populációt, közösséget) megóvni az ember közvetlen vagy közvetett károsító, pusztító tevékenységétől. E nyilvánvaló tény ellenére

a természetvédelmi szakemberek (és sokan mások is) mindent megtesznek azért, hogy a természetes környezetünk minél nagyobb részével élhessünk együtt. A természet megóvására fordítható összegek azonban mindenhol korlátozottak ezért felelhető, hogy adott pénzügyi keretek mellett hogyan lehet a legtöbb veszélyben lévő fajt megvédeni. Norman Myers (1988, 1990) javasolta, hogy ha már nem lehet mindent fajt megvédeni és megőrizni, akkor az erőfeszítéseinket koncentráljuk olyan élőhelyekre, ahol a biodiverzitás kiemelkedően magas. Myers és mtsai (2000) a korábbi 18 helyett ebben a munkában 25 biodiverzitási „forrópont” (hotspot) vagyis **kiemelt jelentőségű természetvédelmi terület** kijelölésére tett javaslatot kollégáival egyetemben. Két szempont alapján alakították ki ezeket a területeket: magas legyen az endemikus fajok száma és magas legyen az élőhelyvesztés fenyegetettsége. Mások (pl. Reid 1998) más kritériumokat is figyelembe vesznek a forrópontok kijelölésekor. Például fontosnak tartják az élőhely abszolút fajgazdagságát, a ritka fajok számát vagy az unikális fajok, taxoncsoportok előfordulását, továbbá a magas kipusztulási rátát, valamint nemcsak fajok, hanem egyes populációik sebezhetőségét is. Reid (1998) rávilágít arra is, hogy a taxonok fajgazdagsága között pozitív korreláció csak nagyobb léptékben mutatható ki, finomabb skálán gyakran eltűnik a korreláció. Az endemikus fajok száma és taxonok fajgazdagsága közötti átfedés már nagyobb léptékben is erősen variálhat. Myers és mtsai (2000) által javasolt 25 területen az edényes növényfajok 44%-a, a szárazföldi gerinces állatfajok 35%-a található, ugyanakkor a Föld szárazulatainak csak 1,4%-át fedik le ezek a kiemelt jelentőségű természetvédelmi területek. A tipizálás alapján a „legforróbb” forrópontok Madagaszkár, Fülöp-szigetek és az utóbbival határos Szundaregión (Maláj-félsziget, Szumátra, Borneó, Jáva és Bali). Később tovább növekedett a forrópontok száma 35-re. Így mostanra összterületük a szárazföldi területek 2,5%-át teszik ki (27.TA9/1



27.TA9/1. ábra. Kiemelt jelentőségű biodiverzitási területek, a forrópontok (hotspots) elhelyezkedése a Földön. A térkép 35 forrópontot tartalmaz, melyek között megtalálható Myers és mtsai (2000) 25 forrópontja is (lila pontok). Megjegyzés: a barna négy színárnyalata a területek jobb elkülönítését segíti (Conservation International (USA) természetvédelmi szervezet által készített térkép, elérhető: <https://www.conservation.org>).

ábra). A fajgazdagságuk miatt kiemelkedő élőhelyek gyakran olyan területeken vannak, amelyek nélkülözhetetlen megélhetési forrásokat biztosítanak az ott élő emberek számára. Ezért a forrópontok védelme egyúttal a helyi lakosság életfeltételeinek biztosítását is jelenti.

Bellard és mtsai (2014) szerint, ha a klímaváltozás jelenlegi iránya és mértéke fennmarad, akkor egyes forrópontok területe átlagosan 31%-kal is csökkenhet 2100-ig. A legerősebb klímahatások az alacsonyabb szélességi fokokon elhelyezkedő forrópontoknál jelentkeznek majd. Közel 20 százaléuk alkalmas lesz arra, hogy invazív fajok telepedjenek meg rajtuk. Főleg a szigetek és szigetcsoportok kitétek ennek a hatásnak. Több forróponton növekedni fog a legelésre alkalmas területek kiterjedtsége is. A globális változások által leginkább veszélyeztetett területek Polinézia-Mikronézia szigetvilága, a dél-amerikai atlantikus erdők és Dél-Afrika fokföldi flórabirodalma lesznek.

27.TA10 TERMÉSZETVÉDELMI FIZIOLÓGIA

A természetvédelmi szakemberek elhivatott, és az utóbbi évtizedekben jelentősen kiterjedt munkája számos területen jelenik meg, például új védett területek kialakítása, a már meglévők hatékonyabb védelme, vagy a veszélyeztetett populációk (fajok) megmentése *ex* és *in situ* módszerekkel. Ha az ökológia szemszögéből tekintünk ezekre a tevékenységekre, akkor ezek minimális célja az ökológiai környezet (1. fejezet) megtartása vagy éppen kialakítása. Viszonylag kevesebb vizsgálat foglalkozik az ökológiai környezet tényezőinek komplexen párjaival, a szervezet belső ún. tolerancia tényezőivel, vagyis azzal, hogy a környezet változása, milyen fiziológiai változásokkal jár az élőlényekben. Wikelski és Cooke (2006)

27.TA10/1. táblázat. Fiziológiai tudományterületek és a természetvédelmi fiziológia lehetséges kapcsolódási pontjai [Wikelski és Cooke (2006) nyomán módosítva].

Fiziológiai területek	Mérhető változók (mintavételezés)	Felhasználás a természetvédelmi fiziológiában
Endokrinológia	vér- és ürülékmintákból glükokortikoidok, növekedési hormon, reprodukcióban szerepet játszó szteroid hormonok meghatározása	atropogén hatásokra megjelenő (krónikus és akut) stresszorok megismerése, melyek megváltoztathatják a szaporodást és a túlélést
Evolúciós fiziológia	elméleti modellek készítése	a különböző fenotípusokra ható szelekció evolúciós következményeinek becslése a modellek segítségével
Fiziológiai genomika	génexpressziók mérése	segítenek megérteni hogyan reagálnak az élőlények a környezet változására
Immunológia	sejtes és humorális immunválaszok mérése	korokozók hatásának és az immunrendszer hatékonyságának felderítése, veszélyeztetett és/vagy kisméretű populációk életképességének meghatározása
Komparatív fiziológia (biokémia)	nem védett fajok egyedeinek fizikokémiai vizsgálata	az eredmények extrapolálása védett fajokra
Neurofiziológia	neuropeptidok, neurális aktivitás távérzékelése	a viselkedések neurális hátterének megismerése és az információk felhasználása a védendő populációknál
Ökofiziológia	testhőmérséklet, energiaháztartás, aktivitás vagy hormonális állapot követése beültetett szenzorokkal	az élőlények egyedszáma és eloszlása, a környezet változására adott reakciók felderítése
Toxikológia	potenciálisan mérgező elemek meghatározása és káros hatásuk kísérletes vizsgálata	környezetbe kerülő veszélyes anyagok fiziológiai és demográfiai hatásai

felhívja a természetvédelmi szakemberek figyelmét arra, hogy a természetvédelmi biológiában nagyobb súllyal kellene alkalmazni az ökofiziológiai szemléletet. Szerintük itt lenne az ideje egy új tudományterület kialakításának, amit **természetvédelmi (vagy konzerváció) fiziológiának** lehetne nevezni.

A legkorábbi és talán máig is a legismertebb konzerváció fiziológiai eset a DDT (29. fejezet) „tündöklése és bukása”. A múlt század 40-es éveinek végétől ezt az igen hatékony rovarirtószert elterjedten alkalmazták az innovációra fogékony országok agrárgazdaságában. A DDT kiváló rovarpusztítónak bizonyult, de számos természetvédelmi problémát is okozott, például az elterjedésével párhuzamosan a csúcsragadozók (sólymok, sasok stb.) egyedszáma jelentősen csökkent a 70-es évek közepére (Padayachee és mtsai 2023). A fiziológiai vizsgálatok kimutatták, hogy a ragadozó madarakban felhalmozódó DDT és annak metabolitjai felelősek a populációk fogyatkozásáért (29.TA1). Ezt felismerve hazánkban világelsőként már 1968-ban betiltották a DDT használatát. A madarak ivarszerveiben felhalmozódva a DDT sterilitást okoz, illetve a lerakott, abnormálisan puha héjú tojásokban az embriók ivarszervei rendellenesen fejlődnek. További fiziológiai vizsgálatok számos egyéb káros hatást is felderítettek a DDT-vel kapcsolatban: emlősökben elősegíti a nyirokdaganatok és az emlőrák kialakulását, a májban rendellenes sejtosztódást idéz elő, egérben és emberben is mellékvese-problémákat generál, valamint az embrionális fejlődés során antiandrogén hatással bír (Kelce és mtsai 1995 és <http://www.bdarvas.hu>).

A Wikelski és Cook (2006) által tágran értelmezett fiziológiai kutatási területek egy része már megjelent a természetvédelmi problémák felderítésében és megoldásában (27.TA10/1. táblázat). A környezeti stressz mértékét (melyet természetes folyamatok vagy az ember tevékenysége idézhet elő) leggyakrabban a stresszhormonok (glükokortikoidok) szintjével becsülik. Stressz hatására az alap hormonszint megemelkedik a vérben és az ürülékben is. A környezeti stressz eltérően jelentkezhet az ivaroknál. Az Észak-Amerikában élő nyugati erdei bagoly (*Strix occidentalis*) főleg az idős fákból álló, őserdő jellegű élőhelyeket kedveli. Szinte mindenhol veszélyeztetett fajnak minősül, mert a feltételezések szerint az intenzív erdőszeti munkák zavarják a madarakat. A fakitermeléssel zavart erdő-részetekben és a faszállító útvonalak közelében (400 m-en belül) élő baglyok ürülékében mért kortikoszteron (stresszhormon) szint a hímeknél 30-50%-kal magasabbra szökött a kontroll területen élőkéhez képest, ami jelentős stresszhatásnak tekinthető. A tojók hormonszintje nem tért el a kontroll területeken mértektől.

A Falkland-szigeteken fészkelő dolmányos albatrosz (*Diomedea melanophris* [jelenleg *Thalassarche*]) (3/10. kép)



27/15. kép. Nyugati erdei bagoly (*Strix occidentalis*, Strigidae)
© John and Karen Hollingsworth

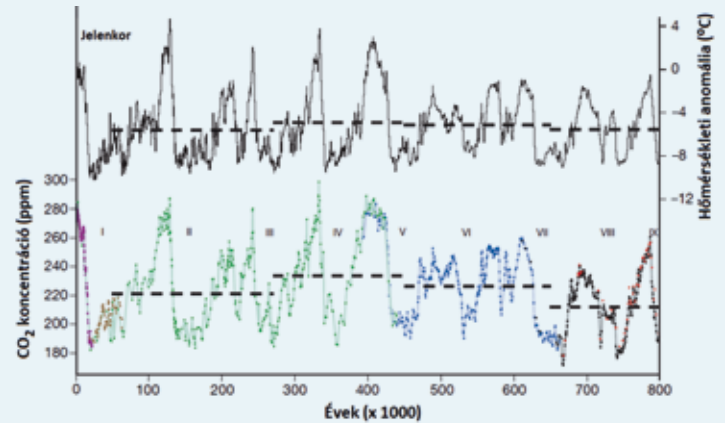
egyedszáma közel negyedével csökkent öt év alatt. Az albatroszoknak (más halászó madarakhoz hasonlóan) két kihívással (nehézséggel) kell szembenéznük. Az egyik, hogy a túlhaláztatás miatt sokkal nagyobb területen kell keresni a táplálékot, másrészt a tengerbe merülésnél el kell kerülni a halászok által kivetett óriás hálókat. A sok száz kilométert repülő albatroszokat hagyományos módszerekkel nem lehet nyomon követni. GPS jeladókkal felszerelt albatroszok bőre alá szívritmust és testhőmérsékletet regisztráló adatgyűjtőket is beültettek, melyek adataiból lehet következtetni az egyed fiziológiai állapotának megváltozására (lásd még 6.TA2). A **fiziológiai telemetria** segítségével a szakemberek pontos információkat szereztek arról, milyen területekre jutnak el, valamint mikor és kb. mennyi ideig táplálkoznak (vízre szálláskor és merüléskor növekszik a szívverések száma és csökken a testhőmérséklet).

Napjainkban a környezet szennyezése egyre hétköznapiabb eseménnyé válik. A jelentős mértékű és hatású szennyezéseket kiemelten kezeli a média is (pl. 1986-ban a csernobili atomreaktor katasztrófája, 2000-ben a Tisza cianid- és nehézfém-szennyeződése). Talán a leggyakoribb (és szinte elkerülhetetlen) szennyezési típus a műanyagok természetbe kerülése. A különböző szemcseméretű műanyagdarabok bekerülnek a talajba, az édes- és tengervizekbe és nagyon lassan vagy egyáltalán nem bomlanak le. Ma még a műanyagok élővilágra gyakorolt káros hatásának fiziológiai hatásai nagyrészt ismeretlenek. Ausztrál kutatók (Charlton-Howard és mtsai 2023) szövettani vizsgálatokkal kimutatták, hogy a barna vészmadár (*Ardenna carneipes*) emésztőrendszerébe került műanyag szemcsék (>1 mm) jelenlétében a mirigyes gyomor felszínén a szövetek struktúrája megváltozik (erőteljes hegesedés észlelhető). A természetes módon gyomorba került kövecskék nem váltják ki a szerzők által „plastikózisnak” nevezett fibrózis jellegű betegséget.

A természetvédelmi szakemberek környezeti változók és a védendő populációk egyedszámának, valamint elterjedésének folyamatos monitorozásával felismerik a vészhelyzeteket. A védelmi programok hatékonyságát segítheti, ha az egyedekről megfelelő és elegendő mennyiségű környezet-indukálta fiziológiai információ áll rendelkezésükre. Wikelski és Cooke (2006) szerint hasznos lenne, ha a természetvédelmi szakemberek képzésük során kellő mélységben megismerhetnék az ökofiziológiai vizsgálatok eszköztárát és annak problémacentrikus felhasználását. Az olyan, még újnak tekinthető tudományterületek, mint az itt említett konzerváció fiziológia, együtt a konzerváció genetikával és a konzerváció központú viselkedésokológiával még hatékonyabbá tehetné természetvédelmi erőfeszítéseinket.

27.TA11 KLÍMAVÁLTOZÁSRÓL RÖVIDEN

Természetes folyamatok révén a Föld klímája időről időre változik (27.TA11/1 ábra). Csak a pleisztocénben számos lehűlés és felmelegedés váltotta egymást. Egy hidegebb periódust (glaciális intervallum) követően, durván 12 ezer évvel ezelőtt újra melegebbé vált (interglaciális intervallum) a földi klíma. Ebben az



27.TA11/1. ábra. Az elmúlt 800 ezer év hőmérsékleti anomáliái és a CO₂ koncentrációja (az átlagtól való eltérés pozitív és negatív irányban). A szaggatott vonalak egy-egy periódus átlagos hőmérsékletét és CO₂ átlagos koncentrációját mutatják. Az egyes glaciális periódusok végét a római számok jelölik. A CO₂ görbe eltérő színű szakaszai különböző helyeken mért adatokat jelölik. Az adatokat deutérium izotóp méréseivel nyerték [Lüthi és mtsai (2008) nyomán módosítva].

interglaciálisban is több melegebb és hidegebb periódust különböztetnek meg a paleometeorológusok. Időszámításunk kezdete után durván 900-tól egy enyhébb melegedési szakasz kezdődött, majd azt követően egy „kis jégkorszaknak” nevezett hidegebb időszak köszöntött be (a magashegységeket borító jégsapkák kiterjedése és visszahúzódása alapján egyesek 1300-1850, mások 1500 és 1850 közötti évekre datálják a kis jégkorszak időintervallumát). Ebben a periódusban a napfolttevékenység gyengült, ezért kevesebb sugárzó energia juthatott a Föld felszínére. Az 1800-as évek végétől, illetve az 1900-as évek elejétől újra melegebbé vált a földi klíma. A melegedés üteme a 20. század közepétől egyre meredekebbé vált. A szakemberek többsége szerint a gyorsuló melegedés háttérben az ember természetátalakító és ezzel párhuzamosan ható, környezetszennyező viselkedése áll. Megjegyzendő, hogy még nincsenek bizonyító erejű adataink a klíma változásának okozati háttéréről, de erősen feltételezhetjük, hogy a változás ütemét az említett emberi tevékenységek jelentősen befolyásolják.

Miért olyan „felkapott” téma a globális klímaváltozás? Leginkább azért, mert a „bőrünkön érezzük” a hatását: a változások következtében csökken a mezőgazdasági termelés, az erdőgazdálkodásban szárazságtűrő fajokot kell előtérbe helyezni, az édesvízi és tengeri halászat hatékonysága csökken. Összességében azt tapasztaljuk, hogy a kizsákmányolható természeti erőforrások (élelem, ivóvíz, fosszilis energiahordozók stb.) és a csökkenő „ökoszisztéma szolgáltatások” (pl. beporzó rovarok tevékenységének csökkenése) az emberek „jólétét” veszélyeztethetik. Az arktikus régió olvadó jégtakarójáról csak keveseknek (szerencsére vannak ilyenek is) jut eszébe a jegesmedvék fogyatozó élőhelye, sokkal többen aggódnak az elárasztott tengerparti mezőgazdasági területek terméskiesései vagy a víz alá kerülő települések miatt. A klímaváltozás sajnos leginkább nem a természetes környezetünk pusztulása miatt fontos számunkra, hanem úgy tűnik, hogy csakis a „jólétünk” szempontjából aggódunk miatta.

Populációdinamika a gyakorlatban

„Vadat és halat, s mi jó falat...”
(Arany János: A walesi bárdok)

28.1 Bevezetés	755
28.2 A természetes populációk kizsákmányolása	755
28.2.1 A kizsákmányolás gyakorisága	756
28.2.2 A kizsákmányolás mértéke: a kivett mennyiség	756
28.2.2.1 Állandó mennyiség kivétele (fix kvóta) modell	757
28.2.2.1.1 A fix kvóta alkalmazása a gyakorlatban: a perui szardella	758
28.2.2.2 Állandó nagyságú erőfeszítés modell	758
28.2.2.3 Állandó maradék modell: egy ritkán alkalmazott alternatíva	759
28.2.3 Dinamikus modell	759
28.2.3.1 Dinamikus modell alkalmazása a gyakorlatban: az atlanti tőkehal	760
28.3 Konklúzió helyett	761
Támogató anyagok	
28.TA1. Az El Niño hatás	761
28.TA2. A halászat evolúciós következményei	761

28.1 BEVEZETÉS

Nyilvánvaló tévedés a különböző tudományterületeket gyakorlati alkalmazhatóságuk alapján fontos és kevésbé fontos diszciplínákra osztani. Kétségtelen azonban, hogy a XX. század második felétől az emberiség halmozottan kerül szembe olyan biológiai, sőt szűkebben ökológiai (köznapri értelemben használva a kifejezést) problémákkal, amelyek katasztrófálisan veszélyeztetik egész Földünk jövőjét. Nem vállalkozhatunk minden, az ökológiát bármilyen mélységben is érintő probléma részletes tárgyalására, ezért csak két alkalmazási területet emelünk ki, és vizsgálunk meg a 3. és 4. fejezetben megismert populációdinamikai folyamatok tükrében. Az egyik a **természetes állapotpopulációk felhasználása emberi táplálékként** (halászat és vadászat); ezt a témát ebben a fejezetben mutatjuk be. A másik gyakorlati felhasználás a **humán szempontból kártevőnek minősített populációk elleni védekezés lehetőségei**, melyet a 29. fejezetben tárgyalunk.

Az embert jellemző természetes tudásvágy mellett kb. 150 éve megjelent egy kényszerítő erő (a folyamatos és növekvő mértékű természetrombolás felismerése), amely tovább ösztökélt bennünket, hogy többet tudjunk meg a természetről vagy általánosabban, a környezetünkről. Az ember természetátalakító tevékenysége káros következményeinek felismerése új tudományterületek (természetvédelmi biológia, tájökológia, restaurációs ökológia stb.) megjelenését vagy régebben is művelt tudományágak (pl. ökológia) intenzív fejlődését eredményezte.

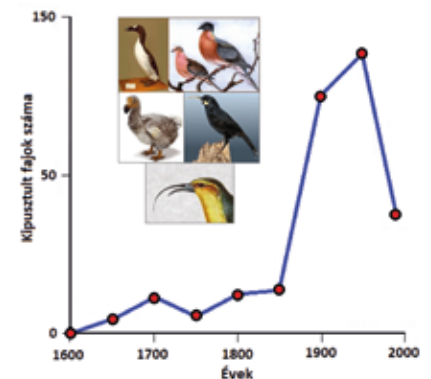
A környezetszennyezés, a természetes élőhelyek rombolása, a fajok gyorsuló kipusztulása és más folyamatok közös háttérroka egyetlen faj, az ember (*Homo sapiens*) populációdinamikájában keresendő (27.2). Az exponenciális növekedéshez hasonlító egyedszám-gyarapodásunk kétségtelen bizonyítéka „sikeres” evolúciónknak, ugyanakkor látnunk kell, hogy a többi élőlény számára ez a folyamat a Föld történetének eddigi, talán legsúlyosabb katasztrófáját jelentheti.

28.2 A TERMÉSZETES POPULÁCIÓK KIZSÁKMÁNYOLÁSA

A 27.1. pontban láttuk, hogy a szakemberek nehezen tudnak megegyezni abban, hogy mekkora lehet a Föld eltartóképessége az ember földi populációját tekintve. Bármilyen fejlett is a mező-és erdőgazdaságunk és bármennyire is kiemelkedő teljesítményű az élelmiszeriparunk, úgy tűnik, nem mondhatunk le a természetes populációk kizsákmányolásáról. Élelmezési (halászat, vadászat), gyógyászati (trópusi gyógynövények), élvezeti (fűszer-növények) és sok más felhasználási (pl. tűzifa) szempont miatt életünk nélkülözhetetlen összetevője a természetes módon élő populációk egyedeinek elpusztítása. Élelmezési szempontból különösen a halászat (amely a halak mellett tengeri emlősök, puhatestűek, rákok, algák és egyéb vízi élőlények fogását is jelenti) szerepe jelentős. 2018 óta a fogyasztott halak többsége

már akvakultúrákból származik, míg néhány évtizeddel ezelőtt a fogyasztott mennyiségnek csak elenyésző részét tették ki a tenyésztett halak. 2018-ban 96,4 millió tonna halat fogtak ki a különböző vízi élőhelyekről és a tenyésztett halakkal együtt 156,4 millió tonna halat fogyasztottak el az emberek (FAO 2020). 2015-2017 közötti adatok alapján 3,3 milliárd ember állati fehérjeszükségletének több mint 20%-át a halak fogyasztása fedezte. Az egy főre eső halfogyasztás Grönlandon, Izlandon, Norvégiában, Portugáliában, Malajziában és Dél-Koreában a legmagasabb.

A jelenlegi intenzitással folytatott halászat egyes halfajok lokális vagy globális kipusztulásához vezethet, ami a kapcsolatrendszereken keresztül nemcsak egy-egy populáció vagy faj eltűnését jelenti, hanem a biodiverzitás más szintjein bekövetkező változásokat is eredményez, vagyis a közösségek átalakulásához vezethet. Ennek a folyamatnak számszerűsíthető „eredménye”, hogy az utóbbi kb. 400 évben több, mint 1000 faj kipusztulásáról tudunk. Az állatfajok eltűnésének dinamikáját a 28/1. ábra szemlélteti. Az utóbbi évszázadok adatai alapján számolt kihalási ráta (kihaló faj/ezer faj/ezer év) óvatos becslések szerint is 4-6-szor magasabb, mint a prekambrium utáni időszakból ismert kipusztulási ütemek (Smith és mtsai 1993). Mások ennél jóval gyorsabb kipusztulási sebességet becsülnek, például a UNEP (az



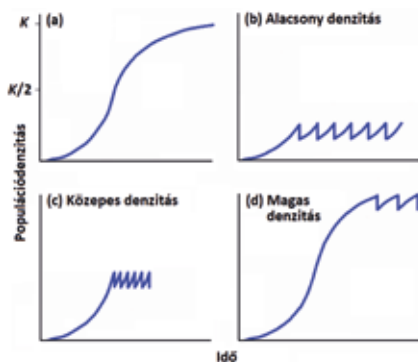
28/1. ábra. Az utóbbi 400 évben legalább 1000 állat- és növényfaj kipusztulásáról vannak ismereteink. Az ábra az ötvenévenként kipusztult állatfajok számát mutatja. Ez a kihalási ráta óvatos becslések szerint is 4-6-szor magasabb, mint az evolúciós időkből ismert öt tömeges kipusztulásnál becsült ütem. Képek balról jobbra és fentről lefelé: óriás alka (*Pinguinus impennis* [jelenleg *Alca*]), vándorgalammb (*Ectopistes migratorius*), dodó (*Raphus cucullatus*), huja (*Heteralocha acutirostris*), ohau-i fénylő gyapjasmadár (*Hemignathus lucidus lucidus*) [Smith és mtsai (1993) után módosítva].

Egyesült Nemzetek Környezetvédelmi Programja) által is támogatott MEA (Millennium Ecosystem Assessment 2005) jelentés szerint a jelenlegi (emlősök, madarak és kétéltűek alapján becsült) kihalási ráta ezerszerese a fosszilis leletekből (főleg tengeri élőlények alapján becsült) számított rátának. A MEA különböző modellek (fajszám-terület modell, veszélyeztetettség fokozat növekedési üteme, élőhelyvesztés üteme stb.) együttes alkalmazásával a jelenlegi kipusztulási rátának további tízszeres növekedését jósolja a 2050-ig tartó periódusra. He és Hubbell (2011) nem ennyire pesszimista és módszertani okokra hivatkozva túlzónak találják a becsült kihalási rátát, de ők is a jelenlegi ütem további növekedését prognosztizálják. A jelenlegi fajgazdagságról is hiányosak az ismereteink, ezért a jövőre vonatkozó számításainkat óvatosan kell kezelni.

Napjaink mértéktelen halászata, vadászata vagy akár fakitermelése feltehetően újabb fajok lokális vagy globális kipusztulásával fog járni, ha nem vesszük figyelembe a vadászott és halászott vagy más módon gyérített fajok alapvető populációbiológiai és életmenet-sajátságait. A természetes populációk kizsákmányolásával kapcsolatban általában más problémák vetődnek fel, mint a tenyésztett/termesztett populációkkal kapcsolatban. Érdekes módon a szakértők szerint a fő különbség inkább jogi jellegű. Például a farmgazdaságok esetében a használati feltételek és a tulajdonjog általában tisztázott, ugyanakkor az óceánok nagyobbik része (nemzetközi vizek) közös tulajdonnak tekinthető, és szabad prédát jelent a halászoknak. Eltekintve a jogi problémáktól, koncentráljunk arra, hogy az egyedek mesterséges eltávolítása a természetes populációkból milyen populációdinamikai következményekkel járhat. A gyakorlat azt mutatja, hogy olyan sok egyedet vesznek ki a populációból, hogy a maradék már nem képes pótolni azt, vagyis a vizekben „túlhalászat”, a szárazföldön pedig „túl vadászat” történik. Ennek következményei értelemszerűen sokkal súlyosabbak, mint az „alulhalászat” vagy „alul vadászat”, melyek esetében legfeljebb a gazdasági haszon lesz kisebb vagy marad el, de a populációk fennmaradása nem veszélyeztetett. A természetes populációk kizsákmányolásával kapcsolatban két alapvető kérdés merül fel: milyen gyakran és mennyi egyedet lehet kivenni a populációból anélkül, hogy az kipusztulna rövid vagy hosszabb távon?

28.2.1 A kizsákmányolás gyakorisága

A természetes populációk többségére a készletek korlátozottsága miatt a logisztikus populációnövekedés jellemző (4.3.1.2). Vizsgáljuk meg, hogy ilyen típusú egyedszám-növekedés mellett



28/2. ábra. Adott számú egyed kivétele a populációból logisztikus populációnövekedés esetén. (a) A populáció növekedése, ha nem vesznek ki egyedeket a populációból. Egyedek kivétele (b) alacsony, (c) közepes és (d) magas populációdensitásoknál. (c) A leggyakoribb elvonás az exponenciális növekedési szakaszban, az inflexiós pont környékén lehetséges. K a környezet eltartóképessége [Begon és mtsai (1990) után módosítva].

a növekedés melyik fázisában a leghatékonyabb a populációból egyedeket eltávolítani halászással, vadászással (28/2. ábra). A 28/2. ábrán a (b)-(d) részabrák az ugyanolyan egyedszámcsökkentést eredményező kitermelést mutatják a növekedés különböző fázisaiban. Látható, hogy a populációnövekedés exponenciális szakaszán, az inflexiós pont közelében, vagyis $K/2$ (a K a környezet eltartóképessége) környezetében (28/2a. ábra) lehet a legnagyobb

kitermelési frekvenciát elérni (28/2c. ábra). Ennél a növekedési ütemnél pótlódik legrövidebb idő alatt az eltávolított egyedszám. Ha alacsonyabb, illetve magasabb denzitásnál veszünk ki ugyanakkora mennyiséget, azt csak hosszabb idő múlva képes pótolni a populáció. Az elméletileg egyértelmű javaslatot azonban nem mindig lehet átültetni a természetes körülmények között élő populációkra. Ennek egyik oka, hogy legtöbbször nem tudjuk, hogy az adott populáció éppen milyen növekedési fázisban van.

Az elméleti megfontolások helyességét kísérletes körülmények között is tesztelték. Nicholson (1954) a *Lucilia cuprina* döglégyfajjal (14/27. kép) végzett laboratóriumi kísérleteket. Eredményei (28/1. táblázat) azt mutatták, hogy az összes egyed 90%-ának eltávolításánál növekedett a legjelentősebben az egyedek élettartama és utódprodukciója. Tehát nem $K/2$ -nél volt a leggyorsabb az egyedszámregeneráció, mint ahogy a 28/2c. részabrábn látható modell jósolta, hanem jóval kisebb populációnagyságnál.

28/1. táblázat. Egyedszámcsökkentés hatása különböző életmenet-komponensekre egy döglégyfaj, a *Lucilia cuprina* laboratóriumi populációjában. Nicholson a legmagasabb utódprodukciót (az egy egyedre eső bábprodukció) a populáció 90%-ának eltávolításakor kapta [Nicholson (1954) nyomán módosítva].

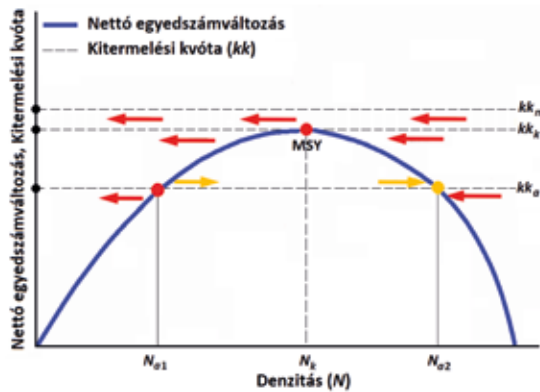
Eltávolított frissen kelt imágók aránya	Báb- produk- ció (a)	Kikelt imágók száma (b)	Átlagos egyedszám (c)	Átlagos „születési” ráta (a/c)
%	báb/nap	adult/nap	adult/nap	egyed/nap
0	624	573	2520	0,25
50	782	712	2335	0,33
75	948	878	1588	0,60
90	1361	1260	878	1,55

Egy régóta vizsgált, természetes körülmények között élő gímszarvas populációban végzett megfigyelés szintén eltért az elméleti modell által jósolt optimális kivételtől, sőt Nicholson eredményeitől is. A gímszarvasoknál közvetlenül K alatti denzitás esetén volt a legnagyobb az utódprodukció. A két kiragadott példa rámutat arra, hogy hatékony vadászathoz vagy halászathoz nélkülözhetetlen feltétel a kizsákmányolt populációk egyedszám-dinamikájának alapos megismerése.

28.2.2 A kizsákmányolás mértéke: a kivett mennyiség

A természetes populációk esetében a kivethető egyedmennyiség meghatározása még a kivétel gyakoriságának becslésénél is nehezebb. A biztonságos (az állomány kipusztulását elkerülő) kivételi stratégia követéséhez ismernünk kell az egyes stratégiák alkalmazásának populációs következményeit. Induljunk ki a

kizsákmányolás előtti állapotból, amikor az egyedszám változását a populációba belépő új egyedek száma (továbbiakban **nettó produkció**) írja le. A függvény megalkotásához ismerni kell a kizsákmányolandó populáció alapvető populációbiológiai jellemzőit (28/3. ábra).



28/3. ábra. A különböző kitermelési kvóták (alacsony: kk_a , közepes: kk_k , magas: kk_m) hatása a populáció egyedszámváltozására. A populáció biztos fennmaradása csak az alacsony kvótánál lehetséges, a közepes kvóta alkalmazásánál előfordulhat a kipusztulás, a magas kvótánál minden esetben kipusztul a populáció. Az n -alakú (maximum)görbe a populáció nettó egyedszámváltozását írja le a denzitás függvényében, MSY = „maximális kitermelhető hozam”, N = a populáció denzitása, a piros pontok az instabil (N_{a1} -nél és N_{a2} -nél), az okkersárga pont (N_k -nél) a stabil egyensúlyi helyzetet jelöli, a nyilak az egyedszámváltozás (denzitás) irányát mutatják [Begon és mtsai (1990) nyomán módosítva].

A populációdenzitástól függő nettó új egyedszámot (születések száma–halálozások száma) a 4.2.3 pontban megismert n -alakú (maximum)görbével jellemezhetjük. Kis denzitás mellett alacsony a születések száma, kicsi a nettó produkció. Magas denzitás esetén, K közelében szintén alacsony a populáció egyedszám-növekedése a magas halálozási ráta miatt. K -ban a születések és a halálozások száma kiegyenlíti egymást, tehát zéró a nettó produkció. A maximális produkció függ az intraspecifikus versengés formájától is.

Az egyensúlyi populációdinamikai modellek szerint egy természetes populáció a K körüli denzitáson van egyensúlyban. Ha kivesszünk egyedeket a populációból, az intraspecifikus versengést csökkentjük, és a nettó produkció görbén balra mozgatjuk a populációt. Gazdasági megfontolásokból a legmagasabb nettó produkciónál (az n -alakú görbe konkrét alakjától függően $K/2$ körül) lehet a maximális mennyiségű egyed kivenni a populációból, ezt **maximális kivehető mennyiségnek** (maximum sustainable yield, MSY) nevezik. Az MSY koncepció kidolgozása Schaefer (1954) munkásságához kapcsolható, aki szardíniák és tonhalak halászatának mennyiségi viszonyait tanulmányozta. A következő évtizedekben gyakorlatilag minden ipari mennyiségben kitermelt halfaj fogásánál ezt a megközelítést alkalmazták (Silver és mtsai 2022) annak ellenére, hogy számos olyan feltételezéssel él, aminek a realitása nehezen képzelhető el. Például:

- i) feltételezi, hogy minden egyed egyforma a populációban, vagyis életkora és mérete azonos,
- ii) feltételezi, hogy a környezet nem változik (egyetlen nettó produkció görbe létezik),
- iii) feltételezi, hogy az MSY becslése megfelelő, legtöbbször azonban nincs elég adat a reális MSY becslés készítéséhez,
- iv) feltételezi, hogy az MSY az egyetlen és a legjobb változó, amit figyelembe kell venni. (Nem törődik más populációbiológiai, gazdasági vagy munkaerő-gazdálkodási szemponttal, pl. a munkások hosszú idejű, folyamatos alkalmazásának lehetőségével.)

A következőkben nézzünk két, az MSY koncepció alapján működő egyszerűbb kizsákmányolási modellt.

28.2.2.1 Állandó mennyiség kivétele (fix kvóta) modell

Az egyik gyakori kitermelési stratégia, hogy meghatározott mennyiséget vesznek (vadásznak, halásznak) ki a populációból, amit központilag a hatóságok határoznak meg. Ez azt jelenti, hogy függetlenül a populáció nagyságától és a nettó produkciótól, a kitermelt mennyiség állandó. A 28/3. ábrán az előre megszabott kitermelési kvótát (kk) a vízszintes tengellyel párhuzamos vonallal jelölhetjük (mert független az aktuális denzitástól). Különböztessünk meg három esetet: alacsony (kk_a), közepes (kk_k) és magas (kk_m) kitermelési kvótát. Ahol a kitermelési vonalak metszik vagy érintik a nettó produkció görbét, ott egyensúlyban van a kitermelt egyedszám és a populációba belépő új egyedek száma. A nyilakkal a populáció egyedszám-változásának irányát jelöltük. A kk_m esetén nem találunk metszési pontot a nettó produkció görbével. Ilyen magas kitermelés mellett a populáció a kipusztulás felé tart. kk_a alacsony kifogási mennyiséget jelöl a maximális nettó produkcióhoz képest. Ennek a kvótának két metszéspontja van, a bal oldali egy instabil egyensúlyi pont, mert ha a vízszintes tengelyre vetített denzitásnál (N_{a1}) alacsonyabb a populáció valós egyedszáma, akkor a kipusztulás irányába mozdul el a rendszer (lásd még 9.TA6/4. ábra). Ha az N_{a1} -nél magasabb a populáció denzitása, akkor a kivett mennyiséget meghaladja a nettó új egyedszám, ezért a populáció egyedszáma nő, de nem a baloldali egyensúlyi pontba tér vissza, hanem a jobboldali egyensúlyi pont felé mozog. A jobb oldali egyensúlyi pont stabilnak tekinthető, vagyis viszonylag alacsony kitermelés mellett a K közelében, egyensúlyi állapotba kerülhet a populáció. Gazdaságilag azonban nem ez a kvóta a legjobb megoldás. Nagyobb kitermelés is elérhető a maximális nettó produkciót mutató denzitásnál. A kk_k éppen ezt az utóbbi esetet mutatja. Ha sikerül megbecsülni azt a kvótát, mely éppen a maximumnál érinti a görbét, akkor olyan „maximális” mennyiséget (ez a MSY) lehet kivenni a populációból, amelynél a populáció egyensúlyban marad. Ez az egyensúly azonban elég „törékeny”. Ha a populáció denzitása csak kis mértékben is N_k alatt van, és kk_k -t termelnek ki, akkor a populáció egyedszáma csökkenni fog,

és a kipusztulás felé mozdul el. Ebben az esetben nem tér vissza az N_k egyensúlyi egyedszámmra. Ha viszont a populáció denzitása csak kis mértékben is N_k felett van, akkor a rendszer visszatér erre az egyensúlyi pontra.

A legnagyobb probléma, hogy hogyan lehet megbecsülni az MSY-t, ami a maximális kitermelést teszi lehetővé. Nyilván ehhez ismerni kellene a populáció nagyságát, szaporodási jellegzetességeit, korcsoport struktúráját és a nettó új egyedek számának pontos denzitásfüggését. Ezeket az információkat azonban általában nem tudják, ha viszont meg szeretnék ismerni, akkor olyan költségvetés van a rendszeres vizsgálatoknak, hogy ezáltal gazdaságtalanná válik a kitermelés. Mint láttuk, a fő probléma a kvóta alapján történő kitermeléssel az, hogy **ha alacsonyabb a populáció nagyság, mint ami alapján a fix kvótát megállapítják, akkor a legtöbb esetben kipusztul a populáció.**

28.2.2.1.1 A fix kvóta alkalmazása a gyakorlatban: a perui szardella

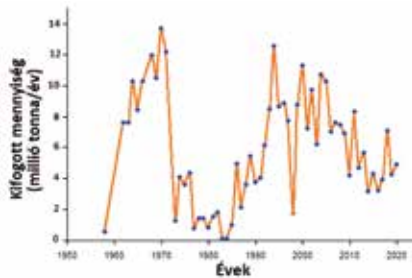
A perui gazdaság jelentős bevétele származik a perui anchoveta vagy perui szardella (*Engraulis ringens*) halászatából, miközben ez több tízezer embernek ad munkát. A perui szardella (anchoveta) fitoplanktonnal táplálkozik, átlagosan 4 évig él, már hat hónaposan szaporodóképes, és átlagosan 20



28/1. kép. Perui szardella (*Engraulis ringens*, *Engraulidae*)
© Arnaud Bertrand/IRD,
doi: 10.1126/science.acz996

cm-es nagyságot ér el. 1960 és 1972 között a perui szardella halászatára alakult társaság a világ legnagyobb halászattal foglalkozó egyesülése volt. A halászati vezetők kb. 10 millió tonna/év fogási kvótát határoztak meg, azonban a kifogott mennyiség többször is meghaladta a javasolt MSY-t (FAO 2022, 28/4. ábra). 1972-ben hirtelen összeomlott a szardella halászata. Az összeomlás okaként legtöbbször a túlhalászatot jelölték meg, vagyis a rosszul megállapított MSY-t és/vagy attól felfelé való eltérést. Feltehetően más hatások is közrejátszottak a szardellapopuláció drasztikus csökkenésében. Ezek között első

helyen kell említeni az El Niño (ejtsd el ninyo) jelenséget (28. TA1), mely Peru partjai mellett jelentkezik a legerősebben, de más kontinenseken is érezteti hatását. Feltételezhető azonban, hogy El Niño hatások a földtörténeti múltban is előfordultak (1567 óta vannak adatok az El Niño-ra vonatkozóan),

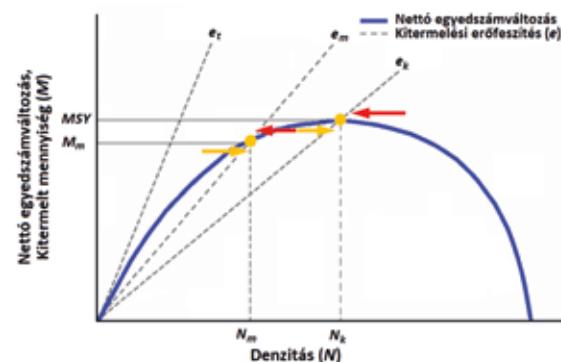


28/4. ábra. A perui szardella (*Engraulis ringens*) évente kifogott (és partra is szállított) mennyisége (millió tonna/év) 1950 és 2020 között [FAO 2022].

és a szardellaállomány átvészelté ezeket a nem prediktálható, katasztrófa jellegű hatásokat. Ám a párhuzamosan jelentkező, 1955-től fokozatosan növekvő, rendszeres, nagy mennyiségű lehalászt a populáció nem tudta kivédeni, ezért 1972-ben hirtelen és jelentősen lecsökkent a kifogható mennyiség, sőt 1983-ban gyakorlatilag nem is fogtak ebből a halfajból. Az állomány összeomlását az 1972-es év után az MSY drasztikus csökkentésével talán el lehetett volna kerülni, de a perui kormány nem csökkentette a halászatot az alkalmazottak megélhetési gondjai miatt. A jó hír az, hogy 1994-re visszakeresődött a populáció (Csirke és mtsai 1996), és újra 10 millió tonnára emelkedett a kifogott mennyiség. 1990-es évek végén történt újabb visszaesést követően, bár alacsonyabbak a kifogott mennyiségek, de folyamatos a halászat. A rossz hír viszont az, hogy becslések szerint a peruiak 40%-a alultáplált, és az éhségküszöb közelében él, amit nem igazán tud enyhíteni a sok millió tonnányi szardella, mert a fogások 98%-át halolajként és takarmányként hasznosítják. A szardellák jelentős része tehát chilei akvakultúrákban nevelkedő halak, valamint kínai és amerikai sertések tápláléka lesz. Napjainkban a fenntartható halászat érdekében folyamatosan (pl. hidroakusztikus módszerekkel) monitorozzák Peru partmenti régióiban a szardellapopulációkat. 2019-ben több mint 8 millió tonnára becsülték az anchovetaállományt (Castillo és mtsai 2020).

28.2.2.2 Állandó nagyságú erőfeszítés modell

Csökkenhető a fix kvótával történő halászat rizikója, ha nem a mennyiséget szabják meg, hanem az „erőfeszítést”, amivel a kitermelés történik, például meghatározzák a halászati vagy vadászati (fajonként változó) idény hosszát. A kitermelés eredményessége ebben az esetben is nagyon változó lehet. A modell szerint $b = geN$, azaz a kitermelési nyereség három változótól



28/5. ábra. A különböző kitermelési erőfeszítések (közepes: e_k , magas: e_m , túlzottan magas: e_n) hatása a populáció egyedszámváltozására. A túlzottan magas erőfeszítésnél (e_n) a kivett mennyiség mindig magasabb, mint az adott denzitásnál produkált nettó egyedszám-növekedés, ezért a populáció a kipusztulás felé halad. A maximális kinyerhető mennyiség (MSY) a modell szerint a közepes erőfeszítésnél (e_k) lehetséges, amikor az erőfeszítés mértéke a maximális nettó produkciónál metszi az n -alakú görbét. Az N_k denzitásnál stabil egyensúly alakulhat ki. Magas erőfeszítés (e_m) alkalmazásánál is még stabil egyensúlyt jelez a modell, de a kivett mennyiség (M_m) alacsonyabb az MSY-nál. Jelölések, mint a 28/3. ábránál [Begon és mtsai (1990) nyomán módosítva].

függ: g -től, a kitermelés hatékonyságától (függ az egyedek/rajok eloszlásától), e -től, a kitermelési erőfeszítés (e , effort) szintjétől (pl. a vadászati napok száma) és N -től, vagyis a populáció nagyságától.

A kitermelési hatékonyságot állandónak tekintve a 28/5. ábrán három kitermelési erőfeszítés egyedszámra gyakorolt hatását láthatjuk. Az állandó erőfeszítés alkalmazásakor a populáció denzitásának növekedésével egyenes arányban nő a kivethető egyedek mennyisége. Az első esetben az e_k -t (közepes erőfeszítést) reprezentáló egyenes a nettó produktions görbét a maximumnál metszi. Ilyenkor a modell szerint stabil egyensúlyi (hosszabb időtartamon keresztül fennálló) denzitás alakul ki és az N_k megfelel a MSY-nek. Csökkenő vagy növekvő denzitás mellett is visszatér a populáció az egyensúlyi denzitáshoz. Növelve az erőfeszítést (e_m) még mindig stabil egyensúlyi pontot kapunk, bár hosszabb távon a kitermelhető mennyiség (és az egyensúlyi denzitás is) alacsonyabb lesz. Még nagyobb kitermelési erőfeszítést alkalmazva (e) az erőfeszítési egyenes már nem metszi a nettó produktions görbét, vagyis a populáció ilyen kitermelés mellett kipusztul.

Az állandó erőfeszítés alkalmazása biztonságosabb kizsákmányolást tesz lehetővé, mint a fix kvóta alkalmazása. Vegyük azt az esetet, hogy a fix kvóta és az állandó erőfeszítés egyenesei is a maximumnál érintik, illetve metszik a nettó produktions görbét. Ha a populáció denzitása kisebb, mint a maximumhoz tartozó denzitás, akkor a fix kvóta alkalmazása esetében a kipusztulás felé mozdul a populáció, a fix erőfeszítésnél viszont visszatér a stabil egyensúlyi denzitáshoz. Ugyanakkor gyakran tapasztalható, hogy az állandó erőfeszítés mellett is csökkenhet a kivett mennyiség, mert nagy denzitásnál például a populáció megnöveli elterjedési területét, ezért a kitermelési hatékonyság (g) kisebb lesz. Előfordulhat, hogy a nettó produktions görbe alacsony denzitásoknál a várthoz képest alacsonyabb, így a maximális kitermelést eredményező erőfeszítés egyenese itt is metszi a nettó produktions görbét. Ez egy instabil egyensúlyi pont lesz, és az ez alatti denzitásoknál a populáció a kipusztulás irányába mozdul el. Természetesen, ha túlzottan nagy az erőfeszítés vagy, ha magas a kvóta (minden pontjuk a nettó produktions görbe felett van), akkor mindenképpen csökken a populáció egyedszáma és mindkét modell esetében a kipusztulás irányába mozog a rendszer.



28/2. kép. Atlanti tőkehal (*Gadus morhua*, Gadidae)
© Joachim S. Müller

évek második felében történt katasztrofális csökkenése után, mivel jellemző ezekre a fajokra, hogy sok egyedből álló rajokban

vonulnak, meghatározott útvonalakon. A vonulási útvonalakat hálókkal keresztezve, nagy mennyiséget tudnak kifogni belőlük a halászok, ezért általában a megszabott mennyiségnél jóval több hal kerül a hálókba. Különösen a kisebb méretű halak tömeges kifogása veszélyes a populációkra, mert őket érinti jobban a természetes predáció is, ezért a szaporodóképes kort a populáció kis hányada éri el.



28/3. kép. Fekete tőkehal (*Pellachius virens*, Gadidae)
© Heinz Wiele

28.2.2.3 Állandó maradék modell: egy ritkán alkalmazott alternatíva

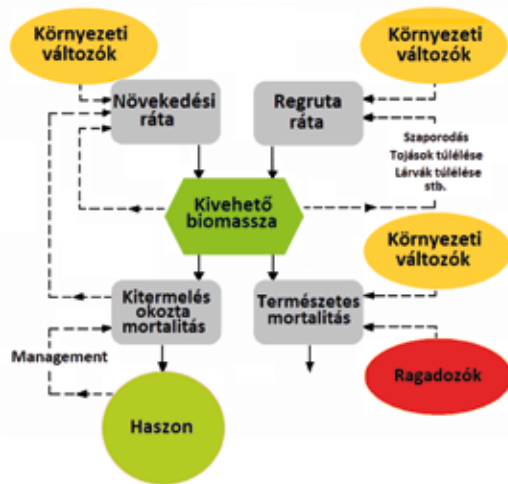
Ez az egyik legbiztonságosabb stratégia a természetes populációkból történő fenntartható kitermelésre. Technikai okok miatt inkább a természetett/tenyésztett populációk esetében alkalmazzák. Például elrakják a következő évi vetőmagot (állandó vagy fix maradék), és az afölötti mennyiséget használják fel saját célra vagy értékesítésre. Természetes állatpopulációknál sokszor nem ismert a populáció mérete, a korcsoportstruktúra, valamint a túlélési és szaporodási paraméterek. A fix maradék mennyiségének meghatározásához viszont nélkülözhetetlenek lennének ezek az adatok. Az adatgyűjtő vizsgálatok költségei jelentősen megnövelnék a ráfordítási kiadásokat, vagyis csökkentenék az elérhető nyereséget, ezért a természetes állatpopulációknál nem alkalmazzák ezt a stratégiát.



28/4. kép. Atlanti ördögghal (*Lophius piscatorius*, Lophiidae)
© Meocrisis

28.2.3 Dinamikus modell

Az eddigi modellek csak a kitermelhető mennyiségre, valamint az elérhető üzleti nyereségre koncentráltak, és elhanyagolták a populációs tulajdonságok jelentőségét a populáció hosszabb idejű fennmaradásában. Az MSY modellekhez képest a dinamikus modellek bonyolultabbak, és több információ kell a működésükhöz, viszont pontosabb becsléseket adnak a kitermelhető mennyiségre. Figyelembe véve a fontosabb környezeti és populációdinamikai változókat, a modellek alkalmasak arra, hogy a populáció kor- vagy méretkategóriáit (csak az idős fák kivágása, csak a fókabébi lemészárlása stb.) eltérő módon érintő kizsákmányolás következményeit is becsüljék. A 28/6. ábra egy általános felépítésű dinamikus készletmodellt mutat, amely egyszerűsége ellenére is jól szemlélteti a statikus modellektől eltérő megközelítést. A dinamikus modellek egyik fő jellemzője, hogy részmodellekből tevődnek össze. A 28/6. ábrán négy részmodell látható: egyedi növekedési ráta, új egyedek bevándorlásának rátája, természetes mortalitási ráta, halászat okozta „mortalitás” (kivétel miatti egyedszámcsökkenés) részmodell. Elméleti úton becsült



28/6. ábra. Halászati kvóták becslésére tervezett egyszerű dinamikusan készletmodell, amely négy részmodellből (egyedi növekedési ráta, új egyedek bevándorlásának rátája, természetes mortalitási ráta, és a kitermelés okozta „mortalitás” (vagyis a kifogott egyedek mennyisége) tevődik össze. A folyamatos vonal az részmodellek által befolyásolt biomassza-változásokat, a szaggatott vonal az egyik részmodell hatását a másikra, illetve a környezet, a kivehető biomassa és a haszon mértékének részmodellekre gyakorolt hatását jelöli. További magyarázat a szövegben [Begon és mtsai (1990) nyomán módosítva].

és a természetben mért adatokból építik fel az részmodelleket, majd a teljes modell segítségével összehasonlítják a különböző kinyerési stratégiák alkalmazásának következményeit. A legfontosabb előnye tehát ezeknek a modelleknek, hogy nemcsak a kizsákmányolható mennyiséget jóslják, hanem azt is, hogy miként kell a kivételt megosztani a különböző korcsoportok vagy mérettartományok között, hogy a populáció egyedszáma hosszú távon se csökkenjen drasztikusan.

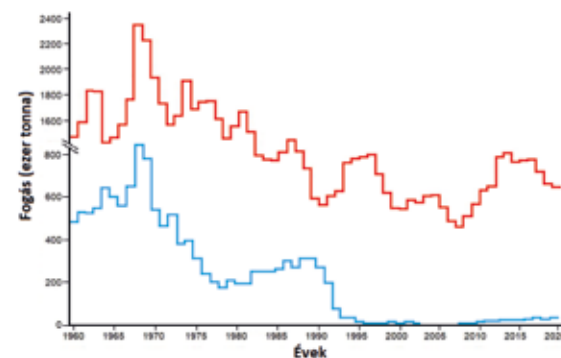
28.2.3.1 Dinamikus modell alkalmazása a gyakorlatban: az atlanti tőkehal

Az atlanti tőkehal halászatára Garrod és Jones (1974) készített egy dinamikusan készletmodell. A modell legfontosabb előrejelzéseit a 28/7. ábrán láthatjuk. Garrodék a korcsoportmegoszlást figyelembe véve háromféle hálólukbőség alkalmazása esetén és háromféle halászati intenzitás mellett becsülték a tőkehal állományváltozását egy dinamikusan készletmodell segítségével. A modell szerint a legjobb hosszútávú eredményekhez akkor jutnak a halászok, ha az alacsonyabb halászati intenzitást és a legnagyobb hálólukbőséget alkalmazzák. Ez lehetővé tenné, hogy a halak nagyobbra nőjenek, és így több legyen az ivarérett, szaporodó egyed a populációban. Ehhez azt is kell tudnunk, hogy Garrodék a kinyerési hozamot nem a halak számával jellemezték, hanem a biomasszájukkal. Magas fogási intenzitás mellett és 130 mm átmérőjű hálólukbőség esetén túlhalászatot prediktáltak, ami a populáció jelentős egyedszámcsökkenését eredményezheti. Sajnos Garrodék előrejelzéseit nem fogadták meg, 1979-ig 120-125 mm-es lyukbőségű hálókat használtak és a halászati intenzitást sem csökkentették 45% alá az észak-atlanti régió nyugati felén. Ezzel a módszerrel egyes

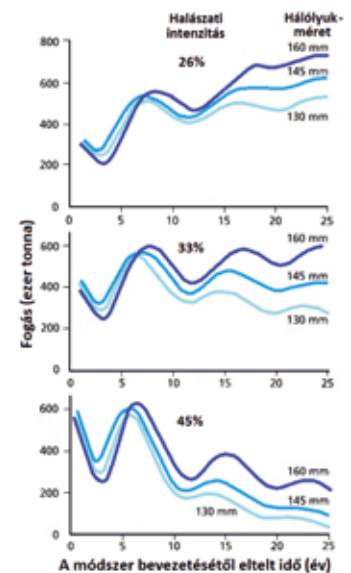
években 600-800 ezer tonna tőkehal is zsákmányoltak. (A tengeri halászatban általában elkülönítik a kifogott mennyiséget (catching) és a partra szállított (landing) mennyiséget. Az utóbbi legtöbbször kisebb mennyiség az előzőnél.) Nem meglepő, hogy a mértékelen túlhalászat következtében 1990-1992 környékére a fogások drasztikusan csökkentek. Az atlanti tőkehal északnyugati populációi katasztrofálisan megfogyatkoztak, és a későbbi években sem lehetett számottevő gyarapodást megfigyelni náluk (28/8. ábra). Az északi, északkeleti populációknál szintén volt egyedszámcsökkenés 1990 elején, de hamar stabilizálódott a populáció. A következő 30 évben a fogások ugyan nem érték el a 60-80-as évek átlagát, de így is 800-1200 ezer tonna között mozogtak (28/8. ábra). A kutatók szerint



28/5. kép. Kapelán lazac (*Mallotus villosus*, Osmeridae)
© Claude Nozères



28/8. ábra Az atlanti tőkehal (*Gadus morhua*) halászott (és partra is szállított) mennyisége 1960-2020 között az Északi-tenger keleti (piros vonal) és nyugati részén (kék vonal). Figyeljünk az eltérő léptékekre a függőleges tengelyen [NAFO, Northwest Atlantic Fishery Organization és ICES, The International Council for the Exploration of the Sea adatai alapján].



28/7. ábra. Garrod és Jones (1974) az atlanti tőkehal (*Gadus morhua*) halászatára tervezett „dinamikus készlet” modelljének jóslásai háromféle halászati intenzitásra (26, 33, 45%) és háromféle hálólukméretre (130, 145, 160 mm) vonatkozóan [Begon és mtsai (1990) nyomán módosítva].

a túlhalászat mellett a melegedő klíma (tengervíz), a populációk térbeli átrendeződése és a táplálékkészletekért (pl. kapelán lazac, *Mallotus villosus*) folyó versengés, a fejlődési alakokat érintő eltérő predációs hatások, illetve ezek kombinációi is befolyásolhatják (sokszor

nem lineáris módon) a tőkehalak kifogható mennyiségét (Denechaud és mtsai 2020, Durant és mtsai 2021, Drinkwater 2005, Engelhardt és mtsai, 2014, O'Brien és mtsai 2000).

28.3 KONKLÚZIÓ HELYETT

Érzékelve a túlnépesedett emberi populáció természetromboló hatását, az 1990-es években egy nem eléggé operatív, ám annál hangzatosabb kifejezés, a fenntartható fejlődés („sustainable development”) államközi rangra emelésével próbálták a szakemberek és a politikusok karöltve gátat szabni a növekvő bioszféra-károsítás mértékének. A kezdeményezés három szálról ered. i) Lubchenko és mtsai (1991) tudományos igényű felhívása a **bioszféra** fenntarthatóságáról, ii) az IUCN (Természetvédelmi Világszövetség), a UNEP és a

WWF (1991) közös kiadvány a **földi élet** fenntarthatóságáról és iii) a legnagyobb nemzetközi szervezet, az ENSZ által kiadott összefoglaló a **fejlődés** fenntarthatóságáról (United Nations, Dept. for Policy Coordination and Sustainable Development 1997).

Az elmúlt évtizedek történései azt jelzik, hogy egyre szélesebb körben válik ismertté a földi bioszféra megőrzésének (fenntartásának) problémája, ugyanakkor a gazdasági szempontok még mindig fontosabbak a döntések meghozatalában, mint a jelenleg ismert 2 millió faj „együttes érdeke”. A témánkat illetően ez azt jelenti, hogy a természetes populációk kizsákmányolásáról feltehetően nem mond le az ember. A fenti példák többsége inkább a kudarcot vetíti elének és felhívják a figyelmet arra, hogy ha a természetes populációk kizsákmányolása így folytatódik, akkor rövid időn belül számos halfajjal már csak a raktárak mélyén felejtett konzervekben találkozhatunk.

28.TA1. AZ EL NIÑO HATÁS

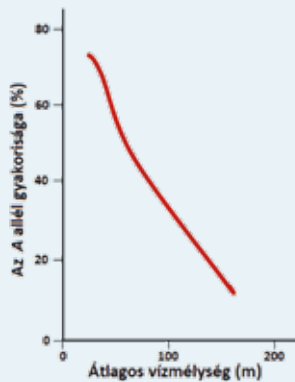
A Csendes-óceán déli részén a Déli-sark felől jövő, tápanyagban gazdag hideg tengeráramlások időnként megváltoznak és a trópusok felől jövő melegebb vizek rétegződnek a hideg vízáramlás fölé. Ezek a meleg áramlatok tápanyagban szegényebbek. A rosszabb táplálkozási feltételek miatt például a perui szardella egyedszáma jelentősen csökkenhet (28.2.2.1.1). A makroklimára is hatással levő áramlásváltozások (a melegebb vízáramlatok válnak dominálónak) általában karácsony környékén jelentkeznek (innen az elnevezés, El Niño, „a fiú”, utalva Jézus Krisztus megszületésére). Az áramlások visszarendeződése több évig is eltarthat. A tengervíz melegedésével ellentétes folyamatot, a lehűlést La Niña (a lány) eseménynek nevezik. Az utóbbi évtizedekben a trópusi területeken a felszíni tengervíz legerősebb felmelegedései nem a perui partoknál, hanem azoktól mintegy 11 000 km-rel nyugatabbra (az Ausztrália és a Fülöp-szigetek közötti térségben) történnek, ezért megkülönböztetik a **kelet pacifikus El Niño** hatásokat a Csendes-óceán középső térségében zajló **közép pacifikus El Niño** hatásoktól. Négy évszázadra visszanyúló adatok szerint a huszadik század végéig a kelet pacifikus jelenség egyre ritkábbá vált, míg a közép pacifikus egyre gyakoribbá. A gyakoriság megállapítására évszázadok óta növekvő korallokból vettek mintát a kutatók. Rétegenként határozzák meg a paleoklimatológiában gyakran használt $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ izotópok arányát (a felszíni tengervíz sótartalmát és a hőmérsékletét is jelzi) és a Sr/Ca arányt (a felszíni tengervíz hőmérsékletét jelzi). Ezekből következtettek az El Niño hatások megjelenésére és intenzitására.

Az utóbbi harminc évben a két jelenség intenzitásában mérhető különbségre figyeltek fel a kutatók: a kelet pacifikus hatás egyre erősebb, bár ritkább, mint a közép pacifikus. Az El Niño jelenség nemcsak a Csendes-óceán térségének klimatikus viszonyait befolyásolhatja, hanem az Atlanti-óceánon és Európában is kimutatható változásokat eredményezhet. A két típus, eltérő

lokális hatásai mellett, a globális hőmérsékleti és csapadékanomáliák létrejöttében is különböző szerepet tölt be (Freund és mtsai 2019). Az emberi szempontból sokszor károsnak tekinthető légköri, tengeri és szárazföldi változások megelőzésére kiépítettek egy nemzetközi megfigyelő és előrejelző rendszert, melynek működtetése jelentős pénzösszegbe kerül. (Lásd még [ENSO](#).)

28.TA2. A HALÁSZAT EVOLÚCIÓS KÖVETKEZMÉNYEI

A populációs kölcsönhatások közül az egyik legerőteljesebb szelekciós erő valószínűleg a ragadozás. A halászat egy nagyon hatékony humán ragadozó viselkedésnek tekinthető, melynek ökológiai és evolúciós következményei lehetnek: változhat a préda fenotípusa, genomja, életmenete, élőhelyhasználata. Az intenzív halászat fenotípust módosító hatására már korán figyelmeztettek (Miller 1957). Sharpe és Hendry (2009) az észak-atlanti régió 37 halászterületéről származó közel másfél száz rövidebb-hosszabb időtartalmú fogását elemezte a fogási intenzitás és az ivarérettségi közti kapcsolat szempontjából. Az ivarérettségi becsülésére általában többféle indexet használnak, az egyik gyakoribb az egyedek átlagos hosszmérete, amikor 50%-uk eléri az ivarérettséget. A halászati intenzitás erős negatív korrelációt mutatott az ivarérett halak méretével, jelezve, hogy **a halászat jelentős fenotípusos változásokat eredményez a zsákmánypopulációkban**. A szerzők is tisztában voltak a korrelatív elemzés korlátaival, és szorgalmazták a kísérletes megközelítések alkalmazását az okozati háttér biztosabb felismeréséhez. Conover és Baumann (2009) a halászat szelekciós hatásait elemző kísérletes vizsgálatokat vette górcső alá. A [„közös kert”](#) (common garden) elvű szelekciós kísérletek alátámasztották azt, hogy a humán szelekció gyors életmenet-változást indukál a zsákmányfajoknál, sőt elkülönülés nemcsak egyetlen genetikailag és fenotípusosan



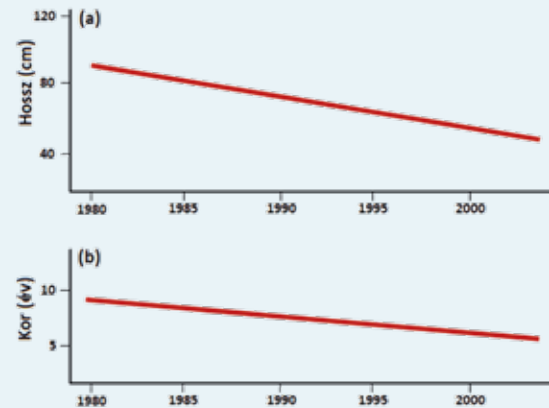
28.TA2/1. ábra. Az atlanti tőkehal (*Gadus morhua*) Pan I gén A alléljának gyakorisága meredeken csökken az óceáni mélységgel. A legfelső vízrétegben élő tőkehalakban kb. 78%-ban ez az allél található, 100 méter mélyen a gyakoriság 34%-ra csökken. Általánosított lineáris regresszióval becsült függvény szerint az A allél gyakoriság méterenként 0,44%-kal csökken. A becslésekhez a 2005 és 2007 közötti 0-tól 200 m mélységig gyűjtött adatokat használták [Árnason és mtsai (2009) után módosítva].

Szabadszabványos tavakban kísérletesen bizonyították, hogy a gyorsan növekvő genotípusokat háromszor nagyobb arányban lehet kifogni, mint a lassan növekedőket. Függetlenül a testmérettől, a gyorsabban növekedésűeknek átlagosan a felét, a lassabban növekedőknek csak a 30%-át fogták ki. A fogási különbség hátterében a két genotípus viselkedése áll.

A tőkehal *Pantophysin I* (*Pan I*) génje kiválóan használható a populációk azonosítására, mert egyrészt **horizontálisan** (a

is meghatározott tulajdonságra, hanem tulajdonságcsoportokra is vonatkozhat. Ők is felhívják a figyelmet az eddigi kísérletek egyoldalúságára: általában rövid élettartamú fajokat vizsgáltak, sokszor kis méretű víztestekben és egyszerű környezetben.

Közismert, hogy a halászok igyekeznek a nagyobb méretű halakat kifogni. Ez a szelektív nyomás közvetve a gyors növekedés ellen hathat. A nagy méretet el lehet érni lassú és gyors növekedéssel is. Biro és Post (2008) a sebes pisztrángnál (*Salmo trutta*) tanulmányozta a két genotípus viselkedését (személyiségjegyeit). A gyorsan növekvő genotípus a nagyobb táplálékigény miatt aktívabb és bátrabb, vagyis kockázattűrőbb és agresszívabb. A személyiség jegyek alapján azt feltételezhetjük, hogy ezek a halak gyakrabban kerülhetnek a halászok hálóiba. A lassú növekedésű genotípusok félnövekedésűek, kevésbé aktívak és kevésbé agresszívok.



28.TA2/2. ábra. A nagyobb méretű halak szelektív fogása miatt az atlanti tőkehal (*Gadus morhua*) ivarérese jelentősen átalakult 25 év alatt. Egyre (a) kisebb méretű és egyre (b) fiatalabb korban váltak ivaréretté a tőkehalak. A regressziós egyenes évenkénti adatai azokat a méreteket és korokat jelölik, amelyeknél az egyedek 50%-a volt ivarérett [Árnason és mtsai (2009) után módosítva].

Spitzbergáktól Dániáig haladva) a B allél frekvenciája csökken az A allélé pedig nő, másrészt vertikálisan is eltérő az allélok gyakorisága. A **felszíni vizekben** az AA homozigóta genotípus található (28.TA2/1. ábra), a **mély vizekben** viszont a BB típus a gyakoribb, végezetül az AB genotípus az **átmeneti mélységben**, de térben az AA genotípushoz közelebb. Árnason és mtsai (2009) kimutatták, hogy a tömeges felszíni fogások miatt évente minden korcsoportban 8%-kal csökkenhet a felszíni vizekhez adaptálódott genotípus aránya.

A fogási adatokból kitűnt, hogy a 8 évesek már ritkák voltak a partra szállított halaknál, 9 éveseket pedig már gyakorlatilag nem találtak. Becsülték az ivaréres változását a méret- és korcsoportok alapján. Az 1980-as évek elejétől egyre fiatalabb korban, illetve kisebb méretűn váltak ivaréretté a tőkehalak (28.TA2/2. ábra). Hús év elteltével 2-3 évvel fiatalabb és 20-40 cm-rel kisebb halak szaporodnak a nagyobb egyedek tömeges kifogása következtében.

„Kártevők” kontrollálása

„Nincsenek alkalmazott tudományok,
csak a tudomány és annak alkalmazásai”
Louis Pasteur

29.1 Kártevők elleni védekezés: általános elvek	764
29.2 A kártevők elleni védekezés rövid története	765
29.3 Kémiai védekezés	766
29.4 Biológiai védekezés	767
29.5 Integrált és ökológiai védekezés	768
Támogató anyagok	
29.TA1 Peszticidek útja a táplálékhálózatban	769
29.TA2 A kémiai védekezés mellékhatásai	769
29.TA3 Egy felemás sikertörténet	770
29.TA4 A ragadozók közvetett hatása: a „rettegő” kártevő kártétele kisebb	770
29.TA5 A szelídgesztenye védelmében	771

29.1 KÁRTEVŐK ELLENI VÉDEKEZÉS: ÁLTALÁNOS ELVEK

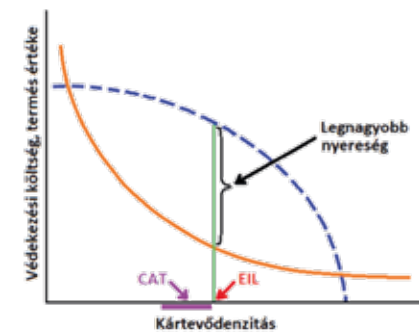
Herman Ottó, korának kiemelkedő polihisztorja könyvében (Herman 1901) káros és hasznos madarakról értekezett. Több mint száz évvel Herman könyvének megjelenése után is megmaradt a káros/hasznos szemléletünk, igaz, a madarak helyett inkább a rovarok mező- és erdőgazdaságban betöltött szerepével kapcsolatban. Az élőlényközösségeket jellemző populációs interakciókban (verseny, ragadozás, parazitizmus stb.) természetesen vannak fajok, populációk, melyek hátrányt okoznak más fajoknak vagy populációknak, de ezért nem nevezzük őket káros fajoknak. Ökológiai és evolúciobiológiai ismereteink alapján egyértelmű, hogy egyetlen faj sem tekinthető kártevőnek vagy éppen hasznosnak a természetes közösségekben (ez a gondolat jelenik meg a fejezet címében található idézőjel alkalmazásánál, melyet a szövegben már nem jelenítünk meg). A káros faj fogalma csak abban az összefüggésben létezik, hogy mi, emberek, bizonyos szervezetekkel kénytelenek vagyunk versengeni a táplálékért, a jólétünkhöz és kényelmünkhöz szükséges anyagokért (fa, titán, lítium, gyémánt stb., melyekért fajok élőhelyeit semmisítjük meg) vagy egészségünk megőrzéséért. A nyolcmilliárdos emberi populáció területigénye, beleértve az élelmiszertermeléshez szükséges területeket is, valamint nagy mennyiségű és igen változatos összetételű egyéb szükségletei alapján feltételezhetjük, hogy az általunk „károsnak” (vagy csak érdektelenné) minősített fajok száma (és taxonómiai sokfélesége is) jelentős lehet.

E fejezetben elsősorban a mező- vagy erdőgazdasági szempontból fontos rovarkártevőkkel (azok közül is csak példálózva) fogunk foglalkozni. Éppen sokféleségük miatt nehéz megmondani, hogy a kártevő fajok milyen közös jellegzetességekkel rendelkeznek. Conway (1981) szerint a „klasszikus” kártevő fajok *r*-stratégisták, vagyis gyors életmenetűek (pl. vándorsáskák, patkányok, levéltetvek). Gyorsan képesek nagy mennyiségű utódot létrehozni, általában rövid életűek és populációik egyedszám-gyarapodása igen gyors lehet. Vannak kivételek is, például az almamoly (*Cydia pomonella*) (1/1. kép), a világon szinte mindenhol elterjedt almakártevő, inkább *K*-stratégistának tekinthető, hiszen évente csak egy generációja van, és egy nőstény csak 40-50 tojást rak, ami rovaroknál alacsony fekunditásnak számít. Előfordul, hogy az almafák terméshozamát csak kisebb mértékben befolyásolja, ám azzal, hogy a megmaradt gyümölcsök többségénél a kukacosodás miatt az esztétikai érték és az eladhatóság jelentősen csökken, ezért az almatermesztők komoly kártevőnek tekintik.

Gyakran, különösen az interkontinentális kereskedelem fokozódásával az idegenhonos (exóta, allochton) fajok válnak kártevőkkel. Az eredeti elterjedési területükön természetes ellenségeik (ragadozók, paraziták, parazitoidok, versenypartnerek stb.) legtöbbször kontrollálni tudják a fajok populációnövekedését, ám természetes ellenségeiktől megszabadulva új élőhelyeiken szabályozatlan populációdinamikájuk miatt kártevők

válhatnak. Az őshonos rovarfajok is okozhatnak eredeti élőhelyükön jelentős gazdasági károkat, például gradációs periódusaikban vagy mesterségesen kialakított, nagyméretű, homogén növénykultúrákba kerülve.

Kezdetekben a kártevők elleni védekezést úgy gondolták, hogy az újonnan megjelent kártevőegyedet mind egy szálal ki kell irtani. Talán a súlyos emberi betegségeket okozó élőlényekre mind a mai napig vonatkoztatható ez a szabály, ám a mező- és erdőgazdasági védekezéseknél előtérbe kerülnek a gazdasági megfontolások. A 29/1. ábrán leegyszerűsített modellel szemléltetjük a gazdaságos védekezés problematikáját. A kártevő mennyiségének növekedésével kezdetben lassan, később gyorsabban csökken a termés értéke. A védekezési kiadások viszont alacsony kártevőszint esetén relatíve magasak, majd a fertőzöttség növekedésével egyre olcsóbban lehet védekezni. Megkeresve, hogy milyen kártevődenzitáshoz tartozik a legnagyobb nyereség (a termés értékéből kivonjuk a védekezés költségét), megkapjuk az ún. **gazdasági kártételi szintet** („economic injury level”, EIL). Gazdasági megfontolásokat figyelembe véve ez alá



29/1. ábra. A kártevők elleni védekezés optimalizálása. A kártevő denzitásának növekedésével csökken a védekezés relatív költsége (narancssárga folytonos vonal), viszont a termés is veszít értékéből (kék szaggatott vonal). Azt a kártevődenzitást, ahol a termés értékéből levonva a védekezés költségét, a legnagyobb nyereség adódik (optimális védekezés), gazdasági kártételi szintnek (EIL) nevezik. Ez alá szorítani a kártevők számát már nem gazdaságos. A késleltetve jelentkező hatások miatt az EIL szint eléréséhez már kisebb kártevődenzitáson (védekezési küszöbdenzitás, CAT, lila sáv) el kell kezdeni a védekezést. Konkrét nagyságát számos környezeti tényező befolyásolhatja.

nem érdemes szorítani a kártevő denzitását, mert a védekezés nem gazdaságos, a költségek ilyenkor már meredeken nőnek. Az EIL-nél magasabb szinten sem elfogadható a kártevő denzitása, mert a termés minősége jelentősen csökken a kártevők egyedszámának növekedésével. Adott kártevő esetében az EIL térben és időben is változhat. Függhet a kártevő életciklusától és táplálékának elérhetőségétől, a termelési technológiától, sőt az adott évi időjárástól is. Ahhoz, hogy a kártevőpopuláció nagyságát EIL-re szorítsuk, már kisebb denzitáson el kell kezdeni a védekezést, hiszen a védekezéshez és a hatás kialakulásához is idő kell. Ezt a denzitást **védekezési küszöbdenzitásnak** („control action threshold”, CAT) nevezjük, és ennek megállapítása (ismerete) a védekezés sikerességében meghatározó lehet. Korunk egyik legnagyobb kihívása a megfelelő mennyiségű és minőségű élelmiszer előállítás. Ma már precíziós és automatizált termelési technológiákat is alkalmaznak a szakemberek, de előreléptek a terméshozamokat növelő hibridnemesítések terén is. Számos

innovatív beavatkozás ismert (célhelyi alkalmazás drónok segítségével, beporzók védelme a specifikusság növelésével stb.), de mindezek ellenére az agrárszakemberek szerint még egy ideig továbbra is szükséges a kártevők elleni kémiai védekezés fenntartása. A kártételek sikeres visszaszorítása 15-20%-kal növelheti a terméshozamokat (Keszthelyi 2019).

29.2 A KÁRTEVŐK ELLENI VÉDEKEZÉS RÖVID TÖRTÉNETE

A kártevők elleni védekezés valószínűleg röviddel azután megjelent, hogy a mezőgazdasági tevékenység kb. 10 000 évvel ezelőtt jelentős fejlődésnek indult. A kártételekkel kapcsolatos első feljegyzések több mint 4500 évesek, és arról szólnak, hogy a sumérok rovarok és atkák ellen kéntartalmú anyagokat használtak.

A 3200 és 2500 évvel ezelőtti periódusban a kínaiak már a vetésforgó alkalmazásával megpróbálták elkerülni a kártevők jelentősebb terméspusztító hatását, és felismerték a természetes ellenségek alkalmazhatóságának jelentőségét is. A görögök és rómaiak korából számos eszköz és módszer ismeretes (lábakon álló magtár, szúnyogháló, ragadós övek a fatörzseken, füstölés), amelyekkel védekezni próbáltak a különböző kór- és károkozók ellen. Időszámításunk után 300-ból maradtak fenn emlékek, amelyek azt bizonyítják, hogy a kínaiak ragadozó hangyákat telepítettek citrusültetvényeikre a kártevő hernyók és bogarak számának gyérítésére. A mezőgazdasági termelés forradalmi változásait követően (1750-1880) érzékelhető fejlődésnek indult a **kártevők elleni (kémiai és biológiai) védekezés**. Olyan sokkok idézték elő ezt a fejlődést, mint például a ceyloni kávéültetvényeket tönkretévő gombafaj elterjedése (ennek következtében tért át Ceylon a teatermesztésre) vagy a francia szőlészeteket elpusztító filoxéra



29/1. kép. Filoxéra (*Dactylospheera vitifoliae*, Phylloxeridae) által okozott gubacszerűburjánzások szőlő gyökerén © Skinkis PA et al (2023), Oregon State Univ



29/2. kép. Fodros pajzstetű (*Icerya purchasi*, Monophlebidae) Fotó: Csóka György

(*Daktulosphaira vitifoliae* párhuzamosan használják a *Viteus* genusnevet is), amely Amerikából került át az óvilágba. Az 1800-as évek elején kezdtek elterjedten alkalmazni az első **gombaölő szert** (fungicidet), a Bordeaux-i lének nevezett rézvegyületet, amely a lisztharmit ellen bizonyult hatékony védekező eszköznek. 1880-ban készítették az első permetezőgépet. 1888-ban Kaliforniában a narancsültetvényeket károsító

fodros pajzstetű (*Icerya purchasi*) ellen Ausztráliából és Új-Zélandról importálták a kardinális (vagy ausztrál) katicabogarat (*Rodolia cardinalis* [jelenleg *Novius*]). Ez a jó kolonizációs képességű *Novius* katicabogár néhány év alatt sikeresen lecsökkentette a pajzstetvek számát, elhárítva a narancsültetvények kipusztulásának veszélyét. Később a pajzstetűt világszerte széthurcolták, de minden károsodott citrusültetvényen sikeresen alkalmazták az őshazájából származó természetes ragadozóját.



29/3. kép. Kardinális katicabogár (*Novius cardinalis*, Coccinellidae) Fotó: Csóka György

1896-ban kezdtek rendszeresen alkalmazni az első **szelektív gyomirtószert** (herbicidet), a vasszulfátot. A századforduló után a második világháborúig a kártevők elleni védekezésben egyaránt alkalmaztak biológiai és vegyszeres (szertetlen és szerves anyagokat, utóbbiak esetében pl. növényi eredetű alkaloidákat, rotenonokat) módszereket, mechanikai és fizikai (pl. ragadós övek a fatörzsek körül), kulturális és egészségügyi alapokon nyugvó védekezést, valamint ellenálló fajták kitenyésztesét és elterjesztését. A második világháború újabb fordulatot jelentett a kártevők elleni védekezésben. Különösen a trópusi területeken az emberegészségügyi szempontból veszélyes kórokozók (malária, sárgaláz) elleni védekezés indukálta több száz **rovarölő kemikália** (inszekticid) kifejlesztését. Ezek közül olcsósága miatt a svájci vegyészek által kikísérletezett DDT (diklór-difenil-triklórétán) terjedt el legszélesebb körben, és egyben szinte helyrehozhatatlan károkat is okozott azzal, hogy az élő szervezetekben felhalmozódva károsította azok szaporodását (29.TA1). 1939-ben a burgonyabogár (1/17.kép) elleni lehetséges védekező ágensek kutatása során Paul Hermann Müller (1948-ban Nobel-díjat kapott) és a bázeli Geigy AG vegyipari cég szakemberei ismerték fel az osztrák Zeidler által 1874-ben felfedezett vegyület rovarölő hatását. Ugyancsak jelentős környezeti problémákat okoztak a németek által kifejlesztett, erősen toxikus szerves foszforvegyületek. A második világháborút megelőző évekre tehető olyan szelektív herbicidek (MCPA – metil-klorofenoxiecetsav és DNOC – dinitro-ortokrezol) bevezetése is, melyek a 60-as években széles körben terjedtek el. Az inszekticidekkel kapcsolatos kezdeti optimizmust (kis mennyiségben és gyorsan hatnak, szinte minden rovarot képesek elpusztítani, olcsók és könnyű őket alkalmazni) hamarosan, már az 1950-es években felerősödő kételyek követték (29.TA2), majd 1976-ban, a 15. Nemzetközi Entomológiai Konferencián végleg visszautasították a kemikáliák széleskörű használatát. Olcsóságuk miatt azonban egyesek még ma is használatosak a trópusi területek fejlődő országaiban (főleg a maláriát terjesztő



29/4. kép. Vértetű fűrkész (*Aphelinus mali*, Aphelinidae) © Te Aie



29/5. kép. Japán eperfa pajzstetű (*Pseudaulacaspis pentagona*, Diaspididae)
© Szita Éva

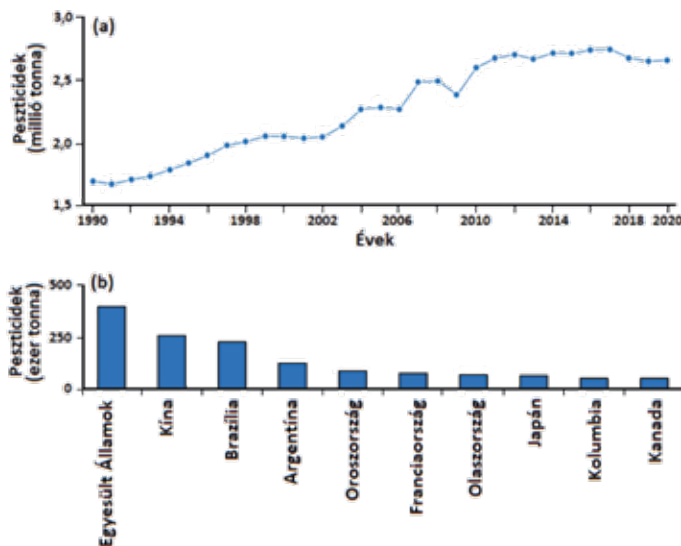
szúnyogok vizekben fejlődő lárvái ellen).

Magyarországon 1926-ban Jeszenszky Árpád a vértetű (*Eriosoma lanigerum*, 9/4. kép) ellen a vértetűfűrksézt (*Aphelinus mali*), valamint a selyemhernyó tenyésztéshez nélkülözhetetlen eperfákat megtámadó japán eperfa-pajzstetű (*Pseudaulacaspis pentagona*)

ellen a *Prospaltella berleseii* fűrksézt telepítette eredményesen. A japán eperfa pajzstetű azóta sem okoz károkat, és a fenti vértetű is csak azért vált ismertebbé a 70-es évek közepétől, mert a vegyszeres kezelések a vértetűfűrksész egyedszámát is jelentősen csökkentették.

29.3 KÉMIAI VÉDEKEZÉS

A mező- és erdőgazdaságban a kártevők ellen leggyakrabban alkalmazott védekezési mód a kémiai anyagok (peszticidek) bevetése. A kémiai védekezésben legelterjedtebben használt kemikáliák, a rovarölő szerek (inszekticidek, általánosítva, ha nemcsak rovarokról, hanem általában állatokat pusztító szerekről van szó, akkor zoocidek) és a gyomirtók (herbicidek). 1990-2020 között 50%-kal nőtt a peszticidek használata (29/2a. ábra), igaz, ugyanennyivel nőttek a termésátlagok is. 2020-ban 1,8 kg/ha volt az átlagos peszticid felhasználás úgy, hogy leginkább a herbicidek aránya emelkedett a harminc év alatt (FAOSTAT 2022). Az öt legnagyobb felhasználó USA, Kína, Brazília, Argentína és Oroszország volt (29/2b. ábra, FAOSTAT 2022).



29/2. ábra. (a) A felhasznált peszticidek teljes mennyisége világszinten. 1990-2020 között 50%-kal nőtt használatuk. (b) A mezőgazdaságban peszticideket legnagyobb mértékben alkalmazó 10 ország által felhasznált peszticidmennyiség húsz év átlagában [FAOSTAT (2022) nyomán módosítva].

Az Inszekticid Rezisztencia Tanács [Insecticide Resistance Action Committee (IRAC)] mérvadó osztályozása a rovarölő kémiai szerek hatásmechanizmusán alapul. A szakemberek ezt a kategorizálást vagy ennek finomított változatát elterjedten használják. A fontosabb hatásmechanizmusok alapján a vegyületek lehetnek ideg- és izomműködést befolyásoló, egyedfejlődést gátlók, emésztőrendszeret károsítók, légzési folyamatokat akadályozók és ismeretlen vagy nem specifikus hatású kemikáliák.

Az inszekticidek között megkülönböztetünk széles spektrumú és szelektív szereket.

Kémiai tulajdonságaik alapján a **széles spektrumú szerek** főbb típusai:

- 1) Szervetlen vegyületek. Használatuk jelentősen csökkent. Főleg a rágó szájszervvel rendelkező rovarok ellen hatékonyak: egyrészt bekerülve a szervezetbe a béltraktust károsítják, másrészt külsőleg, a taktilis és olfaktorikus érzékszerveken keresztül is kifejtetik mérgező hatásukat. Általában fémeket, rézsókat, ként, arzént vagy ólmot tartalmaznak.
- 2) Növényi eredetű kemikáliák. Ilyen például a dohányból kivont nikotin vagy a krizantém termelte piretrum. Instabilitásuk (fényre, levegőre bomlanak) és relatív szelektivitásuk miatt ma is alkalmazzák őket, elsősorban mint származékokat (pl. piretroidok).
- 3) Klórozott szénhidrogén-származékok. Idegmérgek. Ilyen például a DDT, a toxaphen, az aldrin, a dieldrin és a metoxiklór. Szelektíven mai is alkalmazzák ezeket (pl. szúnyogháló impregnálásra).
- 4) Szerves foszfátok: foszforsav származékok. Szintén idegmérgek. Toxikusabbak a klórozott szénhidrogéneknél, de hamarabb lebomlanak azoknál. Például malathion és parathion.
- 5) Karbamátok: karbonsavszármazékok. A szerves foszfátokhoz hasonlóan hatnak, de emlősökre nem annyira veszélyesek. Például karbaril.

A **szelektív inszekticidek** között kiemelendők a szemio-kemikáliák, melyek nem toxikusságukkal, hanem a viselkedést módosító hatásukkal hatnak. Többségük természetes alkotórészekből felépülő feromonokat vagy allelokemikáliákat (15.2), de szintetikus is előállíthatók.

Kezdetben a herbicidek között is a szervetlen vegyületek alkalmazása terjedt el, például borátok, arzéntartalmú vegyületek, ammónium-szulfamátok, magnézium-klorátok. Később áttértek a szerves arzén vegyületekre (pl. DSMA). Ezek azonban nem szelektívek, csak helyi jellegű kezelésekre célszerű használni őket. Igen hatékonyak és szelektívek is a **növényi hormonokat** (pl. növekedést serkentő vegyületeket) tartalmazó herbicidek. A további részletezéstől eltekintve, a legfontosabb herbicid típusok a következők: szubsztituált amidszármazékok, nitroanilinek, szubsztituált ureaszármazékok, tiokarbamátok, heterociklikus nitrogének, fenolszármazékok, bipiridiliumok, glükofoszfátok.

Feltételezik, hogy a célnövények pusztítása mellett a herbicidek kevésbé károsítják a közösség állatfajait. Ennek ellenére egyre több vizsgálat bizonyítja, hogy a talajfaunára és a herbivor

emlősökre is veszélyesek lehetnek. A vietnámi háborúban alkalmazott lombtalanító szerekkel kapcsolatban kiderült, hogy a növényevő állatokra és az emberekre is toxikusak. Újabban a vegyszerek karcinogén hatását is bizonyították.

Gyakran tapasztaljuk, hogy röviddel egy-egy sikeres vegyszeres kártevőirtás után újra megjelennek a kártevők, és a korábbi egyedszámukhoz képest akár nagyobb mértékben is elszaporodhatnak. Ennek egyik oka, hogy a rovarölő szerek nemcsak a kártevőket, hanem azok **természetes ellenségeit** is kiirtják (ez az ún. ➡ Volterra-elv). Ismert, hogy a ragadozók fáziseltolódással követik táplálékuk egyedszámváltozásait (9. fejezet), ezért csak később képesek egyedszámukat annyira megnövelni, hogy hatékonyan gyérítsék a gyorsabban megerősödő kártevőpopulációt. Azzal is számolni kell, hogy a természetes ellenségek kipusztításával olyan másodlagos kártevő fajok is elszaporodhatnak, melyek egyedszámát addig épp ezek a természetes ellenségek tartották kordában.

A másik ok a **rezisztens törzsek** kialakulása a vegyszeres kezelések következtében. Már 1914-ben felfedezték ezt a jelenséget a kaliforniai pajzstetűnél (*Quadraspidiotus perniciosus*), amely jelentős gyümölcsfa-károsító szerte a világban. Ekkor még nem gondolták, hogy a rezisztencia kialakulása gondot okozhat a kémiai védekezések hatékonyságában. Komoly figyelmet ez a probléma csak a házi légy (*Musca domestica*) DDT-re rezisztens törzsének kimutatása után (1946, Svédország) kapott. Ennél a fajnál arra is fény derült, hogy számos más rovarölő szerrel szemben is ellenálló törzsek jöttek létre, mivel széles elterjedése miatt a különböző helyeken különböző vegyszerekkel próbáltak ellene védekezni. A rezisztencia elterjedése a kártevőpopulációban igen gyors folyamat lehet. Ha néhány kártevő egyednél megjelenik egy olyan enzimmutáció, amely képes közömbösíteni a kártevő ellen alkalmazott peszticidet, akkor ezeknek az egyedeknek a rátermettsége jóval magasabb lesz, mint a nem mutáns egyedeké. Ismételt peszticidkezelések elpusztítják a nem mutáns versenytársakat (megszűnik az intraspecifikus verseny), így a mutánsok gyorsan elterjedhetnek a populációban. A kaliforniai pajzstetűnél kialakult rezisztencia felismerésétől 1987-ig közel félezer rovarkártevőnél, 150 patogén növényfajnál és kb. 50 gombafajnál írtak le egy vagy több peszticidre vonatkozatható rezisztenciát (Miller 1988). A rezisztens törzsek kialakulása 1990 után is folyamatosan megfigyelhető, de a növekedés üteme jelentősen lassult. A 2014-ig eltelt nem egészen 30 év alatt már csak újabb 86 fajnál mutatták ki a rezisztenciát. Fontos megjegyezni, hogy a genetikailag módosított (pl. a *Bacillus thuringiensis* endotoxinját termelő) növényváltozatok esetében is találtak olyan rovarkártevőket, melyekben már kialakult a baktériummal szembeni ellenálló képesség.

29.4 BIOLÓGIAI VÉDEKEZÉS

A kártevők elleni biológiai védekezés („biological control”) kifejezést először Smith használta 1919-ben (Jermy 1967), és a rovarok elleni küzdelem biológiai módszerét értette ezen. Később Sachtleben (1941) a következőképpen módosította a

kifejezést: „élőlények alkalmazása kártevő állatok és növények gyérítésére vagy irtására”. Mások tovább módosították a fogalmat, és csak a **növények és állatok egyedszámának természetes ellenségekkel történő szabályozását értik ezen**. A hazai szakirodalomban sem teljesen tisztázott a biológiai védekezés fogalma. Kiemelendő, hogy a biológiai védekezés nem a kártevők teljes kiirtását célozza, hanem egy olyan egyedszám-szabályozást jelent, aminél a gazdasági szempontból már érzékelhető kártételt próbálják megelőzni vagy megszüntetni (29.1 pont).

A biológiai védekezés négy fő típusa:

- i) Klasszikus vagy hosszú távú betelepítés („introduction or importation”). Idegenhonos kártevők ellen természetes ellenségeiket (pl. egy ragadozójukat) telepítikbe más földrajzi területről (esetenként nem a kártevő származási helyéről, 9.4.2). A predátor/herbivor megtelepedve képes a gazdasági kártételi küszöb alá szorítani a kártevő/gyom egyedszámát. Ebben az esetben nem történik más, mint hogy visszaállítják a status quo-t a predátor/herbivor – kártevő/gyom viszonyban (29.TA5).
- ii) Ismételt telepítés („inoculation”). Hasonló a klasszikus módszerhez, de a természetes ellenség nem tud fennmaradni az új ökológiai környezetben, ezért időnként újra kell telepíteni őket.
- iii) Additív telepítés („augmentation”). A már meglévő természetes ellenség egyedszámának növelése időszakos kibocsátásokkal. Különösen fontos az addíció a kártevő gradációjának kezdeti periódusában. Néha olyan eljárásokat is alkalmaznak, amivel a természetes ellenség helyi feldúsulását érik el, például az aranyszemű fátyolka (*Chrysopa carnea*) szívesen rak tojásokat olyan helyeken, ahol egy aminosavval, triptofánnal permeteztek.
- iv) Elárasztásos telepítés („inundation”). Rövid idejű védekezés, amikor nem cél a természetes ellenség populációjának hosszabb idejű fenntartása. A védekezés csak a kártevő kártételi periódusára koncentrálódik.

A biológiai védekezés során a legelterjedtebben használt kontroll ágensek a rovarok. Mind a növényi, mind a rovarkártevők ellen használhatják őket. A **klasszikus biológiai védekezési mód** már említett (29.2) példája a kaliforniai citrusültetvényeket károsító invazív fodros pajzstetű. Az pajzstetvek 1868-ban jelentek meg, és 1886-ra majdnem tönkretették a narancstermesztő gazdaságokat. A világméretű figyelemfelkeltő kampány eredményeként már a következő évben jelezték Ausztráliából, hogy Adelaide környékén hatékonyan kontrollálja a fodros pajzstetű populációit egy őshonos



29/6. kép. Aranyszemű fátyolka (*Chrysopa carnea*, Chrysopidae) és levéltetű fogyasztó lárvája.
Fotó: Csóka György

parazitoid légyfaj, a fodros pajzstetűlégy (*Cryptochaetum iceryae*). Albert Koebele (1852-1924) német-amerikai rovartaxonómus azonban alig-alig talált nagyobb mennyiséget Ausztráliában a kártevőből, illetve légyparazitoidjaiból. Véletlenül ráakadt viszont a kardinális katicabogárra, amely későbbi új-zélandi megfigyelései szerint hatékony predátora a fodros pajzstetűnek. Visszatérve az Újvilágba Koebele a legyeket a és katicákat egyaránt kiengedte a citrusültetvényekre. A legyek szinte eltűntek, ám a katicabogarak 1890-re megszűntették a pajzstetű kártételét. A hosszútávú vizsgálatok kiderítették, hogy a katicák bár hatékony predátorok, inkább rövid távon jelentős a szerepük a pajzstetvek egyedszámának szabályozásában. Hosszú távon a parazitoid legyek hatékonyabban védenek a pajzstetvek ellen.

A történet része az is, hogy az 1940-es évek közepén ezeken a citrusültetvényeken elterjedt a szürke ostorfa-teknőspajzstetű (*Coccus pseudomagnoliarum*). Bevetették ellene a DDT-t, ami hatékonynak is bizonyult, ám kiirtotta a kardinális katicabogarat is. Ennek az lett a következménye, hogy a fodros pajzstetű újra elterjedt. Beszűntetve a DDT használatát, lassan újra megjelentek a katicák és a parazitoid legyek, és fokozatosan visszaszorították a pajzstetveket. Fontos tanulsága az esetnek, hogy az inszekticidek (és egyéb kemikáliák) alkalmazása gyengítheti a biológiai védekezés hatékonyságát.

Az **ismételt telepítést** gyakran alkalmazzák üvegházi kártevők ellen, ahol a mesterséges ökológiai környezet miatt a természetes ellenségek nem képesek hosszabb időn keresztül megmaradni. Nyugat-Európában az üvegházi uborka- és más zöldségkultúrákat veszélyeztető közönséges takácsatka (*Tetranychus urticae*) ellen a chilei *Phytoseiulus persimilis* ragadozó atkát telepítették rendszeresen. 1985-ben 500 millió egyedet engedtek ki az üvegházakban. A kibocsátást folyamatosan ismétlik addig, amíg számottevőnek tekinthető a takácsatka kártétele. Napjainkban házi felhasználásra is kaphatók nőstény ragadozó atkákat



29/7. kép. Ragadozó atka (*Phytoseiulus persimilis*, Phytoseiidae) közönséges takácsatkát (*Tetranychus urticae*, Tetranychidae) fogyaszt. © Jack Kelly Clark

tartalmazó készítmények, melyek nemcsak a takácsatkák ellen, de tripszek és liszteskék ellen is védhetik növényeinket.

A biológiai kontroll ágensek **elárasztásos telepítésének** esete, amikor – és ez az utóbbi időben egyre elterjedtebb – mikroorganizmusokat (napjainkban kb. 100 rovarpatogén baktériumot ismerünk) alkalmazzák a kártevők egyedszámának csökkentésére. Az egyik legelterjedtebben használt ilyen mikroba az ismert *Bacillus thuringiensis* (BT), amely kontakt gyomorméregként is ismert, erősen toxikus anyagot termel a sporuláció során. Amikor a kártevők elfogyasztják a BT-t, emésztőrendszerük megbontja a toxinok fehérjeburkát, és azok kiszabadulva 0,5-72 órán belül elpusztítják a kártevő szervezetet. Különböző kártevőkre (hernyók, szúnyogok, bogarak stb.) a BT különböző variánsai hatékonyak. A

legnagyobb mennyiségben forgalmazott biológiai növényvédő szerek BT-t is tartalmaznak.

A baktériumokhoz hasonlóan használnak vírusokat is mint mikrobiális inszekticideket. Több ezer vírust ismerünk, melyeket több mint 1000 kártevő rovar és atka ellen vetettek már be. A gombák is alkalmasak biológiai védekezésre. 100 gomba genus több száz fajtát használtak biológiai védekező ágensként, például az entomopatogén *Beauveria bassiana* fajt a burgonyabogár (*Leptinotarsa decemlineata*) ellen alkalmazzák sikeresen számos országban. Nagyon gyakran a gyomok visszaszorítása is gombák segítségével történik. Európából került át Ausztráliába



29/8. kép. Entomopatogén *Beauveria bassiana* gomba által elpusztított burgonyabogár (*Leptinotarsa decemlineata*, Chrysomelidae) © www.potato beetle.org

a nyúlparéj (*Chondrilla juncea*), melynek szabályozására 1971-ben betelepítették a *Puccinia chondrillina* rozsdagombát. A telepítés sikeres volt, mert fokozatosan ugyan, de a védekezés előtti mennyiség századrészére csökkent a nyúlparéj állománya, ami megfelelt az Európában tapasztalt átlagos denzitásnak. A fentiekén kívül fonálférgeket (Nematoda) is alkalmazzák a biológiai védekezéseknél. Napjainkban egy újabb módszer is kezd elterjedni a herbivor rovarkártevők ellen, melynek lényege, hogy a védekezésre használt ragadozójuk (parazitoidjuk) nincs is jelen, csak szimulálják (pl. a ragadozó jellegzetes illatanyagával) a jelenlétét (29.TA4).

Populációbiológiai szempontból a biológiai védekezés akkor hatékony, ha a kártevőpopuláció nagysága hosszabb időn keresztül is a környezet eltartóképessége alatt marad. A sikeres természetes ellenségre ezért jellemző, hogy alacsony kártevődenzitásnál is hatékony a táplálékkeresése, és populációja nem vagy csak kismértékű önkorlátozást mutat.

29.5 INTEGRÁLT ÉS ÖKOLÓGIAI VÉDEKEZÉS

A 60-as évektől terjedt el a világban és nem sokkal ezután hazánkban is a növényvédelmi problémák **integrált** szemlélete. A kifejezés egy megközelítési módot vagy szemléletmódot takar, melynek egyik legfontosabb eleme a vegyszeres kezelések háttérbe szorítása. Néhány fontos szempont, amit figyelembe kellene venni az integrált növényvédelem alkalmazásakor:

- a termesztés helyét ismerve az ottani körülményeknek megfelelő növényfajtákat kell választani,
- folyamatosan kell figyelni az időjárási viszonyokat, figyelembe kell venni a korábbi évek időjárását is az alkalmazandó agrotechnikák kidolgozásánál,
- megfelelő talajművelési eljárásokat és tápanyag-utánpótlást kell választani,
- folyamatosan kell figyelni az előrejelzéseket és monitorozni a potenciális kártevőket,

- a védekezéseknél együttesen lehet alkalmazni mechanikai és biológiai védekezési módokat, kímélve a nem kártevő szervezeteket.

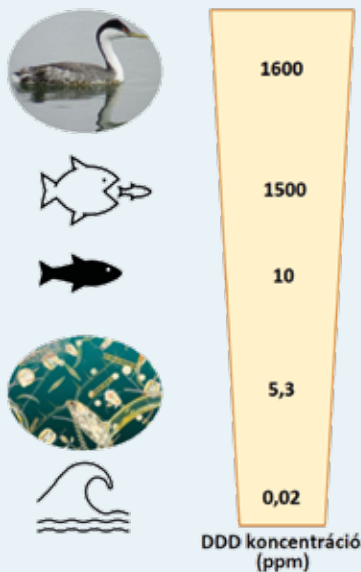
Az integrált módszer legnagyobb előnye, hogy a kártétel csökkentése mellett a környezeti károsodás mértéke alacsony szintű lehet. Talán legnagyobb hátránya, hogy a kidolgozott integrált növényvédelmi programokat a kisebb gazdaságok nem tudják a leírt instrukcióknak megfelelően alkalmazni, mert minden egyes gazdaság speciális problémákkal kerül szembe, amihez adaptálni kéne az integrált növényvédelmi csomagot.

Az ökológiai gazdálkodás során alkalmazott védekezések az integrált védekezésknél szigorúbb szabályozást követnek. Az ökológiai gazdálkodás elvi alapja a természetes környezet megóvása, a biológiai sokféleség védelme és a gazdálkodás

fenntarthatósága. Az ökológiai szempontokon alapuló élelmiszer-előállító rendszer korlátozza vagy tiltja egyes növényvédőszer, műtrágyák, talajjavító szerek használatát, mint ahogy a mesterséges állatgyógyászati készítményeket és a hozamfokozókat is. Kizárólag csak az adott növénykultúrákhoz vagy adott állatfajok (-fajták) tenyésztéséhez engedélyezett módszereket és készítményeket lehet használni. A helyesen megválasztott agrotechnika mellett a kártevők és betegségek elleni védekezés csak természetes eredetű készítmények alkalmazásával vagy biológiai védekezéssel lehet. Az ökológiai gazdálkodás során előállított termékek megnevezésben az előtag lehet az „öko”, a „bio” és az „organik”. A fenntartható ökológiai gazdálkodás jellemzőit és elveit az Európai Unió 2018/848 számú rendelete (röviden: EU Öko rendelet) fogalmazza meg.

29.TA1 PESZTICIDEK ÚTJA A TÁPLÁLÉKHÁLÓZATBAN

A kártevők ellen nagyon hatékony klórozott szénhidrogének felhalmozódhatnak az élő szervezetekben. A vizsgálatok szerint káros hatásuk már a producenseknél is megfigyelhető, csökkentik a fotoszintetikus aktivitást és lassítják a növények növekedési ütemét (Sances és mtsai 1981). A táplálékláncon keresztül a felsőbb szintek felé haladva pedig egyre nőhet a toxikus anyagok koncentrációja.



29.TA1/1. ábra. A kaliforniai (USA) Clear-tó környékén élő árvaszúnyogok lárváinak pusztítására a DDT-nél kevésbé toxikus DDD-t szórtak a tó vizébe. Az alacsony koncentrációban (0,02 ppm) permetezett rovarölő szer nem tűnt veszélyesnek. Néhány év múlva azonban a tavon élő nyugati vöcsök (*Aechmophorus occidentalis*) tömegesen pusztultak el. A tavi tápláléklánc szereplőinek vizsgálata kimutatta, hogy a csúcsragadozók felé haladva egyre akkumulálódott a peszticid mennyisége [Flint és van den Bosch (1981) nyomán módosítva].

A csúcsragadozóknak keresztül a felsőbb szintek felé haladva pedig egyre nőhet a toxikus anyagok koncentrációja. A csúcsragadozóknak keresztül a felsőbb szintek felé haladva pedig egyre nőhet a toxikus anyagok koncentrációja. A csúcsragadozóknak keresztül a felsőbb szintek felé haladva pedig egyre nőhet a toxikus anyagok koncentrációja. A csúcsragadozóknak keresztül a felsőbb szintek felé haladva pedig egyre nőhet a toxikus anyagok koncentrációja.

Kalifornia egyik vizes területén óriási mennyiségben éltek a *Chaoborus astictopus* árvaszúnyogfaj egyedei. 1949-ben elhatározták, hogy az egyébként nem vérszívó, de tömegességük miatt az embereket zavaró szúnyogok egyedszámát DDD (a DDT-nél kevésbé

toxikus klórozott szénhidrogén) alkalmazásával visszaszorítják az elviselhetőség szintjére (Flint és van den Bosch 1981). A rovarölő szert 0,02 ppm mennyiségben szétpermetezték a vizes területen. Azonnali válaszként szinte az összes szúnyog eltűnt a területről, ám két év múlva újra, nagyobb számban jelentek meg. Egészen 1954-ig folyamatosan permetezték a szúnyogok ellen. Ekkor azonban a tavon élő nyugati vöcsök (*Aechmophorus occidentalis*) tömeges elhullását tapasztalták. A tetemek vizsgálatából kiderült, hogy 1600 ppm koncentrációban tartalmaznak DDD-t. A további analízisek a 29.TA1/1. ábrán látható felhalmozódási folyamatra derítettek fényt. A vöcsök fő táplálékát adó halfaj annyira fertőzött volt DDD-vel, hogy még több éven keresztül lehetetlenné tette a madarak megmaradását ebben a környezetben.



29/9. kép. *Chaoborus astictopus* (Chaoboridae) árvaszúnyog nősténye
© C Schwarz

29.TA2 A KÉMIAI VÉDEKEZÉS MELLÉKHATÁSAI

A kémiai védekezéssel kapcsolatban számos probléma is ismert. Kétségtelenül ez az egyik legnagyobb, a célpopuláción túlmutató széleskörű toxicitás, melynek áldozatul eshet az alkalmazás helyén élő szervezetek többsége. 1954-58 között, az USA Illinois államában a japán cserebogár (*Popillia japonica*) ellen igen nagy dózisban alkalmaztak dieldrint.



29/10. kép. Japán cserebogár (*Popillia japonica*, Scarabaeidae)
Fotó: Csóka György



29/11. kép. Vándorrígó
(*Turdus migratorius*, Turdidae)
© en:User:Mdf

A sikeres „rovarpusztítás” következménye az lett, hogy a szarvasmarha- és a juhállomány nagy része megfertőződött, a farmokon élő kutyák jelentős része, illetve a macskák 90%-a elpusztult, 12 emlősfaj és 19 madárfaj állománya számottevően megfogyatkozott. Az első két évben

alkalmazott kezelés után elhullott vadmadarak többsége vándorrígó (*Turdus migratorius*) és seregély (*Sturnus vulgaris*), keleti rétcsiröge (*Sturnella magna*), fácán (*Phasianus colchicus*), havasi fülespacsirta (*Eremophila alpestris*) és házi veréb (*Passer domesticus*) volt (Scott és mtsai 1959).



29/12. kép. Keleti rétcsiröge
(*Sturnella magna*, Icteridae)
© Francesco Veronesi

29.TA3 EGY FELEMÁS SIKERTÖRTÉNET

Az utóbbi másfél évtizedben egy idegenhonos katicafaj hihetetlen gyorsan és eredményesen terjedt el Magyarországon és Európa más területein. Az afidofágként (levéltetűfogyasztó) nyilvántartott, valójában sokféle rovarral táplálkozó, generalista (és gyakran kánibál) harlekinkatica (*Harmonia axyridis*) (9/16. kép) Kelet-Ázsiában őshonos. Észak-Amerikában a biológiai védekezés keretein belül már 1916-ban használták (Koch 2003). Bevetették őket a pekándiót (*Carya illinoensis*, Juglandaceae) károsító levéltetvek ellen, az almát és narancsot megtámadó tetvek pusztítására, valamint dohány-, gyapot- és kukoricaültetvények védelmében is. Sőt, fenyőfák károsítóinak gyérítésében is számíthattak az ázsiai katicafaj egyedeire. Európában, az üvegházi növénykultúrákban könnyen és gyorsan szaporodó, ezért gazdasági kártevőnek számító levéltetűfajok kordában tartását végeztették a harlekinkaticákkal. Minden esetben hatékony levéltetűpusztítónak bizonyult. Az általános gyakorlatnak megfelelően azonban ennél az idegenhonos fajnál is elérkezett az a pillanat, amikor egyedei váratlanul kiszabadultak a zárt tenyészetekből (1988 USA), és sikeresen szétterjedhettek Észak-Amerikában és később szinte egész Európában. Magyarországon Merkl Ottó muzeológus észlelte először a fajt 2008-ban (Merkl 2008).

A harlekinkatica sikere részben annak köszönhető, hogy a tetvek mellett sokféle más táplálékot is fogyaszt mind lárvakorban, mind imágóként. Amerikában előfordult, hogy az őshonos katicafajokat kiszorította, és a helyükbe lépett (Li és mtsai 2021). Hazánkban is egyértelműnek látszik, hogy az őshonos katicáink, főleg a lombozatban élő kétpettyes katica (*Adalia bipunctata*), valamint a tízpettyes katica (*A. decempunctata*) nehezen „bírják” a versenyt a harlekinkaticával. Őshonos fajaink fokozatosan visszaszorulhatnak, populációik zsugorodhatnak. A mérsékelt övi területeken, így nálunk is, a téli pihenőre vonuló

harlekinkatica egyedek, sokszor egész „csapatok”, megszállják a lakásokat és egyéb épületeket. Minden zugban, repedésben felfedezhetjük őket. „Sikeresek”, hiszen lakótársaink lettek.

29.TA4 A RAGADOZÓK KÖZVETETT HATÁSA: A „RETTEGŐ” KÁRTEVŐ KÁRTÉTELE KISEBB

A predációs kockázat rövid idejű hatása a potenciális zsákmányra klasszikus területe az etológiai és viselkedésközpontú kutatásoknak. Az optimális táplálékkeresési elméletek kidolgozása és tesztelése kapcsán már korán előtérbe került a predátorok keresést módosító hatása (MacArthur és Pianka 1966, Sih 1980). A konkrét mechanizmus ismerete nélkül ugyan, de egyre több vizsgálat mutatja ki, hogy a potenciális zsákmány „félelme” a ragadozóktól (félelem hatás, fear effect vagy a ragadozó indirekt hatása, non-consumptive effect of predator, NCE) hosszabb távon is jelentkezhet, jelentősen befolyásolva a zsákmány populációdinamikáját (Peers és mtsai 2018, Pessarrodona és mtsai 2019). A vizsgálatok szerint a ragadozástól való félelem a szaporodás és a túlélés befolyásolásával nemcsak populációs szintű válaszokat eredményezhet a zsákmánynál, hanem egyedi szinten is megnyilvánulhat a viselkedési repertoár és a fiziológiai folyamatok megváltozásával. Az NCE kvantifikálása természetes közösségekben igen nehéz feladat, ezért az adatok sporadikusak (Creel és mtsai 2005, 2007). Különösen nehéz a ragadozás direkt (a zsákmány elfogása és elfogyasztása, consumptive effect, CE) és indirekt hatásait szétválasztani. Buchanan és mtsai (2017) 62 tanulmányt feldolgozó metaanalízise szerint a predátorok indirekt (NCE) hatása a prédára legalább olyan erős lehet, mint a direkt (CE) hatás. Amennyiben a ragadozó és zsákmány között reciprok adaptációs folyamatokra utaló kapcsolatot találtak, akkor az NCE hatás is gyakrabban fordult elő. A metaanalízis szerint az indirekt hatás inkább a zsákmány viselkedésére irányul és kevésbé a fiziológiai jellemzőire. Buchananék legfontosabb megállapítása azonban az, hogy biztosabb következtetésekhez az eddigieknél jóval több vizsgálat szükséges.

A biológiai védekezés során gyakran használnak ragadozó fajokat a kártevők egyedszámának gyérítésére, ezért az NCE hatékonyságának vizsgálata itt is előtérbe került. A kísérletes megközelítéseknél általában nincs jelen a funkcionális predátor, csak a jelenlétét szimulálják (hangok, ürülék és/vagy vizelet illantanyagai, feromonok), közben a kártevő viselkedési, fiziológiai vagy rátermettség tulajdonságait kvantifikálják. Általában a predátor jelenlétében felvett adatok szolgálnak kontrollként.

Az 1877 óta Európában is jelen lévő invazív kártevő burgonyabogár (*Leptinotarsa decemlineata*) őshazájában (Észak-Amerika) is jelentős termésvesztéseket okozhat. Afitto és Thaler (2020) két éven keresztül vizsgálta, hogy



29/13. kép. Tüskés katonapoloska
(*Podisus maculiventris*, Pentatomidae)
© Robert Webster/xpda.com/

egyik gyakori ragadozójának, a tüskés katonapoloskának (*Podisus maculiventris*) aggregációs feromonja csökkenti-e a bogarak káros tevékenységét a burgonyanövényeken. A vizsgálat felemás sikerrel zárult. Az illatanyag kisebb lár-



29/14. kép. Csíkos gabonakabóca (*Psammotettix alienus*, Cicadellidae) kísérleti körülmények között
Fotó: Tholt Gergely

vadenzitást eredményezett, és a burgonyanövények károsodása 22%-kal csökkent, de csak az első évben. A második évben viszont nem volt különbség a kontroll és a feromonnal kezelt területek között. Hazai kutatók (Beleznai és mtsai 2015, 2017, Tholt és mtsai 2018) például a csíkos gabonakabócánál (*Psammotettix alienus*) és a foltos uborkabogárnál (*Diabrotica undecim-*

punctata) vizsgálták a pókpredátorok potenciális NCE hatásait.

Tholt és munkatársai (2018) egy négyszereplős (növény - patogén vírus - herbivor - predátor) rendszerben a sovány karolópók (*Tibellus oblongus*), mint generalista ragadozó jelenléte kimutathatóan megváltoztatta a gabonakabócák táplálkozási viselkedését. Ekkor a kabócák az asszimi-



29/15. kép. Foltos uborkabogár (*Diabrotica undecimpunctata*, Chrysomelidae)
© Christina Butler

látumot szállító floém szövetbe ritkábban szűrték be szűrő-szívó szájszervüket, és rövidebb ideig szívogattak (29.TA4/1. ábra). A visszafogottabb táplálkozás ennél a kabócafajnál azért is bír különös jelentőséggel, mert a táplálkozása során vektorszervezetként a nyálával a komoly károkat előidéző búzatörpülés vírust juttathatja a növényekbe. A ragadozási veszély fennállásakor a vírus növénybe jutásának kisebb az esélye.



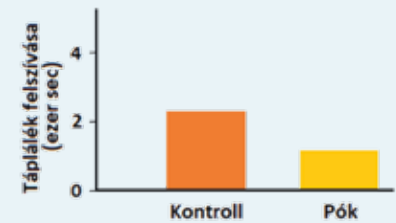
29/16. kép. Sovány karolópók (*Tibellus oblongus*, Philodromidae) kísérleti körülmények között
Fotó: Tholt Gergely

A fólitakarásos biotermesztésnél a tökpalánták (*Cucurbita pepo* és rokon fajai) közel 40°C-os környezetben fejlődhetnek, de a potenciális kártevőnek számító tökbogarak táplálkozását ez nem befolyásolja. Beleznai és mtsai (2017) szerint a pókok, mint potenciális tökbogár ragadozók, közvetlen ragadozásukkal, illetve NCE hatásokon keresztül mérsékelhetik a termésvesztést. Mezőkozmosz (III.TA5.4) kísérletekben két észak-amerikai pókfajt, a *Tigrosa belluo* farkaspókot és a *Pisaurina mira* csodáspókot használták.



29/17. kép. Csodáspók (*Pisaurina mira*, Pisauridae)
© S Gilliam

22°C-os, átlagosnak tekinthető hőmérsékleten egyik pókfajnak sem volt (CE vagy NCE) hatása a tökbogarakra. A fólia alatti magas hőmérsékleten (38°C), bár a tökbogarak is jóval aktívabbak voltak, de ha bármelyik pókfaj egyedei jelen voltak, akkor 50%-kal is csökkenhetett a bogarak kártétele. A kártételcsökkenés egyik kézenfekvő oka lehetett a pókok intenzívebb vadászata a magas hőmérsékleten. A farkaspókoknál valóban ki lehetett mutatni a gyakoribb táplálkozást, viszont a csodáspókoknál illet nem tapasztaltak. Amikor megakadályozták, hogy a pókok megöljék és megegyék a bogarakat (csáprágóikat összeragasztották), akkor is csökkent a bogarak kártétele. Biztosan állítható, hogy a közvetlen predációs hatás mellett jelentős lehetett (főleg a csodáspók esetében) a közvetett, NCE hatás a kártévő herbivor rovar termést károsító hatásának mérséklésében.



29.TA4/1. ábra. Az árpan táplálkozó csíkos gabonakabóca (*Psammotettix alienus*) táplálékfelvételének időtartama ragadozó (sovány karolópók, *Tibellus oblongus*) jelenlétében lecsökken, ezzel együtt csökken a gabonát károsító vírusok átvitelének a valószínűsége is [Tholt és mtsai (2018) nyomán módosítva].

29.TA5 A SZELÍDGESZTENYE VÉDELMEBEN

2009 őszén egy ürömi kertben Észak-Olaszországból származó szelídgesztenyefát ültettek. A fával együtt érkezett egy 3 mm-es hártvány szárnyú is, melynek eredeti hazája Kína. 80 évvel ezelőtt, minden bizonnyal emberi segédlettel (fertőzött oltógallyak) hagyta el őshazáját, és kezdett terjeszkedni a pici gubacsdarázs. Először Japánt hódította meg, majd Amerikát, mígnem 2002-ben belépett Európába, és megjelent az olaszországi szelídgesztenyésekben. A gesztenyerügyekbe petézve jelentős (50–70%) termésvesztést, esetenként pedig hajtás- és ágelhalásokat okoz. Japántól hazánkig számos védekezési módot kipróbáltak a szelídgesztenye-gubacsdarázzsal (*Dryocosmus kuriphilus*) szemben. A gubacsok által fertőzött részek eltávolítása és elégetése elég aprólékos, magasabb fákban pedig nehézkes munka, de hatásos lehet, viszont a kémiai védekezés csak ritkábban alkalmazható, mert a szelídgesztenyefák gyakran természetes környezetben találhatóak. A biológiai védekezés ígéretesebbnek tűnt. A gesztenyét károsító faj közeli rokonságban



29/18. kép. A szelídgesztenye gubacsdarázs (*Dryocosmus kuriphilus*, Cynipidae) által fertőzött gubacsok szelídgesztenyén
Fotó: Csóka György



29/19. kép. A szelídgesztenye gubacsdarázs fémfürkész parazitoidja, a Kínából betelepítette *Torymus sinensis* (balra a nőstény, jobbra a hím)
Fotó: Csóka György

áll a tölgygubacsdarázsakkal, melyeknek több száz, a fémfürkészdarázsokhoz tartozó parazitoidja ismert. Ezek közül több tucat őshonos faj ténylegesen tojást is rakhat a gesztenyegubacsban fejlődő lárvákra. Tapasztalatok szerint azonban csak a gazdapopuláció néhány százalékát képesek elpusztítani, valódi populációdinamikai hatásuk nincs. A kártételek enyhítésére külföldön már a 70-es években a szelídgesztenye-gubacsdarázsra

nézve specialista, Kínában őshonos *Torymus sinensis* fürkészdarázs parazitoidot vetették be. A klasszikus biológiai védekezéseket (az idegenhonos kártevő faj kontrollálására a kártevő őshazájából származó parazitoidot /ragadozót, parazitát/ a kártétel helyére betelepíteni) sokszor kíséri kudarc, illetve előre nem látható mellékhatásaik is lehetnek, ezért nehezen engedélyezik a hatóságok. A NÉBIH a külföldi tapasztalatok alapján 2014-ben engedélyezte a specialista fémfürkész parazitoid behozatalát, tenyésztését és a fertőzött területekre történő kiengedését. Az eddigi tapasztalatok biztatóak. A megtermékenyített fémfürkész nőstények kiengedését követő évben a gubacsok parazitáltsága 30-70% körül mozgott, a második évben már a 65-90%-ot is elérte. Sőt, a fémfürkészek emberi közreműködés nélküli terjeszkedését is megfigyelték. Kérdés persze, hogy a következő évtizedekben fennmarad-e a sikeres kontroll, és vajon a kínai fémfürkészfaj beilleszkedik-e a hazai (természetes és mesterséges) élőlényközösségekbe (Csóka és mtsai 2009, Kriston és mtsai 2014; Csóka és Melika 2016, Melika és mtsai 2016)?

Irodalomjegyzék

A hivatkozás utáni, zárójelben lévő szám(ok) azt a helyet jelölik, ahol a hivatkozás előfordul. Sorrendben a fejezet száma, alfejezet száma vagy TA, ami a Támogató Anyagot és annak számát jelzi. Az Á (ábra), K (kép) v. T (táblázat) jelzés csak akkor jelenik meg itt, ha az irodalmi adat a szövegben nem szerepel, azonban az ábra v. táblázat miatt hivatkozni kell rá.

Rövidítések: PNAS = Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA; Univ. = University; TREE = Trends in Ecology & Evolution. Az „a”, „b” stb. jelzéssel el nem látott, azonos név és évszám szerinti hivatkozásokat elkülöníti a hivatkozás helye (zárójeles szám).

- Abbott I. 1978. Factors determining number of land bird species on islands around Southwestern Australia. *Oecologia* 33, 221-233. (23.TA6)
- Abbott RJ. 1992. Plant invasions, interspecific hybridization and the evolution of new plant taxa. *Trends in Ecology & Evolution* 7, 401-405. (17.2.5)
- Abrahamczyk S & SS Renner. 2015. The temporal build-up of hummingbird/plant mutualisms in North America and temperate South America. *BMC Evolutionary Biology* 15, 104. (13.TA1, 13.TA16)
- Abrahamsen G és mtsai. 1977. Impacts of acid precipitation on coniferous forest ecosystems. *Water, Air, and Soil Pollution* 8, 57-73. (25.4.3)
- Abrams PA. 2011. Simple life-history omnivory: Responses to enrichment and harvesting in systems with intraguild predation. *The American Naturalist* 178, 305-319. (21.TA9)
- Ackerman JD. 1983. Specificity and mutual dependency of the orchid-euglossine bee interaction. *Biological Journal of the Linnean Society* 20, 301-314. (13.TA6)
- Aczél J & Z Daróczy. 1975. On Measures of Information and Their Characterizations. *Mathematics in Science and Engineering*, vol. 115. Academic Press, New York. (18.TA1)
- Adams JM & Y Zhang. 2009. Is there more insect folivory in warmer temperate climates? A latitudinal comparison of insect folivory in Eastern North America. *Journal of Ecology* 97, 933-940. (10.TA6)
- Addicott JF. 1978. Competition for mutualists: aphids and ants. *Canadian Journal of Zoology* 56, 2093-2096. (13.1, 13.TA4)
- Addicott JF. 1979. Multispecies aphid ant association: density dependence and species-specific effects. *Canadian Journal of Zoology* 57, 558-569. (13.TA4)
- Addicott JF. 1986a. On the population consequences of mutualism. In: Diamond J & TJ Case (eds). *Community Ecology*. Harper & Row, Publishers, New York, 425-436. (13.2, 13.TA17)
- Addicott JF. 1986b. Variation in the costs and benefits of mutualism: the interaction between yuccas and yucca moths. *Oecologia* 70, 486-494. (13.TA11)
- Adler LS. 2000. The ecological significance of toxic nectar. *Oikos* 91, 409-420. (13.1.4)
- Adler PB és mtsai. 2011. Productivity is a poor predictor of plant species richness. *Science* 333, 1750-1753. (20.TA4)
- Aerts R. 1997. Climate, leaf litter chemistry and leaf litter decomposition in terrestrial ecosystems: a triangular relationship. *Oikos* 79, 439-449. (14.TA6)
- Aerts R és mtsai. 2003. Plant community mediated vs. nutritional controls on litter decomposition rates in grasslands. *Ecology* 84, 3198-3208. (14.TA7)
- AAffitto NC & JS Thaler. 2020. Predator pheromone elicits a temporally dependent non-consumptive effect in prey. *Ecological Entomology* 45, 1190-1199. (29.TA4)
- Agosta SJ. 2006. On ecological fitting, plant-insect associations, herbivore host shifts, and host plant selection. *Oikos* 114, 556-565. (17.1)
- Agrawal AA. 1999. Induced plant defense: evolution of induction and adaptive phenotypic plasticity. In: Agrawal AA és mtsai (eds). *Induced Plant Defenses Against Pathogens and Herbivores*. Biochemistry, Ecology and Agriculture. American Phytopathological Society, St.Paul. 251-268. (15. TA12)
- Agrawal AA. 2011. Current trends in the evolutionary ecology of plant defence. *Functional Ecology* 25, 420-432. (15.TA12)
- Agrawal AA & CN Klein. 2000. What omnivores eat: direct effects of induced plant resistance on herbivores and indirect consequences for diet selection by omnivores. *Journal of Animal Ecology* 69, 525-535. (15.TA1)
- Agrawal AA & M Fishbein. 2006. Plant defense syndromes. *Ecology* 87, S132-S149. (15.TA12)
- Agrawal AA & M Fishbein. 2008. Phylogenetic escalation and decline of plant defense strategies. *PNAS* 105, 10057-10060. (15.TA12, 17.1.1)
- Agrawal AA és mtsai. 1999. Transgenerational induction of defences in animals and plants. *Nature* 401, 60-63. (15.4)
- Agrawal AA és mtsai. 2002. Ecological genetics of an induced plant defense against herbivores: additive genetic variance and costs of phenotypic plasticity. *Evolution* 56, 2206-2213. (15.TA12)
- Agrawal AA és mtsai. 2012. Toxic cardenolides: chemical ecology and coevolution of specialized plant-herbivore interactions. *New Phytologist* 194, 28-45. (15.A)
- Aguilar R & M Wink. 2005. How do slugs cope with toxic alkaloids? *Chemoecology* 15, 167-177. (10.TA6)
- Ahn YY és mtsai. 2010. Link communities reveal multiscale complexity in networks. *Nature* 466, 761-765. (19.1)
- Akçakaya HR. 1992. Population cycles of mammals: evidence for a ratio-dependent predation hypothesis. *Ecological Monographs* 62, 119-142. (9.TA1)
- Akçakaya RH és mtsai. 1995. Ratio-dependent predation: an abstraction that works. *Ecology* 76, 995-1004. (9.TA2)
- Alatalo RV & J Mappes. 1996. Tracking the evolution of warning signals. *Nature* 382, 708-710. (15.TA12)
- Albanesi S és mtsai. 2014. Effects of fire disturbance on bird communities and species of mountain Serrano forest in central Argentina. *Journal of Forest Research* 19, 105-114. (22.TA8)
- Albert A és mtsai. 2015. Seed dispersal by ungulates as an ecological filter: a trait-based meta-analysis. *Oikos* 124, 1109-1120. (21.TA1)
- Albert R & AL Barabási. 2002. Statistical mechanics of complex networks. *Reviews of Modern Physics* 74, 47-97. (19.TA1)
- Alberti J és mtsai. 2008. Crab herbivory regulates plant facilitative and competitive processes in Argentinean marshes. *Ecology* 89, 155-164. (10.5.1)
- Alberts SC és mtsai. 2013. Reproductive aging patterns in primates reveal that humans are distinct. *PNAS* 110, 13440-13445. (5.2.6)
- Alcolombri U és mtsai. 2015. Identification of the algal dimethyl sulfide-releasing enzyme: A missing link in the marine sulfur cycle. *Science* 348, 1466-1469. (25.4.3)

- Alerstam T. 2006. Conflicting evidence about long-distance animal navigation. *Science* 313, 791-794. (6.1.2)
- Alexander H és mtsai. 2015. Functional group-specific traits drive phytoplankton dynamics in the oligotrophic ocean. *PNAS* 112, E5972-E5979. (24.2)
- Alizon S & M van Baalen. 2008. Multiple infections, immune dynamics, and the evolution of virulence. *The American Naturalist* 172, E150-E168. (11.TA1, 11.TA5)
- Alizon S & C Magnus. 2012. Modelling the course of an HIV infection: insights from ecology and evolution. *Viruses-Basel* 4, 1984-2013. (11.TA3)
- Alizon S és mtsai. 2014. Quantifying the epidemic spread of Ebola virus (EBOV) in Sierra Leone using phylodynamics. *Virulence* 5, 825-827. (11.2.2)
- Allan E és mtsai. 2010. Foliar fungal pathogens and grassland biodiversity. *Ecology* 91, 2572-2582. (22.3.6)
- Allan JD. 1995. *Stream Ecology. Structure and Function of Running Waters*. London, Chapman & Hall. (14.5, 14.TA1, 23.4.2)
- Allee WC és mtsai. 1949. *Principles of Animal Ecology*. Saunders, Philadelphia. (7.TA5)
- Alleman és mtsai. 2021. Metabolic model of the nitrogen-fixing obligate aerobic *Azotobacter vinelandii* predicts its adaptation to oxygen concentration and metal availability. *mBio* 12, e02593-21. (25.6)
- Allen AC és mtsai. 2018. Diet of the Antillean manatee (*Trichechus manatus manatus*) in Belize, Central America. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 98, 1831-1840. (10.4.2)
- Allesina S. 2012. The more the merrier. *Nature* 487, 175-176. (13.A)
- Allesina S & S Tang. 2012. Stability criteria for complex ecosystems. *Nature* 483, 205-208. (20.2.3)
- Allesina S és mtsai. 2008. A general model for food web structure. *Science* 320, 658-661. (19.TA1, 19.TA4)
- Alley TR. 1982. Competition theory, evolution, and the concept of an ecological niche. *Acta Biotheoretica* 31, 165-179. (7.3.2)
- Allgeier JE és mtsai. 2013. Consumers regulate nutrient limitation regimes and primary production in seagrass ecosystems. *Ecology* 94, 521-529. (24.TA8)
- Allison G. 2004. The influence of species diversity and stress intensity on community resistance and resilience. *Ecological Monographs* 74, 117-134. (20.TA3)
- Almaraz P & D Oro. 2011. Size-mediated non-trophic interactions and stochastic predation drive assembly and dynamics in a seabird community. *Ecology* 92, 1948-1958. (21.3.1)
- Alstad D. 1998. Population structure and the conundrum of local adaptation. In: Mopper S & SY Strauss (eds). *Genetic Structure and Local Adaptation in Natural Insect Populations. Effects of Ecology, Life History, and Behavior*. Springer-Science+Business Media, b.v., Dordrecht, 3-21. (10.TA5)
- Altbäcker V és mtsai. 1995. Rabbit-mothers' diet influences pups' later food choice. *Ethology* 99, 107-116. (10.TA6)
- Altermatt F. 2013. Diversity in riverine metacommunities: a network perspective. *Aquatic Ecology* 47, 365-377. (6.2)
- Aly S és mtsai. 2011. Turing instability for a ratio-dependent predator-prey model with diffusion. *Applied Mathematics and Computation* 217, 7265-7281. (9.TA1)
- Ameye M és mtsai. 2018. Green leaf volatile production by plants: a meta-analysis. *New Phytologist* 220, 666-683. (15.TA1)
- Anderson B & JJ Midgley. 2002. It takes two to tango but three is a tangle: mutualists and cheaters on the carnivorous plant *Roridula*. *Oecologia* 132, 369-373. (13.TA4)
- Anderson B & SD Johnson. 2007. The geographical mosaic of coevolution in a plant-pollinator mutualism. *Evolution* 62, 220-225. (13.TA16)
- Anderson B és mtsai. 2010. Predictable patterns of trait mismatches between interacting plants and insects. *BMC Evolutionary Biology* 10, 204. (17.TA1)
- Anderson JM. 1973. The breakdown and decomposition of sweet chestnut (*Castanea sativa* Mill.) and beech (*Fagus sylvatica* L.) leaf litter in two deciduous woodland soils. I. Breakdown, leaching and decomposition. *Oecologia* 12, 251-274. (14.TA1)
- Anderson MJ és mtsai. 2011. Navigating the multiple meanings of beta diversity: a roadmap for the practicing ecologist. *Ecology Letters* 14, 19-28. (18.TA4)
- Anderson RC. 2006. Evolution and origin of the Central Grassland of North America: climate, fire, and mammalian grazers. *Journal of the Torrey Botanical Society* 133, 626-647. (22.TA2)
- Anderson RM & RM May. 1986. The invasion, persistence and spread of infectious diseases within animal and plant communities. *Philosophical Transactions of the Royal Society London B* 314, 533-570. (22.7.1)
- Anderson RM & RM May. 1991. *Infectious Diseases of Humans: Dynamics and Control*. Oxford Univ. Press, Oxford. (11.TA1)
- Andersson M. 1981. Central place foraging in the whinchat *Saxicola rubetra*. *Ecology* 62, 538-545. (16.TA11)
- Andersson M. 2015. Aposematism and crypsis in a rodent: antipredator defence of the Norwegian lemming. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 69, 571-581. (15.3.3)
- Andreazzi CS mtsai. 2017. Network structure and selection asymmetry drive coevolution in species-rich antagonistic interactions. *American Naturalist* 190, 99-115. (17.TA3)
- Andrew NR & L Hughes. 2005. Herbivore damage along a latitudinal gradient: relative impacts of different feeding guilds. *Oikos* 108, 176-182. (10.TA6)
- Andrewartha HG & LC Birch. 1954. *The Distribution and Abundance of Animals*. Univ. of Chicago Press, Chicago. (4.2.1, 7.TA2)
- Angel MV. 1993. Biodiversity of the pelagic ocean. *Conservation Biology* 7, 760-772. (26.2.1)
- Angel MV. 1994. Spatial distribution of marine organisms: patterns and processes. In: Edwards PJ és mtsai (eds). *Large-scale Ecology and Conservation Biology*. Blackwell Science, Oxford. 59-109. (26.2.1)

- Angly FEF és mtsai. 2006. The marine viromes of four oceanic regions. *PLoS Biology* 4, 2121-2131. (24.TA11)
- Anstett MC és mtsai. 1997. Figs and fig pollinators: evolutionary conflicts in a coevolved mutualism. *TREE* 12, 94-99. (13.TA10)
- Antwi JB és mtsai. 2015. Host-associated differentiation in a highly polyphagous, sexually reproducing insect herbivore. *Ecology and Evolution* 5, 2533-2543. (10.3.4)
- Arany AM és mtsai. 2005. Herbivory and abiotic factors affect population dynamics of *Arabidopsis thaliana* in a sand dune area. *Plant Biology* 7, 549-555. (10.TA10)
- Arbuckle K & MP Speed. 2015. Antipredator defenses predict diversification rates. *PNAS* 112, 13597-13602. (15.TA12)
- Archetti M és mtsai. 2011. Economic game theory for mutualism and cooperation. *Ecology Letters* 14, 1300-1312. (13.TA1, 13.TA12, 13.TA13)
- Archibald EEA. 1949. The specific character of plant communities: II. A quantitative approach. *Journal of Ecology* 37, 274-288. (23.TA4)
- Arditi R & LR Ginzburg. 1989. Coupling in predator-prey dynamics: ratio-dependence. *Journal of Theoretical Biology* 139, 311-326. (9.TA1, 9.TA6)
- Arditi R & AA Berryman. 1991. The biological control paradox. *TREE* 6, 32. (9.TA1)
- Arditi R & LR Ginzburg. 2012. How Species Interact. Altering the Standard View on Trophic Ecology. Oxford Univ. Press, Inc., Oxford & New York. (9.TA1)
- Arias A és H Paxton. 2022. Life history and reproductive traits of the East Atlantic deep-sea quill worm *Hyalinoecia robusta* Southward, 1977 (Annelida: Onuphidae). *Estuarine Coastal and Shelf Science* 270, 107850. (3.4.4)
- Arim M és mtsai. 2010. Food web structure and body size: trophic position and resource acquisition. *Oikos* 119, 147-153. (19.TA14)
- Arimura G és mtsai. 2000. Herbivory-induced volatiles elicit defence genes in lima beans leaves. *Nature* 406, 512-515. (15.TA1)
- Árnason E és mtsai. 2009. Intense habitat-specific fisheries-induced selection at the molecular *Pan I* locus predicts imminent collapse of a major cod fishery. *PLoS ONE* 4, e5529. (28.TA2)
- Arnqvist G & L Rowe. 2002. Antagonistic coevolution between the sexes in a group of insects. *Nature* 415, 787-789. (17.1.1)
- Aronson RB & TJ Givnish. 1983. Optimal central place foragers: a comparison with null hypotheses. *Ecology* 64, 395-399. (16.TA11)
- Arrhenius O. 1921. Species and area. *Journal of Ecology* 9, 95-99. (23.2.3, 23.TA4)
- Arthur W. 1987. *The Niche in Competition and Evolution*. John Wiley & Sons, Chichester. (2.2, 2.3)
- Asner GP és mtsai. 2014. Amazonian functional diversity from forest canopy chemical assembly. *PNAS* 111, 5604-5609. (18.TA1)
- Auguères A-S & M Loreau. 2015. Can organisms regulate global biogeochemical cycles? *Ecosystems* 18, 813-825. (25.6)
- Auld JR & RA Relyea. 2011. Adaptive plasticity in predator-induced defenses in a common freshwater snail: altered selection and mode of predation due to prey phenotype. *Evolutionary Ecology* 25, 189-202. (15.TA12)
- Aunapu M és mtsai. 2008. Spatial patterns and dynamic responses of arctic food webs corroborate the exploitative ecosystems hypothesis (EEH). *American Naturalist* 171, 249-262. (19.3.3)
- Austin MP. 1999. A silent clash of paradigms: some inconsistencies in community ecology. *Oikos* 86, 170-178. (18.TA3)
- Averill C & B Waring. 2018. Nitrogen limitation of decomposition and decay: How can it occur? *Global Change Biology* 24, 1417-1427. (25.5)
- Averill C és mtsai. 2014. Mycorrhiza-mediated competition between plants and decomposers drives soil carbon storage. *Nature* 505, 543-545. (14.TA4)
- Avilés JM & AP Møller. 2004. How is host egg mimicry maintained in the cuckoo (*Cuculus canorus*)? *Biological Journal of the Linnean Society* 82, 57-68. (11.TA2)
- Axelrod R & WD Hamilton. 1981. The evolution of cooperation. *Science* 211, 1390-1396. (13.1)
- Ayala FJ és mtsai (eds). 2000. *Variation and Evolution in Plants and Microorganisms. Toward a New Synthesis 50 Years After Stebbins*. National Academy of Sciences, Washington, D. C. (17.2.5)
- Åkesson A és mtsai. 2021. The importance of species interactions in eco-evolutionary community dynamics under climate change. *Nature Communications* 12, 4759. (12.8)
- Babbin AR és mtsai. 2015. Rapid nitrous oxide cycling in the suboxic ocean. *Science* 348, 1127-1129. (25.TA3)
- Bach CE. 1980. Effects of plant diversity and time of colonization on an herbivore-plant interaction. *Oecologia* 44, 319-326. (10.5.2)
- Bagchi R és mtsai. 2010. Testing the Janzen-Connell mechanism: pathogens cause overcompensating density dependence in a tropical tree. *Ecology Letters* 13, 1262-1269. (22.TA7)
- Bagchi R és mtsai. 2014. Pathogens and insect herbivores drive rainforest plant diversity and composition. *Nature* 506, 85-88. (22.TA7)
- Baguette M. 2004. The classical metapopulation theory and the real, natural world: a critical appraisal. *Basic and Applied Ecology* 5, 213-224. (23.3.1)
- Baguette M és mtsai. 2012. Evolutionary ecology of dispersal in fragmented landscape. In: Clobert J és mtsai (eds). *Dispersal Ecology and Evolution*. Oxford Univ. Press, Oxford, 381-391. (22.TA4)
- Bais HP és mtsai. 2003. Allelopathy and exotic plant invasion: From molecules and genes to species interactions. *Science* 301, 1377-1380. (15.TA6)
- Bakker C és mtsai. 2003. Does resource availability, resource heterogeneity or species turnover mediate changes in plant species richness in grazed grasslands? *Oecologia* 137, 385-391. (10.6.1)

- Bakker ES & H Olf. 2003. Impact of different-sized herbivores on recruitment opportunities for subordinate herbs in grasslands. *Journal of Vegetation Science* 14, 465-474. (10.6.1, 22.TA7)
- Balda RP & AC Kamil. 1992. Long-term spatial memory in Clark's Nutcracker *Nucifraga columbiana*. *Animal Behaviour* 44, 761-769. (16.TA9)
- Balda RP & AC Kamil. 2006. Linking life zones, life history traits, ecology, and spatial cognition in four allopatric southwestern seed caching corvids. In: Brown MF & RG Cook. (eds). *Animal Spatial Cognition: Comparative Neural and Computational Approaches*, 1-32. Comparative Cognition Society (elérhető online). (16.TA9)
- Baldrige E és mtsai. 2016. An extensive comparison of species-abundance distribution models. *PeerJ* 4, e2823. (18.TA2)
- Balmford A & A Long. 1995. Across-country analyses of biodiversity congruence and current conservation effort in the tropics. *Conservation Biology* 9, 1539-1547. (26.2.1)
- Balogh J. 1953. *A zoocönológia alapjai*. Akadémiai Kiadó, Budapest. (14.1, 24.1)
- Banašek-Richter C és mtsai. 2005. Food web structure: from scale invariance to scale dependence, and back again? In: de Ruiter PC és mtsai (eds). *Dynamic Food Webs. Multispecies Assemblages, Ecosystem Development and Environmental Change*. Academic Press-Elsevier, Amsterdam etc., 48-55. (19.Á)
- Banerjee M & S Petrovskii. 2011. Self-organised spatial patterns and chaos in a ratio-dependent predator-prey system. *Theoretical Ecology* 4, 37-53. (9.TA1)
- Bán M és mtsai. 2013. Simultaneous viewing of own and parasitic eggs is not required for egg rejection by a cuckoo host. *Behavioral Ecology* 24, 1014-1021. (11.TA2)
- Barabási A-L & R Albert. 1999. Emergence of scaling in random networks. *Science* 286, 509-512. (8.TA4, 19.4, 19.TA1)
- Barbehenn RV. 2001. Roles of peritrophic membranes in protecting herbivorous insects from ingested plant allelochemicals. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology* 47, 86-99. (10.5.2)
- Barbehenn RV. 2005. Grasshoppers efficiently process C-4 grass leaf tissues: implications for patterns of host-plant utilization. *Entomologia experimentalis et applicata* 116, 209-217. (10.2.2)
- Barber JR és mtsai. 2015. Moth tails divert bat attack: Evolution of acoustic deflection. *PNAS* 112, 2812-2816. (15.3.3)
- Barber NA és mtsai. 2012. Herbivory reduces plant interactions with above- and belowground antagonists and mutualists. *Ecology* 93, 1560-1570. (10.Á)
- Barberán A és mtsai. 2014. Why are some microbes more ubiquitous than others? Predicting the habitat breadth of soil bacteria. *Ecology Letters* 17, 794-802. (14.3.1)
- Barbour CD & JH Brown. 1974. Fish species diversity in lakes. *The American Naturalist* 108, 473-489. (23.TA4)
- Barboza PS. 1995. Digesta passage and functional-anatomy of the digestive-tract in the desert tortoise (*Xerobates agassizii*). *Journal of Comparative Physiology B* 165, 193-202. (10.TA6)
- Baczkowski AJ és mtsai. 2001. Effect of pooling species on Good's generalized diversity index. Internal Report STAT 01/01. (18.3.2)
- Bardgett RD & DA Wardle. 2003. Herbivore-mediated linkages between aboveground and belowground communities. *Ecology* 84, 2258-2268. (14.7.2, 14.TA8, 22.TA7)
- Bardgett RD és mtsai. 1998. Linking above-ground and below-ground interactions: How plant responses to foliar herbivory influence soil organisms. *Soil Biology and Biochemistry* 30, 1867-1878. (14.TA8)
- Bardgett RD és mtsai. 1999. Below-ground herbivory promotes soil nutrient transfer and root growth in grassland. *Ecology Letters* 2, 357-360. (14.TA8)
- Barnard CJ & RM Sibly. 1981. Producers and scroungers: a general model and its application to captive flocks of house sparrows. *Animal Behaviour* 29, 543-550. (16.TA13)
- Barnes RSK. 1991. Reproduction, life histories and dispersal. In: Barnes RSK & KH Mann (eds). *Fundamentals in Aquatic Ecology*. Blackwell Science, Oxford, 145-171. (6.2.1)
- Barnett JB és mtsai. 2018. Distance-dependent defensive coloration in the poison frog *Dendrobates tinctorius*, Dendrobatidae. *PNAS* 115, 6416-6421. (15.3.3)
- Bar-On YM és mtsai. 2018. The biomass distribution on Earth. *PNAS* 115, 6506-6511. (1.4.1)
- Barracough TG & S Nee. 2001. Phylogenetics and speciation. *TREE* 16, 391-399. (17.2.1)
- Barrett PM. 2000. Prosauropod dinosaurs and iguanas: speculations on the diets of extinct reptiles. In: Sues H-D (ed). *Evolution of Herbivory in Terrestrial Vertebrates. Perspectives from the Fossil Record*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, 42-78. (10.TA2)
- Barrios-Garcia MN és mtsai. 2015. Biogeographical variation in arthropod communities on coyote bush, *Baccharis pilularis*. *Insect Conservation and Diversity* 8, 81-91. (18.Á)
- Barros AD és mtsai. 2016. The frog *Lithodytes lineatus* (Anura: Leptodactylidae) uses chemical recognition to live in colonies of leaf-cutting ants of the genus *Atta* (Hymenoptera: Formicidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 70, 2195-2201. (15.3.2)
- Barta Z & L-A Giraldeau. 2000. Daily patterns of optimal producer and scrounger use under predation hazard: a state-dependent dynamic game analysis. *The American Naturalist* 155, 570-584. (16.TA13)
- Barta Z és mtsai. 2004. The effects of predation risk on the use of social foraging tactics. *Animal Behaviour* 67, 301-308. (16.TA13)
- Bartha S. 2000. In vivo társuláselemzés. In: Virágh K & Á Kún. (szerk) *Vegetáció és dinamizmus. A 70 éves Fekete Gábort köszöntik tanítványai, barátai és munkatársai*. MTA Ökológiai és Botanikai Kutatóintézete, Vácrátót, 101-141. (7.3.2, 7.TA1)
- Bartha S & P Ittész. 2001. Local richness-species pool ratio: a consequence of the species-area relationship. *Folia Geobotanica* 36, 9-23. (Bevezetés III.TA3, 23.TA14)

- Bartha S és mtsai. 2000. Limitations to species coexistence in secondary succession. Proceedings of IAVS Symposium, Uppsala, 55-58. (21.3.1)
- Barthelemy H és mtsai. 2018. Urine is an important nitrogen source for plants irrespective of vegetation composition in an Arctic tundra: Insights from a ¹⁵N-enriched urea tracer experiment. Journal of Ecology 106, 367-378. (10.TA7, 25.6)
- Bartlett MS. 1957. Measles periodicity and community size. Journal of the Royal Statistical Society A 120, 48-70. (11. TA13)
- Barwell LJ és mtsai. 2015. Measuring β -diversity with species abundance data. Journal of Animal Ecology 84, 1112-1122. (18.TA4)
- Bascompte J & P Jordano. 2007. Plant-animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity. Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics 38, 567-593. (19Á)
- Bascompte J és mtsai. 2003. The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. PNAS 100, 9383-9387. (19Á)
- Baselga A. 2010. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. Global Ecology and Biogeography 19, 134-143. (18.TA4)
- Baselga A. 2012. The relationship between species replacement, dissimilarity derived from nestedness, and nestedness. Global Ecology and Biogeography 21, 1223-1232. (18.TA4)
- Baskin Y. 1994. Ecologists dare to ask: how much does diversity matter? Science 264, 202-203. (20.TA4)
- Basset Y. 1992. Host specificity of arboreal and free-living insect herbivores in rain forests. Biological Journal of the Linnean Society 47, 115-134. (10.TA5)
- Bastolla U és mtsai. 2009. The architecture of mutualistic networks minimizes competition and increases biodiversity. Nature 458, 1018-1020. (18.6.2)
- Bay S és mtsai. 2018. Life without water: how do bacteria generate biomass in desert ecosystems? Microbiology Australia 39, 28-32. (24.4.1)
- Beasley JC és mtsai. 2012. Carrion cycling in food webs: comparisons among terrestrial and marine ecosystems. Oikos 121, 1021-1026. (14.TA11)
- Beaudrot L és mtsai. 2013. Dispersal modes affect tropical forest assembly across trophic levels. Ecography 36, 984-993. (21.TA4)
- Beaver RA. 1985. Geographical variation in food web structure in *Nepenthes* pitcher plants. Ecological Entomology 10, 241-248. (19Á)
- Beccaloni GW. 1997. Ecology, natural history and behaviour of ithomiine butterflies and their mimics in Ecuador (Lepidoptera: Nymphalidae: Ithomiinae). Tropical Lepidoptera 8, 103-124. (17Á)
- Becerra JX. 2003. Synchronous coadaptation in an ancient case of herbivory. PNAS 100, 12804-12807. (17.TA2)
- Becerra JX. 2015a. On the factors that promote the diversity of herbivorous insects and plants in tropical forests. PNAS 112, 6098-6103. (18.6.2)
- Becerra JX. 2015b. Macroevolutionary and geographical intensification of chemical defense in plants driven by insect herbivore selection pressure. Current Opinion in Insect Science 8: 15-21. (15.TA4, 15.TA12)
- Becerra JX & DL Venable. 1991. The role of ant-Homoptera mutualisms in the evolution of extrafloral nectaries. Oikos 60, 105-106. (13.1.1)
- Beck AL & CC Labandeira. 1998. Early Permian insect folivory on a gigantopterid-dominated riparian flora from north-central Texas. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 142, 139-173. (10.TA2)
- Beck J és mtsai. 2012. Diversity partitioning confirms the importance of beta components in tropical rainforest Lepidoptera. The American Naturalist 180, E64-E74. (18.TA4)
- Beer C és mtsai. 2010. Terrestrial gross carbon dioxide uptake: Global distribution and covariation with climate. Science 329, 834-838. (24.4.1)
- Beerling DJ & CP Osborne. 2006. The origin of the savanna biome. Global Change Biology 12, 2023-2031. (10.TA6, 22Á)
- Begon M. 1985. A general theory of life-history variation. In: Sibly RM & RH Smith. (eds). Behavioural Ecology. Blackwell Sci. Publ., Oxford, 91-97. (5.2.2, 5.5.1)
- Begon M. 2009. Ecological epidemiology. In: Levin SA. (ed.) The Princeton Guide to Ecology. Princeton Univ. Press, Princeton & Oxford, 220-226. (11.1)
- Begon M & M Mortimer. 1981. Population ecology. A unified study of animals and plants. Blackwell Sci. Publ., Oxford, etc. (3Á, 3T, 4Á)
- Begon M és mtsai. 1990-2006. Ecology. Individuals, Populations and Communities. 2nd-4th eds., Blackwell Sci. Publ., Boston etc. (1Á, 2Á, 3Á, 3T, 4Á, 5Á, 5T, 5.TA10, 5.TA19, 9Á, Bev2T, 11Á, 18.2, 18Á, 20Á, 21Á, 22Á, 24.4, 24Á, 25Á, 25.TA2, 28Á)
- Begon M és mtsai. 1996. Predator-prey cycles with period shifts between two- and three-species systems. Nature 381, 311-315. (9.TA14)
- Behie SW és mtsai. 2012. Endophytic insect-parasitic fungi translocate nitrogen directly from insects to plants. Science 336, 1576-1577. (11.TA3)
- Beleznai O és mtsai. 2015. Cool headed individuals are better survivors: Non-consumptive and consumptive effects of a generalist predator on a sap feeding insect. PLoS ONE 10, e0135954. (29.TA4)
- Beleznai O és mtsai 2017. Natural enemies partially compensate for warming induced excess herbivory in an organic growth system. Scientific Reports 7, 7266. (29.TA4)
- Bell G. 2001. Neutral macroecology. Science 293, 2413-2418. (8.1.3, 20.3.2, 23.TA2)
- Bell TM & EE Sotka. 2012. Local adaptation in adult feeding preference and juvenile performance in the generalist herbivore *Idotea balthica*. Oecologia 170, 383-393. 10.4.1)
- Bellard C. és mtsai (2014). Biodiversity hotspots and global change. Global Ecology and Biogeography 23, 1376-1386. (27.TA9)
- Bellows TS. 1981. The descriptive properties of some models for density dependence. Journal of Animal Ecology 50, 139-156. (4.2.2)

- Belovsky GE. 1978. Diet optimization in a generalist herbivore: the moose. *Theoretical Population Biology* 14, 105-134. (10.TA6, 16.4.1, 16.TA7)
- Belovsky GE & OJ Schmitz. 1994. Plant defenses and optimal foraging by mammalian herbivores. *Journal of Mammalogy* 75, 816-832. (15.TA7, 16.4.1, 16.TA8)
- Belovsky GE & JB Slade. 2000. Insect herbivory accelerates nutrient cycling and increases plant production. *PNAS* 97, 14412-14417. (10.5.1)
- Belshe EF mtsai. 2013. Tundra ecosystems observed to be CO₂ sources due to differential amplification of the carbon cycle. *Ecology Letters* 16, 1307-1315. (25.TA7)
- Belsky AJ. 1995. Spatial and temporal landscape patterns in arid and semi-arid African savannas. In: Hansson L és mtsai (eds). *Mosaic Landscapes and Ecological Processes*. Springer Science+Business Media, Dordrecht, 31-56. (22.TA2)
- Benadi G és mtsai. 2012. Population dynamics of plant and pollinator communities: stability reconsidered. *The American Naturalist* 179, 157-168. (13.TA7)
- Benadi G és mtsai. 2013. When can plant-pollinator interactions promote plant diversity? *The American Naturalist* 182, 131-146. (18.6.2)
- Benincá E és mtsai. 2008. Chaos in a long-term experiment with a plankton community. *Nature* 451, 822-826. (20.2.1, 20.TA3)
- Benítez-López A és mtsai. 2010. The impacts of roads and other infrastructure on mammal and bird populations: a meta-analysis. *Biological Conservation* 143, 1307-1316. (27.TA3)
- Benítez-Malvido J & W Dáttilo. 2015. Interaction intimacy of pathogens and herbivores with their host plants influences the topological structure of ecological networks in different ways. *American Journal of Botany* 102, 512-519. (19.3.4)
- Benitez-Nelson C. 2015. The missing link in oceanic phosphorus cycling? *Science* 348, 759-760. (25.TA4)
- Benkman CW. 2003. Divergent selection drives the adaptive radiation of crossbills. *Evolution* 57, 1176-1181. (2.5)
- Benkman CW és mtsai. 2003. Reciprocal selection causes a coevolutionary arms race between crossbills and lodgepole pine. *The American Naturalist* 162, 182-194. (17.1.2)
- Bennett AE és mtsai. 2006. Three-way interactions among mutualistic mycorrhizal fungi, plants, and plant enemies: hypotheses and synthesis. *The American Naturalist* 167, 141-152. (13.TA3)
- Benson WW. 1971. Evidence for the evolution of unpalatability through kin selection in the Heliconinae (Lepidoptera). *The American Naturalist* 105, 213-226. (15.TA12)
- Benton TG & A Grant. 1999. Elasticity analysis as an important tool in evolutionary and population ecology. *TREE* 14, 467-471. (3.TA6)
- Benz G. 1974. Negative Rückkoppelung durch Raum- und Nahrungskonkurrenz sowie zyklische Veränderung der Nahrungsgrundlage als Regelprinzip in der Populationsdynamik des Grauen Lärchenwicklers, *Zeiraphera diniana* (Guenée) (Lep., Tortricidae). *Zeitschrift für Angewandte Entomologie* 76, 196-228. (10.2.2)
- Berenbaum MR. 1990. Evolution of specialization in insect-Umbellifer associations. *Annual Review of Entomology* 35, 319-343. (10.TA3)
- Berenbaum M & P Feeny. 1981. Toxicity of angular furanocoumarins to swallowtail butterflies: escalation in a co-evolutionary arms-race? *Science* 212, 927-929. (17.1.1)
- Berenbaum MR & AR Zangerl. 1992. Quantification of chemical coevolution. In: Fritz RS & EL Simms (eds). *Plant Resistance to Herbivores and Pathogens*. Ecology, Evolution, and Genetics. Univ. of Chicago Press, Chicago, 69-90. (17.1.2)
- Berenbaum MR & S Passoa. 1999. Generic phylogeny of North American Depressariinae (Lepidoptera: Elachistidae) and hypotheses about coevolution. *Annals of the Entomological Society of America* 92, 971-986. (17.1.2)
- Berendse F & M Scheffer. 2009. The angiosperm radiation revisited, an ecological explanation for Darwin's 'abominable mystery'. *Ecology Letters* 12, 865-872. (25.6)
- Berendse F és mtsai. 2007. Acquisition, use, and loss of nutrients. In: Pugnaire FI & F Valladares. (eds). *Functional Plant Ecology*. CRC Press, Boca Raton, etc., 259-283. (25.6)
- Bergelson J & CB Purrington. 1996. Surveying patterns in the cost of resistance in plants. *American Naturalist* 148, 536-558. (15.TA11)
- Bergelson J és mtsai. 2001. Models and data on plant-enemy coevolution. *Annual Review of Genetics*. 35, 469-499. (17.TA3)
- Bergman CM és mtsai. 2001. Ungulate foraging strategies: energy maximizing or time minimizing? *Journal of Animal Ecology* 70, 289-300. (10.Á)
- Bergstrom CT & M Lachmann. 2003. The Red King effect: evolutionary rates and the division of surpluses in mutualisms. In: Hammerstein P (ed). *Genetic and Cultural Evolution of Cooperation*. Report of the 90th Dahlem Workshop on Genetic and Cultural Evolution of Cooperation. The MIT Press, Cambridge, MA, 223-240. (13.TA1)
- Bergstrom CT és mtsai. 2003. Interspecific mutualism: puzzles and predictions. In: Hammerstein P (ed). *Genetic and Cultural Evolution of Cooperation*. The MIT Press, Cambridge, MA, 241-256. (13.2.1, 13.TA1)
- Bergvall UA & O Leimar. 2005. Plant secondary compounds and the frequency of food types affect food choice by mammalian herbivores. *Ecology* 86, 2450-2460. (10.TA6)
- Berlocher SM & JL Feder. 2002. Sympatric speciation in phytophagous insects: moving beyond controversy? *Annual Review of Entomology* 47, 773-816. (17.TA2)
- Berlow EL. 1997. From canalization to contingency: historical effects in a successional rocky intertidal community. *Ecological Monographs* 67, 435-460. (Bevezetés III.5)
- Berlow EL és mtsai. 1999. Quantifying variation in the strengths of species interactions. *Ecology* 80, 2206-2224. (19.TA9)
- Berlow EL és mtsai. 2004. Interaction strengths in food webs: issues and opportunities. *Journal of Animal Ecology* 73, 585-598. (19.TA9)

- Bernays EA. 1990. Plant secondary compounds deterrent but not toxic to the grass specialist acridid *Locusta migratoria*: Implications for the evolution of gramnivory. *Entomologia experimentalis et applicata* 54, 53-56. (15.3.3)
- Bernays EA. 1992. Plant sterols and host-plant affiliations of herbivores. In: Bernays EA (ed). *Insect-Plant Interactions-IV*. CRC Press, Boca Raton.etc. 45-58. (15.3.3)
- Bernays EA. 1998. The value of being a resource specialist: Behavioral support for a neural hypothesis. *American Naturalist* 151, 451-464. (10.TA5)
- Bernays EA. 2001. Neural limitations in phytophagous insects: implications for diet breadth and evolution of host affiliation. *Annual Review of Entomology* 46, 703-728. (10.TA5, 17.1.1)
- Bernays EA & Chapman RF 1994. *Host-Plant Selection by Phytophagous Insects*. Chapman & Hall, New York, London. (10.2.2, 10.2.3, 26.1.1)
- Berner RA. 2004. *The Phanerozoic Carbon Cycle: CO₂ and O₂*. Oxford Univ. Press, Inc., Oxford. (25.4.4)
- Berryman AA. 1987. Equilibrium or nonequilibrium: is that the question? *Bulletin of the Ecological Society of America* 68, 500-502. (7.TA2)
- Berryman AA. (ed).1988. *Dynamics of Forest Insect Populations. Patterns, Causes, Implications. Population Ecology: Theory and Application*. Springer Science + Business Media, New York. (4.TA7)
- Berryman AA. 1990. Stabilization or regulation: what it all means. *Oecologia* 86, 140-143. (7.TA2)
- Berryman AA. 1992. The origins and evolution of predator-prey theory. *Ecology* 73, 1530-1535. (9.TA1, 9.TA13)
- Berryman AA. 1996a. Reply to J.H. Myers. *TREE* 11, 336. (9.4)
- Berryman AA. 1996b. What causes population cycles of forest Lepidoptera? *TREE* 11, 28-32. (9.4)
- Berryman AA. 2003. On principles, laws and theory in population ecology. *Oikos* 103, 695-701. (Bevezetés III.1)
- Berryman AA. 2004. Limiting factors and population regulation. *Oikos* 105, 667-670. (4.TA2)
- Berryman AA & JA Millstein. 1989. Are ecological-systems chaotic - and if not, why not. *TREE* 4, 26-28. (7.TA3)
- Berryman AA és mtsai. 2002. Population regulation, emergent properties, and a requiem for density dependence. *Oikos* 99, 600-606. (4.TA2)
- Bersier LF & P Kehrlí. 2008. The signature of phylogenetic constraints on food-web structure. *Ecological Complexity* 5, 132-139. (19.TA16)
- Bertram BCR. 1992. *The Ostrich Communal Nesting System*. Princeton Univ. Press, Princeton. (11.TA2)
- Betts MM. 1954. The food of titmice in oak woodland. *Journal of Animal Ecology* 24, 283-323. (12T, 12.6.1)
- Bezemer TM & WH van der Putten. 2007. Diversity and stability in plant communities. *Nature* 446, E6-E8. (20.3.2)
- Bezemer TM és mtsai. 2010. Divergent composition but similar function of soil food webs of individual plants: plant species and community effects. *Ecology* 91, 3027-3036. (19Á)
- Bezzerrides AL és mtsai. 2007. Elytra color as a signal of chemical defense in the Asian ladybird beetle *Harmonia axyridis*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 61, 1401-1408. (15Á)
- Bialic-Murphy L & OG Gaoue. 2018. Low interannual precipitation has a greater negative effect than seedling herbivory on the population dynamics of a short-lived shrub, *Schiedea obovata*. *Ecology and Evolution* 8, 176-184. (10.5.1)
- Bianchi TS és mtsai. 1989. Positive feedback of consumer population density on resource supply. *TREE* 4, 234-238. (14.7.2)
- Bianchini A és mtsai. 2008. Biochemical and physiological adaptations in the estuarine crab *Neohelice granulata* during salinity acclimation. *Comparative Biochemistry and Physiology - A* 151, 423-436. (1.2.4)
- Bibby CJ és mtsai. 1992. Putting Biodiversity on the Map: Priority Areas for Global Conservation. ICBP (International Council for Bird Preservation, jelenleg BirdLife International), Cambridge, UK. (26Á)
- Bickel S & D Or. 2020. Soil bacterial diversity mediated by microscale aqueous-phase processes across biomes. *Nature Communications* 11, 116. (14.3.2)
- Bienvenu F & S Legendre. 2015. A new approach to the generation time in matrix population models. *The American Naturalist* 185: 834-843. (3.TA6)
- Birnbaum SSL & P Abbot. 2020. Gene expression and diet breadth in plant-feeding insects: Summarizing trends. *TREE* 35, 259-277. (17.1)
- Birnbaum SSL és mtsai. 2017. Transcriptional profile and differential fitness in a specialist milkweed insect across host plants varying in toxicity. *Molecular Ecology* 26, 6742-6761. (17.1)
- Biro PA & JR Post.0 2008. Rapid depletion of genotypes with fast growth and bold personality traits from harvested fish populations. *PNAS* 105, 2919-2922. (28.TA2)
- Bíró L. 1899. Commensalismus bei Fliegen. *Asztalközösség legyeknél. Természetráji Füzetek* 22, 196-204. (11.1)
- Bize P és mtsai. 2008. What makes a host profitable? Parasites balance host nutritive resources against immunity. *The American Naturalist* 171, 107-118. (11.3.1)
- Bjorndal KA. 1985. Nutritional ecology of sea turtles. *Copeia* 1985, 736-751. (10.TA6)
- Bjorndal KA. 1987. Digestive efficiency in a temperate herbivorous reptile, *Gopherus polyphemus*. *Copeia* 1987, 714-720. (10.TA6)
- Björkman O és J Berry. 1973. High efficiency photosynthesis. *Scientific American* 229, 80-93. (10Á)
- Blackburn TM & RP Duncan. 2001. Determinants of establishment success in introduced birds. *Nature* 414, 195-197. (22.7.2)
- Blamey LK & GM Branch. 2012. Regime shift of a kelp-forest benthic community induced by an 'invasion' of the rock lobster *Jasus lalandii*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 420-421, 33-47. (21Á)

- Blank DA. 2018. The use of tail-flagging and white rump-patch in alarm behavior of goitered gazelles. *Behavioural Processes* 151: 44-53. (15.3.3)
- Blank D & W Yang. 2014. Behavioral responses of goitered gazelle (*Gazella subgutturosa*) to parasitic activity of botflies. *Journal of Parasitology* 100, 66-72. (15.3.3)
- Blasius B és mtsai. 1999. Complex dynamics and phase synchronization in spatially extended ecological systems. *Nature* 399, 354-359. (6.TA5, 9.TA13)
- Blatrix R és mtsai. 2012. The cost of myrmecophytism: insights from allometry of stem secondary growth. *Annals of Botany* 110, 943-951. (13.1.3)
- Bleiweiss R. 2008. Origin of hummingbird faunas. *Biological Journal of the Linnean Society* 65, 77-97. (13.1.3)
- Bliss LC és mtsai. 1973. Arctic tundra ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 4, 359-399. (24.4.1, 25.TA7)
- Blondel J és mtsai. 1993. Habitat heterogeneity and life-history variation of Mediterranean blue tits (*Parus caeruleus*). *Auk* 110, 511-520. (23.TA16)
- Bloom AA és mtsai. 2016. The decadal state of the terrestrial carbon cycle: Global retrievals of terrestrial carbon allocation, pools, and residence times. *PNAS* 113, 1285-1290. (24.4.1)
- Blüthgen N és mtsai. 2006. Measuring specialization in species interaction networks. *BMC Ecology* 6, 1-12. (13.TA6)
- Blüthgen N és mtsai. 2007. Specialization, constraints, and conflicting interest in mutualistic networks. *Current Biology* 17, 341-346. (13.TA6, 13.TA14, Bevezetés III.5)
- Boaden PJS & R Seed. 1996. *An Introduction to Coastal Ecology*. Blackie Academic & Professional, London. (25.TA5)
- Bodmer R & D Ward. 2006. Frugivory in large mammalian herbivores. In: Danell K és mtsai (eds). *Large Herbivore Ecology, Ecosystem Dynamics and Conservation*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, etc. 232-260. (10Á)
- Boecklen WJ & S Mopper. 1998. Local adaptation in specialist herbivores: theory and evidence. In: Mopper S & SY Strauss (eds). *Genetic Structure and Local Adaptation in Natural Insect Populations. Effects of Ecology, Life History, and Behavior*. Springer-Science+Business Media, b.v., Dordrecht, 64-90. (10.TA5)
- Bohonak AJ. 1999. Dispersal, gene flow, and population structure. *Quarterly Review of Biology* 74, 21-69. (6.3, 6.TA2)
- Bolser RC és mtsai. 1998. Chemical defenses of freshwater macrophytes against crayfish herbivory. *Journal of Chemical Ecology* 24, 1639-1658. (10.4.1)
- Boltzmann L. 1905. The Second Law of Thermodynamics [Populare Schriften. Essay No. 3 (Address to Imperial Academy of Science in 1886)]. Reprinted in English in: *Theoretical Physics and Philosophical Problems, Selected Writings of L. Boltzmann*. D. Riedel, Dordrecht. (24.TA10)
- Bonan GB & HH Shugart. 1989. Environmental factors and ecological processes in boreal forests. *Annual Review of Ecology and Systematics* 20, 1-28. (22.2.1)
- Bond WJ & JE Keeley. 2005. Fire as a global 'herbivore': the ecology and evolution of flammable ecosystems. *TREE* 20, 387-394. (17.2.5)
- Bond WJ & BW van Wilgen. 2012. *Fire and Plants*. Chapman and Hall, Ltd., London, etc. (22.2.1, 22.TA2, 22.TA3, 22.TA6)
- Bongaarts J. 1998. Demographic consequences of declining fertility. *Science* 282, 419-420. (3.8)
- Bonsall MB és mtsai. 2004. Life history trade-offs assemble ecological guilds. *Science* 306, 111-114. (21.TA3)
- Boonstra R és mtsai. 1998. The impact of predator-induced stress on the snowshoe hare cycle. *Ecological Monographs* 68, 371-394. (9.TA10)
- Booth BD & CJ Swanton. 2002. Assembly theory applied to weed communities. *Weed Science* 50, 2-13. (21.TA1)
- Boots M & M Mealor. 2007. Local interactions select for lower pathogen infectivity. *Science* 315, 1284-1286. (11.TA9)
- Bordes F és mtsai. 2008. Bat fly species richness in Neotropical bats: correlations with host ecology and host brain. *Oecologia* 158, 109-116. (11.TA3, 23.2.3)
- Borer ET és mtsai. 2002. Topological approaches to food web analysis: a few modifications may improve our insights. *Oikos* 99, 397-401. (19.TA3)
- Borer ET és mtsai. 2005. What determines the strength of a trophic cascade? *Ecology* 86, 528-537. (19.5)
- Borer ET és mtsai. 2006. Asymmetry in community regulation: Effects of predators and productivity. *Ecology* 87, 2813-2820. (19.5)
- Borges RM. 2015. How mutualisms between plants and insects are stabilized. *Current Science* 108, 1862-1868. (13.TA11)
- Bormann FH & GE Likens. 1979. *Pattern and Process in a Forested Ecosystem*. Springer Verlag, New York. (7.4.2)
- Borrell BJ. 2005. Long tongues and loose niches: evolution of euglossine bees and their nectar flowers. *Biotropica* 37, 664-669. (17.TA1)
- Borrero-Echeverry F és mtsai. 2018. Plant odor and sex pheromone are integral elements of specific mate recognition in an insect herbivore. *Evolution* 72, 2225-2233. (9.1)
- Borrvall C és mtsai. 2000. Biodiversity lessens the risk of cascading extinction in model food webs. *Ecology Letters* 3, 131-136. (20.2.1)
- Borst P & G Rudenko. 1994. Antigenic variation in African trypanosomes. *Science* 264, 1872-1873. (15.TA12)
- Botha AM. 2013. A coevolutionary conundrum: the arms race between *Diuraphis noxia* (Kurdjumov) a specialist pest and its host *Triticum aestivum* (L.). *Arthropod-Plant Interactions* 7, 359-372. (17.1)
- Botta-Dukát Z. 2005. Rao's quadratic entropy as a measure of functional diversity based on multiple traits. *Journal of Vegetation Science* 16, 533-540. (18.TA1)
- Boucher DH. 1985. The idea of mutualism. In: Boucher DH (ed). *The Biology of Mutualism. Ecology and Evolution*. Croom Helm, London and Sydney, 1-28. (13.1)

- Boucher DH és mtsai. 1982. The ecology of mutualism. Annual Reviews of Ecology and Systematics 13, 315-347. (13.1, 13.TA1, 13.TA11)
- Boulinier T és mtsai. 2001. Dispersal and parasitism. In: Clobert J és mtsai (eds). Dispersal. Oxford Univ. Press, Oxford, 169-179. (6.3)
- Boutin C & PA Keddy. 1993. A functional classification of wetland plants. Journal of Vegetation Science 4, 591-600. (21.TA6)
- Bowers MA & JH Brown. 1982. Body size and coexistence in desert rodents: chance or community structure. Ecology 63, 391-400. (21.3.1)
- Bowler DE & TG Benton. 2005. Causes and consequences of animal dispersal strategies: relating individual behaviour to spatial dynamics. Biological Reviews 80, 205-225. (6.3)
- Bowman DMJS és mtsai. 2009. Fire in the Earth system. Science 324, 481-484. (22.2.1, 22.TA2)
- Bowman J és mtsai. 2002. Patch size and population density: the effect of immigration behavior. Conservation Ecology 6, 9. (22.6.1)
- Boxshall G. 2005. Copepoda (copepods). In: Rohde K (ed). Marine Parasitology. Chap. 4. CABI Publishing, Wallingford, 123-169. (13/53. kép)
- Boyce MS & CM Perrins. 1987. Optimizing Great Tit clutch size in a fluctuating environment. Ecology 68, 142-153. (5.TA15)
- Boyer AG és mtsai. 2003. Seasonal variation in top-down and bottom-up processes in a grassland arthropod community. Oecologia 136, 309-316. (19.5)
- Braby MF & JWH Trueman. 2006. Evolution of larval host plant associations and adaptive radiation in pierid butterflies. Journal of Evolutionary Biology 19, 1677-1690. (17.TA2)
- Brad T és mtsai. 2021. The chemoautotrophically based Movile cave groundwater ecosystem, a hotspot of subterranean biodiversity. Diversity 13, 128. (24.TA7)
- Bradford M. 1991. The role of environmental heterogeneity in the evolution of life history strategies of the striped ground cricket. Ph.D. Thesis, McGill Univ., Montreal, Canada. (5.TA14)
- Brady NC. 1984. The Nature and Properties of Soils. 9th ed. Macmillan Publ. Co., New York. (14.4.2, 14.TA3)
- Brattsten LB. 1992. Metabolic defenses against plant allelochemicals. In: Rosenthal GA & MR Berenbaum (eds). Herbivores: Their Interactions with Secondary Plant Metabolites. Academic Press, San Diego, etc., 176-242. (10.5.2, 10.TA5)
- Brawand D és mtsai. 2014. The genomic substrate for adaptive radiation in African cichlid fish. Nature 513, 375-381. (23Á)
- Bray JR & E Gorham. 1964. Litter production in forests of the world. In: Cragg JB (ed). Advances in Ecological Research 2, 101-157. (14Á)
- Breton LM & JF Addicott. 1992. Density-dependent mutualism in an aphid-ant interaction. Ecology 73, 2175-2180. (13.TA4)
- Briand F. 1983. Environmental control of food web structure. Ecology 64, 253-263. (19.3.2, 20.2.2)
- Briand F & JE Cohen. 1987. Environmental correlates of food chain length. Science 238, 956-960. (19.3.2)
- Brodie ED III & ED Brodie Jr. 1999. Predator-prey arms races. Asymmetrical selection on predators and prey may be reduced when prey are dangerous. BioScience 49, 557-568. (17.2.2)
- Brodin A. 1994. The role of naturally stored food supplies in the winter diet of the boreal willow tit *Parus montanus*. Ornis Svecica 4, 31-40. (16.TA9)
- Brodin A & J Ekman. 1994. Benefits of food hoarding. Nature 372, 510. (16.TA9)
- Brody AJ. & MR Pelton. 1989. Effects of roads on black bear movements in western North Carolina. Wildl. Soc. Bull. 17, 5-10. (27.2.1)
- Brokaw NVL. 1985. Tree-falls regrowth and community structure in tropical forests. In: Pickett STA & PS White (eds). The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics. Academic Press, Inc., New York, 53-70. (22Á)
- Bronn HG 1843. Handbuch einer Geschichte der Natur. Stuttgart. (7.2.2)
- Bronstein JL. 1994. Our current understanding of mutualism. Quarterly Review of Biology 69, 31-51. (13.1, 13.TA11)
- Bronstein JL. 2001a. The exploitation of mutualism. Ecology Letters 4, 277-287. (13.1)
- Bronstein JL. 2001b. Mutualism. In: Fox C és mtsai (eds). Evolutionary Ecology: Perspectives and Synthesis. Oxford Univ. Press, Oxford, 315-330. (Populációs kölcsönhatások_ Bevezetés IIÁ)
- Brooke M de L. 1981. How an adult wheatear (*Oenanthe oenanthe*) uses its territory when feeding nestlings. Journal of Animal Ecology 50, 683-696. (16.TA11)
- Brooker RW és mtsai. 2009. Don't diss integration: A comment on Ricklefs's disintegrating communities. The American Naturalist 174, 919-927. (Bevezetés III.TA1)
- Brooks DR & DA McLennan. 1991. Phylogeny, Ecology, and Behavior. A Research Program in Comparative Biology. Chicago, The Univ. of Chicago Press. (17.1)
- Brooks JR. 2015. Water, bound and mobile. Science 349, 138-139. (25.4)
- Brose U és mtsai. 2006a. Allometric scaling enhances stability in complex food webs. Ecology Letters 9, 1228-1236. (20.2.1)
- Brose U és mtsai. 2006b. Consumer-resource body-size relationships in natural food webs. Ecology 87, 2411-2417. (19.TA1)
- Brower AVZ. 1996. Parallel race formation and the evolution of mimicry in *Heliconius* butterflies: A phylogenetic hypothesis from mitochondrial DNA sequences. Evolution 50, 195-221. (17.TA1)
- Brown JH. 1978. The theory of insular biogeography and the distribution of boreal birds and mammals. Great Basin Naturalist Memoirs 2, 209-227. (23.2.4)
- Brown JH. 1987. Variation in desert rodent guilds: patterns, processes, and scales. In: Gee JHR & PS Giller (eds).

- Organization of Communities. Past and Present. Blackwell Scientific Publ., Oxford, 185-203. (21.2)
- Brown JH. 1995. Macroecology. Univ. of Chicago Press, Chicago. (8.TA3, 18Á, 23Á)
- Brown JH. 2012. The role of phylogeny in desert rodent community assembly. *Journal of Animal Ecology* 81, 307-309. (21.4.1)
- Brown JH. 2014. Why are there so many species in the tropics? *Journal of Biogeography* 41, 8-22. (8.5.2)
- Brown JH & DW Davidson. 1977. Competition between seed-eating rodents and ants in desert ecosystems. *Science* 196, 880-882. (21.2, 21.4.1)
- Brown JH & MA Bowers. 1984. Patterns and processes in three guilds of terrestrial vertebrates. In: Strong DR és mtsai (eds). *Ecological Communities. Conceptual Issues and the Evidence*. Princeton Univ. Press, Princeton, 282-296. (20.4.1)
- Brown JH & JC Munger. 1985. Experimental manipulation of a desert rodent community: food addition and species removal. *Ecology* 66, 1545-1563. (21.2)
- Brown JH & MA Kurzius. 1987. Composition of desert rodent faunas: Combinations of co-existing species. *Annales Zoologici Fennici* 24, 227-237. (21.2)
- Brown JH & BA Maurer. 1989. Macroecology: the division of food and space among species on continents. *Science* 243, 1145-1150. (8.TA3)
- Brown JH & MV Lomolino. 1998. *Biogeography*. 2nd ed. Sinauer Associates, Sunderland, MA. (23.1, 22.Á)
- Brown JH & GB West (eds). 2000. *Scaling in Biology*. Oxford Univ. Press, Oxford. (1Á, 1.TA1)
- Brown JH és mtsai. 2000. Scaling in biology: patterns and processes, causes and consequences. In: Brown JH & GB West (eds). *Scaling in Biology*. Oxford Univ. Press, Oxford, 1-24. (1Á)
- Brown KS. 1997. Diversity, disturbance, and sustainable use of Neotropical forests: insects as indicators for conservation monitoring. *Journal of Insect Conservation* 1, 25-42. (22.6.1)
- Brown VK. 1985. Insect herbivores and plant succession. *Oikos* 44, 17-22. (10.6.1)
- Brown WL & EO Wilson. 1956. Character displacement. *Systematic Zoology* 5, 49-64. (12.6.3)
- Bruce TJA és mtsai. 2005. Insect host location: a volatile situation. *Trends in Plant Science* 10, 269-274. (10.3.1)
- Bruelheide H és mtsai. 2011. Community assembly during secondary forest succession in a Chinese subtropical forest. *Ecological Monographs* 81, 25-41. (21.3.2)
- Brun P és mtsai. 2019. The productivity-biodiversity relationship varies across diversity dimensions. *Nature Communications* 10, 5691. (26.2.2)
- Bruna EM. 2004. Biological impacts of deforestation and fragmentation. In: Burley J és mtsai (eds). *Encyclopedia of Forest Sciences*. Elsevier/Academic Press, Amsterdam, etc., 85-90. (22Á)
- Bruna EM & MK Oli. 2005. Demographic effects of habitat fragmentation on a tropical herb: Life-table response experiments. *Ecology* 86, 1816-1824. (22Á)
- Bryant DM & AK Turner. 1982. Central place foraging by swallows (Hirundinidae): the question of load size. *Animal Behaviour* 30, 845-856. (16.TA11)
- Bryant JP és mtsai. 1983. Carbon/nutrient balance of boreal plants in relation to vertebrate herbivory. *Oikos* 40, 357-368. (15.TA5)
- Bryant JP és mtsai. 1988. Environmental constraint of constitutive and long-term inducible defences in woody plants. In: Spencer KC (ed). 1988. *Chemical Mediation of Coevolution*. Academic Press, San Diego, etc. 367-389. (15.TA1)
- Bshary R & AS Grutter. 2002. Experimental evidence that partner choice is a driving force in the payoff distribution among cooperators or mutualists: the cleaner fish case. *Ecology Letters* 5, 130-136. (13.TA11, 13.TA12)
- Bshary R & AS Grutter. 2005. Punishment and partner switching cause cooperative behaviour in a cleaning mutualism. *Biology Letters* 1, 396-399. (13.TA11)
- Buchanan AL és mtsai. 2017. A meta-analysis of non-consumptive predator effects in arthropods: the influence of organismal and environmental characteristics. *Oikos* 126, 1233-1240. (29.TA4)
- Buck JC & WJ Ripple. 2017. Infectious agents trigger trophic cascades. *TREE* 32, 681-694. (11.1)
- Buckling A & PB Rainey. 2002. The role of parasites in sympatric and allopatric host diversification. *Nature* 420, 496-499. (11.TA12)
- Bulmer MG. 1977. Periodical insects. *The American Naturalist* 111, 1099-1117. (3.TA4)
- Bull JJ & AS Luring. 2014. Theory and empiricism in virulence evolution. *PLoS Pathogens* 10, e1004387. (11.3.3)
- Bura VL és mtsai. 2011. Whistling in caterpillars (*Amorpha juglandis*, Bombycoidea): sound-producing mechanism and function. *Journal of Experimental Biology* 214, 30-37. (15.3.3)
- Burgess SC és mtsai. 2017. Metabolic scaling in modular animals. *Invertebrate Biology* 136, 456-472. (1.TA1, 3.1)
- Burghardt KT & DW Tallamy. 2013. Plant origin asymmetrically impacts feeding guilds and life stages driving community structure of herbivorous arthropods. *Diversity and Distributions* 19, 1553-1565. (23.TA1)
- Burkepile DE & ME Hay. 2008. Herbivore species richness and feeding complementarity affect community structure and function on a coral reef. *PNAS* 105, 16201-16206. (22.3.2)
- Burkepile DE és mtsai. 2006. Chemically mediated competition between microbes and animals: Microbes as consumers in food webs. *Ecology* 87, 2821-2831. (Bevezetés III.7)
- Burns CE és mtsai. 2009. Plant community response to loss of large herbivores: comparing consequences in a South African and a North American grassland. *Biodiversity and Conservation* 18, 2327-2342. (10Á)

- Burt EH & JM Ichida. 2004. Gloger's rule, feather-degrading bacteria, and color variation among song sparrows. *Condor* 106, 681-686. (14.TA11)
- Buschinger A. 1986. Evolution of social parasitism in ants. *TREE* 1, 155-160. (11.1)
- Bush AO és mtsai. 1990. Ecological versus phylogenetic determinants of helminth parasite community richness. *Evolutionary Ecology* 4, 1-20. (11.1)
- Butler D. 2000. New fronts in an old war. *Nature* 406, 670-672. (11.TA3)
- Butterfield J. 1997. Carabid community succession during the forest cycle in conifer plantations. *Ecography* 20, 614-625. (Bevezetés III.5)
- Buzas MA & L-AC Hayek. 1996. Biodiversity resolution: An integrated approach. *Biodiversity Letters* 3, 40-43. (18.TA1)
- Byers JE & EG Noonburg. 2003. Scale dependent effects of biotic resistance to biological invasion. *Ecology* 84, 1428-1433. (22.TA14)
- Byrne RW és mtsai. 2004. Understanding culture across species. *Trends in Cognitive Sciences* 8, 341-346. (12.TA5)
- Cadenasso ML és mtsai. 2002. Experimental test of the role of mammalian herbivores on old field succession: community structure and seedling survival. *Journal of the Torrey Botanical Society* 129, 228-237. (22.TA7)
- Cadle JE & HW Greene. 1993. Phylogenetic patterns, biogeography, and the ecological structure of neotropical snake assemblages. In: Ricklefs RE & D Schluter (eds). *Species Diversity in Ecological Communities. Historical and Geographical Perspectives*. The Univ. of Chicago Press, Chicago & London, 281-293. (21.TA1)
- Cadotte MW és mtsai. 2008. Evolutionary history and the effect of biodiversity on plant productivity. *PNAS* 105, 17012-17017. (20.3.1)
- Cadotte MW és mtsai. 2012. Phylogenetic diversity promotes ecosystem stability. *Ecology* 93, S223-S233. (19.TA16)
- Cain AJ & PM Sheppard. 1950. Selection in the polymorphic land snail *Cepaea nemoralis*. *Heredity* 4, 275-294. (15.TA3)
- Caldera EJ és mtsai. 2009. Insect symbioses: a case study of past, present, and future fungus-growing ant research. *Environmental Entomology* 38, 78-92. (Bevezetés II, 11.1)
- Callhim és mtsai. 2014. Heterospecific female mimicry in *Ficedula* flycatchers. *Journal of Evolutionary Biology* 27, 660-666. (12.TA3)
- Callaway RM. 2007. *Positive Interactions and Interdependence in Plant Communities*. Springer, Dordrecht. (22.7)
- Calow P. 1981. *Invertebrate Biology*. Croom Helm, London. (9Á)
- Cam E & JY Monnat. 2000. Stratification based on reproductive state reveals contrasting patterns of age-related variation in demographic parameters in the kittiwake. *Oikos* 90, 560-574. (5.TA8)
- Cameron RAD & LM Cook. 2012. Habitat and the shell polymorphism of *Cepaea nemoralis* (L.): interrogating the Evolution Megalab database. *Journal of Molluscan Studies* 78, 179-184. (15.TA3)
- Campbell SA & A Kessler. 2013. Plant mating system transitions drive the macroevolution of defense strategies. *PNAS* 110, 3973-3978. (15Á)
- Canestrari D és mtsai. 2014. From parasitism to mutualism: unexpected interactions between a cuckoo and its host. *Science* 343, 1350-1352. (13.2.1)
- Canfield DE és mtsai. 2010. The evolution and future of earth's nitrogen cycle. *Science* 330, 192-196. (25Á)
- Cao Y és mtsai. 2002. Comparison of ecological communities: the problem of sample representativeness. *Ecological Monographs* 72, 41-56. (Bevezetés III.4)
- Carbone C & JL Gittleman. 2002. A common rule for the scaling of carnivore density. *Science* 295, 2273-2275. (9Á)
- Cardinale BJ és mtsai. 2009. Does productivity drive diversity of vice versa? A test of the multivariate productivity-diversity hypothesis in streams. *Ecology* 90, 1227-1241. (20.3.4)
- Carletto J és mtsai. 2009. Ecological specialization of the aphid *Aphis gossypii* Glover on cultivated host plants. *Molecular Ecology* 18: 2198-2212. (10.TA5)
- Carline KA és mtsai. 2005. Large herbivores affect the stoichiometry of nutrients in a regenerating woodland ecosystem. *Oikos* 110, 453-460. (25.6)
- Carlson A. 1985. Central place food caching: a field experiment with red-backed shrikes (*Lanius collurio* L.). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 16, 317-322. (16.TA11)
- Carlson A & J Moreno. 1981. Central place foraging in the wheatear *Oenanthe oenanthe*: an experimental test. *Journal of Animal Ecology* 50, 917-924. (16.TA11)
- Carlson AJ Moreno. 1982. The loading effect in central place foraging wheatears (*Oenanthe oenanthe* L.). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 11, 173-185. (16.4.2, 16.TA11)
- Carmona D & J Fornoni. 2013. Herbivores can select for mixed defensive strategies in plants. *New Phytologist* 197, 576-585. (15.TA2)
- Carmona D és mtsai. 2015. Fifty years of co-evolution and beyond: integrating co-evolution from molecules to species. *Molecular Ecology* 24, 5315-5329. (17.1)
- Carney KM & PA Matson. 2005. Plant communities, soil microorganisms, and soil carbon cycling: does altering the world belowground matter to ecosystem functioning? *Ecosystems* 8, 928-940. (14.8)
- Caro T. 2009. Contrasting coloration in terrestrial mammals. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 364, 537-548. (15.3.3)
- Carpenter S és mtsai. 2001. From metaphor to measurement: Resilience of what to what? *Ecosystems* 4, 765-781. (20.TA2)
- Carroll SP és mtsai. 2007. Evolution on ecological time-scales. *Functional Ecology* 21, 387-393. (17.1)
- Carson R. 2007. *Néma tavasz*. Katalizátor Kiadó, Budapest. (7.2.1, 27.2.1)
- Carson WP & RB Root. 2000. Herbivory and plant species coexistence: Community regulation by an outbreaking phytophagous insect. *Ecological Monographs* 70, 73-99. (10.6.1)

- Carter DO és mtsai. 2007. Cadaver decomposition in terrestrial ecosystems. *Naturwissenschaften* 94, 12-24. (14.6.3, 14.TA9)
- Carthew SM & RL Goldingay. 1997. Non-flying mammals as pollinators. *TREE* 12, 104-108. (13.1.3)
- Carvalhois N és mtsai. 2014. Global covariation of carbon turnover times with climate in terrestrial ecosystems. *Nature* 514, 213-217. (25.4.4)
- Case TJ. 1978. A general explanation for insular body size trends in terrestrial vertebrates. *Ecology* 59, 1-18. (10.TA6)
- Cassini MH. 1994. Behavioral mechanisms of selection of diet components and their ecological implications in herbivorous mammals. *Journal of Mammalogy* 75, 733-740. (10.TA6)
- Castillo R és mtsai. 2020. Anchoveta (*Engraulis ringens*) biomass in the Peruvian marine ecosystem estimated by various hydroacoustic methodologies during spring of 2019. *Journal of Marine Biology and Oceanography* 9, 1-12. (28.3.2)
- Caswell H & JE Cohen. 1991. Disturbance, interspecific interaction and diversity in metapopulations. *Biological Journal of the Linnean Society* 42, 193-218. (23.3.2)
- Catford JA és mtsai. 2012. The intermediate disturbance hypothesis and plant invasions: Implications for species richness and management. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics* 14, 231-241. (22.7.2)
- Cattadori IM és mtsai. 2005. Parasites and climate synchronize red grouse populations. *Nature* 433, 737-741. (11.4.1)
- Cattin M-F és mtsai. 2004. Phylogenetic constraints and adaptation explain food-web structure. *Nature* 427, 835-839. (19.TA1, 19.TA4)
- Cauchoix M és mtsai. 2018. The repeatability of cognitive performance: A meta-analysis. *Philosophical Transactions of the Royal Society London B* 373, 20170282. (16.TA13)
- Caughley G. & A Gunn. 1996. *Conservation Biology in theory and practice*. Blackwell Science, Oxford, England. (27.TA7)
- Caughley G & JH Lawton. 1981. Plant-herbivore systems. In: RM May (ed). *Theoretical ecology: principles and applications*. 2nd ed. Blackwell Sci. Publ., Oxford, 132-166. (9.4.2)
- Cavender-Bares J és mtsai. 2009. The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecology Letters* 12, 693-715. (Bevezetés III.8)
- Cavender-Bares J & PB Reich. 2012. Shocks to the system: community assembly of the oak savanna in a 40-year fire frequency experiment. *Ecology* 93, S52-S69. (22.TA2)
- Cazelles B & G Boudjema. 2001. The Moran effect and phase synchronization in complex spatial community dynamics. *The American Naturalist* 157, 670-676. (6.TA5)
- CBD 2007. Secretariat of the Convention on Biological Diversity. Message from Mr. Ahmed Djoghlaif, Executive Secretary, on the occasion of the International Day of Biological Diversity 2007, <https://www.cbd.int/secretariat/> (26.1, 27.2.1)
- Ceballos G & JH Brown. 1995. Global patterns of mammalian diversity, endemism, and endangerment. *Conservation Biology* 9, 559-568. (26.2.1)
- Cebrian J. 1999. Patterns in the fate of production in plant communities. *American Naturalist* 154, 449-468. (24.3, 23.5)
- Cebrián J. 2015. Individuals scale up carbon flow in ecosystems. *PNAS* 112, 2303-2304. (24.TA1)
- Cebrián J & CM Duarte. 1995. Plant growth-rate dependence of detrital carbon storage in ecosystems. *Science* 268, 1606-1608. (14.4)
- Cebrián J & J Lartigue. 2004. Patterns of herbivory and decomposition in aquatic and terrestrial ecosystems. *Ecological Monographs* 74, 237-259. (14.TA8)
- Cech PG és mtsai. 2008. Effects of herbivory, fire and N₂-fixation on nutrient limitation in a humid African savanna. *Ecosystems* 11, 991-1004. (10.TA6)
- Cech PG és mtsai. 2010. N and P cycling in Tanzanian humid savanna: influence of herbivores, fire, and N₂-fixation. *Ecosystems* 13, 1079-1096. (25.4.1, 25.4.2)
- Center TD és mtsai. 2005. Herbivory alters competitive interactions between two invasive aquatic plants. *Biological Control* 33, 173-185. (22.TA7)
- Cermeño P és mtsai. 2008. The role of nutricline depth in regulating the ocean carbon cycle. *PNAS* 105, 20344-20349. (24Á)
- Cermeño P és mtsai. 2011. Competitive dynamics in two species of marine phytoplankton under non-equilibrium conditions. *Marine Ecology Progress Series* 429, 19-28. (7.4.1)
- Cermeño P és mtsai. 2013. Species richness in marine phytoplankton communities is not correlated to ecosystem productivity. *Marine Ecology Progress Series* 488, 1-9. (20Á)
- Chaisiri K és mtsai. 2015. Symbiosis in an overlooked microcosm: a systematic review of the bacterial flora of mites. *Parasitology* 142, 1152-1162. (Bevezetés II)
- Chaisson KE & EA Hallem. 2012. Chemosensory behaviors of parasites. *Trends in Parasitology* 28, 427-436. (11.2.1)
- Chalcraft DR és mtsai. 2008. Scale-dependent responses of plant biodiversity to nitrogen enrichment. *Ecology* 89, 2165-2171. (25.4.2)
- Chambers JQ és mtsai. 2007. Regional ecosystem structure and function: ecological insights from remote sensing of tropical forests. *TREE* 22, 414-423. (25.TA1)
- Chaneton EJ & JM Facelli. 1991. Disturbance effects on plant community diversity: spatial scales and dominance hierarchies. *Plant Ecology (Vegetatio)* 93, 143-156. (22.TA10)
- Chapin FS, III & VT Eviner. 2004. Biogeochemistry of terrestrial net primary production. In: Schlesinger WH (ed). *Treatise on Geochemistry*. Elsevier, Amsterdam, vol. 8, 215-247. (24.TA3, 24.TA12)
- Chapin FS, III és mtsai. 2011. *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology*. Springer Science + Business Media, New York, etc. (8Á, 14.4.2, 14.TA5, 24.4.2, 24.TA3)
- Chapman SK és mtsai. 2003. Insect herbivory increases litter quality and decomposition: an extension of the acceleration hypothesis. *Ecology* 84, 2867-2876. (14.TA8)
- Chapman SK és mtsai. 2006. Herbivory differentially alters plant litter dynamics of evergreen and deciduous trees. *Oikos* 114, 566-574. (14.TA15)

- Charlesworth B. 1980. Evolution in Age Structured Populations. Cambridge Univ. Press, Cambridge. (5.3)
- Charlton-Howard HS és mtsai. 2023. 'Plasticosis': Characterising macro- and microplastic-associated fibrosis in seabird tissues. *Journal of Hazardous Materials* 450, 131090. (27.TA10)
- Charnov EL. 1976a. Optimal foraging: the marginal value theorem. *Theoretical Population Biology* 9, 129-136. (16.4.1)
- Charnov EL. 1976b. Optimal foraging: attack strategy of a mantid. *The American Naturalist* 110, 141-151. (16.4.1, 16.4.2)
- Charnov EL. 1993. Life History Invariants. Oxford Univ. Press, Oxford. (5.2.2)
- Charnov ELJR Krebs. 1974. On clutch size and fitness. *Ibis* 116, 217-219. (5.4)
- Chase JM. 2000. Are there real differences among aquatic and terrestrial food webs? *TREE* 15, 408-412. (Bevezetés III.7)
- Chase JM. 2003. Strong and weak trophic cascades along a productivity gradient. *Oikos* 101, 187-195. (19.5)
- Chase JM. 2005. Towards a really unified theory for metacommunities. *Functional Ecology* 19, 182-186. (21.TA7)
- Chase JM. 2010. Stochastic community assembly causes higher biodiversity in more productive environments. *Science* 328, 1388-1391. (20.3.4)
- Chase J. 2013. Parasites in food webs: untangling the entangled bank. *PLoS Biology* 11, e1001580. (11.TA10)
- Chase JM & MA Leibold. 2002. Spatial scale dictates the productivity-biodiversity relationship. *Nature* 416, 427-430. (8.TA4)
- Chase JM és mtsai. 2018. Embracing scale-dependence to achieve a deeper understanding of biodiversity and its change across communities. *Ecology Letters* 21, 1737-1751. (26.1)
- Chave J. 2004. Neutral theory and community ecology. *Ecology Letters* 7, 241-253. (21.TA3)
- Chen Y & D Schmera. 2015. Additive partitioning of a beta diversity index is controversial. *PNAS* 112, E7161-E7161. (18.TA4)
- Cherrill A & M James. 1978. Character displacement in *Hydrobia*. *Oecologia (Berl)* 71, 618-623. (12.TA2)
- Chesson P. 1978. Predator-prey theory and variability. *Annual Review of Ecology and Systematics* 9, 323-347. (9.1.2)
- Chesson P. 1996. Matters of scale in the dynamics of populations and communities. In: Floyd RB és mtsai (eds). *Frontiers of Population Ecology*. CSIRO, East Melbourne, 353-368. (8.5.1)
- Chesson P. 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31, 343-366. (18.1.2, 22.TA1)
- Chesson PL & TJ Case. 1986. Overview: Nonequilibrium community theories: chance, variability, history and coexistence. In: Diamond J & TJ Case (eds). *Community Ecology*. Harper & Row, Publ., New York, 229-239. (7.4.2)
- Chesson P & N Huntly. 1997. The roles of harsh and fluctuating conditions in the dynamics of ecological communities. *The American Naturalist* 150, 519-553. (22.3.1, 22.5)
- Chew FS & JE Rodman. 1979. Plant resources for chemical defence. In: Rosenthal GA & DH Janzen. (eds). *Herbivores: Their Interactions with Secondary Plant Metabolites*. Academic Press, New York, 271-307. (10.2.3)
- Chittka L. 1996. Does bee color vision predate the evolution of flower color? *Naturwissenschaften* 83, 136-138. (13.1.4)
- Chittka L & R Menzel. 1992. The evolutionary adaptation of flower colours and the insect pollinators' colour vision. *Journal of the Comparative Physiology, A* 171, 171-182. (13.TA6, 17.TA1)
- Choat JH & KD Clements. 1998. Vertebrate herbivores in marine and terrestrial environments: a nutritional ecology perspective. *Annual Review of Ecology and Systematics* 29, 375-403. (10.4.2)
- Chouteau M & B Angers. 2012. Wright's shifting balance theory and the diversification of aposematic signals. *PLoS ONE* 7, e34028. (15.TA4)
- Christiansen HH és mtsai. 2008. Permafrost and periglacial geomorphology at Zackenberg. In: Meltotte H és mtsai (eds). *High-Arctic Ecosystem Dynamics in a Changing Climate*. *Advances in Ecological Research* 40, 151-174. (25A)
- Christie KS és mtsai. 2014. Herbivores influence the growth, reproduction, and morphology of a widespread arctic willow. *PLoS ONE* 9, e101716. (10.5.1)
- Cichoń M és mtsai. 1998. The effect of body condition of reproduction in female collared flycatchers. *Ibis* 140, 128-130. (5.TA3)
- Cipollini D és mtsai. 2014. Costs of resistance in plants: from theory to evidence. In: Voelckel C & G Jander (eds). *Insect-Plant Interactions*. Wiley-Blackwell, Chichester, 263-308. (15.TA11)
- Claes JM és mtsai. 2010. Phantom hunter of the fjords: Camouflage by counterillumination in a shark (*Etmopterus spinax*). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 388, 28-32. (24A)
- Claridge MF. 1987. Insect assemblages - diversity, organization and evolution. In: Gee JHR & PS Giller (eds). *Organization of Communities. Past and Present*. Blackwell Sci Publ., Oxford, 141-162. (23.TA1)
- Clark JS és mtsai. 1999. Seed dispersal near and far: patterns across temperate and tropical forests. *Ecology* 80, 1475-1494. (6.TA6)
- Clarke GL. 1959. *Elements of Ecology*. John Wiley & Sons, Inc. and Chapman & Hall, Ltd., New York & London. (13.1.2, 16.2.1, Bevezetés III.2)
- Clarke KR & RM Warwick. 1998. A taxonomic distinctness index and its statistical properties. *Journal of Applied Ecology* 35, 523-531. (18.TA1)
- Clauss M és mtsai. 2003. The maximum attainable body size of herbivorous mammals: morphophysiological constraints on foregut, and adaptations of hindgut fermenters. *Oecologia* 136, 14-27. (10.TA6)
- Clay K & J Holah. 1999. Fungal endophyte symbiosis and plant diversity in successional fields. *Science* 285, 1742-1745. (11.TA10)

- Clayton DH & KP Johnson. 2003. Linking coevolutionary history to ecological process: doves and lice. *Evolution* 57, 2335-2341. (17.2.3)
- Clayton DH és mtsai. 2003. Host defence reinforces host-parasite cospeciation. *PNAS* 100, 15694-15699. (17.2.3)
- Clayton NS & JR Krebs. 1994. Hippocampal growth and attrition birds affected by experience. *PNAS* 91, 7410-7414. (16.TA9)
- Clayton NS & A Dickinson. 1998. Episodic-like memory during cache recovery by scrub jays. *Nature* 395, 272-274. (6.TA3)
- Cleary DFR & MJ Genner. 2006. Diversity patterns of Bornean butterfly assemblages. In: Hawksworth DL & AT Bull (eds). *Arthropod Diversity and Conservation. Topics in Biodiversity and Conservation*. Springer, Dordrecht, 503-524. (18Á)
- Clements FE. 1916. *Plant Succession: An Analysis of the Development of Vegetation*. Carnegie Inst. Publ. 242. (7.TA1, Bevezetés III.TA1)
- Cleveland CC & D Liptzin. 2007. C:N:P stoichiometry in soil: is there a „Redfield ratio” for the microbial biomass? *Biogeochemistry* 85, 235-252. (24Á)
- Cleveland CC és mtsai. 2011. Relationships among net primary productivity, nutrients and climate in tropical rain forest: a pan-tropical analysis. *Ecology Letters* 14, 939-947. (24.5.1)
- Clobert J és mtsai (eds). 2001. *Dispersal*. Oxford Univ. Press, Oxford. (6.3)
- Close DC és C McArthur. 2002. Rethinking the role of many plant phenolics - protection from photodamage not herbivores? *Oikos* 99, 166-172. (10.2.3)
- Clutton-Brock TH és mtsai. 1983. The cost of reproduction in red deer hinds. *Journal of Animal Ecology* 52, 367-383. (5.4)
- Cochrane MA és mtsai. 1999. Positive feedbacks in the fire dynamic of closed canopy tropical forests. *Science* 284, 1832-1836. (22.2.1)
- Cockburn A. 1991. *An Introduction to Evolutionary Ecology*. Blackwell Sci. Publ. Oxford. (3Á)
- Codella SG & KF Raffa. 1995. Host plant influence on chemical defense in conifer sawflies (Hymenoptera: Diprionidae). *Oecologia* 104, 1-11. (15.3.3)
- Cody ML. 1974. *Competition and Structure of Bird Communities*. Princeton Univ. Press, Princeton. 24 (12.6.1)
- Coetsee C és mtsai. 2010. Frequent fire affects soil nitrogen and carbon in an African savanna by changing woody cover. *Oecologia* 162, 1027-1034. (22.2.1)
- Coffey K és mtsai. 1999. The adaptive significance of spines on pine cones. *Ecology* 80, 1221-1229. (15.3.3)
- Cohen D. 1966. Optimizing reproduction in a randomly varying environment. *Journal Theoretical Biology* 12, 119-129. (5.TA14)
- Cohen JE. 1978. *Food Webs and Niche Space*. Princeton Univ. Press, Princeton. (2.3, Bevezetés III.TA1, 19.2.2, 19.3.3, 19.TA1, 20.2.2)
- Cohen JE és mtsai. 1990. *Community Food Webs. Data and Theory*. Springer Verlag, Berlin és Heidelberg. (21.TA5)
- Cohen JE és mtsai. 1993. Body sizes of animal predators and animal prey in food webs. *Journal of Animal Ecology* 62, 67-78. (19.TA1)
- Cole JJ. 1999. Aquatic microbiology for ecosystem scientists: new and recycled paradigms in ecological microbiology. *Ecosystems* 2, 215-225. (24.4.2)
- Cole JJ és mtsai. 2006. Differential support of lake food webs by three types of terrestrial organic carbon. *Ecology Letters* 9, 558-568. (24Á)
- Coleman BD. 1981. On random placement and species-area relations. *Mathematical Biosciences* 54, 191-215. (23.TA3, 23.TA4)
- Coleman DC. 1996. Energetics of detritivory and microbivory in soil in theory and practice. In: Polis GA & KO Winemiller (eds). *Food webs. Integration of Patterns & Dynamics*. Springer Science+Business Media, Dordrecht, 39-50. (14.TA14)
- Coleman DC és mtsai. 2004. *Fundamentals of Soil Ecology*. Elsevier Academic Press, Burlington. (14.3.2, 24.4.1, 24.6)
- Coles R és mtsai. 1980. Resolutions for the 80s. *Harvard Magazine*, 1980 January–February, 22-26. (27.2.1)
- Coley PD. 1987. Interspecific variation in plant anti-herbivore properties: The role of habitat quality and rate of disturbance. *New Phytologist* 106, 251-263. (15.TA5)
- Coley PD & JA Barone. 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27, 305-335. (10.4.2, 10.5, 10.TA6, 15.TA4)
- Coley PD és mtsai. 1985. Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science* 230, 895-899. (15.TA5)
- Collin R. és mtsai. 2017. Reproductive cycles in tropical intertidal gastropods are timed around tidal amplitude cycles. *Ecology and Evolution* 7, 5977-5991. (3.4.4)
- Collinge SK. 2000. Effects of grassland fragmentation on insect species loss, colonization, and movement patterns. *Ecology* 81, 2211-2226. (22.6.2)
- Collinge SK. 2009. *Ecology of Fragmented Landscapes*. The Johns Hopkins Univ. Press, Baltimore. (22Á)
- Collins MD és mtsai. 2011. Binary matrices and checkerboard distributions of birds in the Bismarck Archipelago. *Journal of Biogeography* 38, 2373-2383. (21.TA1)
- Collins SL & LB Calabrese. 2012. Effects of fire, grazing and topographic variation on vegetation structure in tallgrass prairie. *Journal of Vegetation Science* 23, 563-575. (22.TA2)
- Colwell RK. 2009. Biodiversity: concepts, patterns, and measurement. Chap. 3.1. In: Levin SA. *The Princeton Guide to Ecology*. Princeton Univ. Press, Princeton & Oxford, 257-263. (18.1)
- Condon MA és mtsai. 2014. Lethal interactions between parasites and prey increase niche diversity in a tropical community. *Science* 343, 1240-1244. (22.3.1)
- Conley DJ és mtsai. 2009. Controlling eutrophication: nitrogen and phosphorus. *Science* 323, 1014-1015. (24.5.2)

- Connell JH. 1961a. The effects of competition, predation by *Thais lapillus*, and other factors on natural populations of the barnacle, *Balanus balanoides*. Ecological Monographs 31, 655-658. (12.3.2)
- Connell JH. 1961b. The influence of interspecific competition and other factors on the distribution of the barnacle *Chthamalus stellatus*. Ecology 42, 710-723. (12.3.2)
- Connell JH. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. In: den Boer PJ & GR Gradwell (eds). Dynamics of Populations. Pudoc, Wageningen, 298-312. (6.TA1)
- Connell JH. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. Science 199, 1302-1310. (Bevezetés III.5, 22.5)
- Connell JH. 1980. Diversity and the coevolution of competitors, or the ghost of competition past. Oikos 35, 131-138. (17.2.1)
- Connell JH. 1983. On the prevalence and relative importance of interspecific competition: evidence from field experiments. The American Naturalist 122, 661-696. (12.8)
- Connor EF & ED McCoy. 1979. The statistics and biology of the species-area relationship. The American Naturalist 113, 791-833. (23.2.3, 23.2.4, 23.TA4)
- Connor EF és mtsai. 2013. The checkered history of checkerboard distributions. Ecology 94, 2403-2414. (21.TA1)
- Connor RC. 1995a. Altruism among non-relatives: alternatives to the 'Prisoner's Dilemma'. TREE 10, 84-86. (13.TA1)
- Connor RC. 1995b. The benefits of mutualism: a conceptual framework. Biological Reviews 70, 427-458. (13.2.3)
- Conover DO & H Baumann. 2009. The role of experiments in understanding fishery-induced evolution. Evolutionary Applications 2, 276-290. (28.TA2)
- Conway GR. 1981. Man versus pests. In: May RM (ed). Theoretical Ecology. Blackwell Scientific Publications, Oxford, 2nd ed., 356-386. (29.1)
- Cook JM & C Lopez-Vaamonde. 2001. Fig biology: turning over new leaves. TREE 16, 11-13. (13.TA10)
- Cook JM & J-Y Rasplus. 2003. Mutualists with attitude: coevolving fig wasps and figs. TREE 18, 241-248. (13.TA10)
- Cook LM. 1986. Polymorphic snails on varied backgrounds. Biological Journal of the Linnean Society 29, 89-99. (15.TA3)
- Cook LM. 1998. A two-stage model for *Cepaea* polymorphism. Philosophical Transactions of the Royal Society London B 353, 1577-1593. (15.TA3)
- Cook LM. 2003. The rise and fall of the Carbonaria form of the peppered moth. Quarterly Review of Biology 78, 399-418. (15.TA3)
- Cook LM és mtsai. 2012. Selective bird predation on the peppered moth: the last experiment of Michael Majerus. Biology Letters 8, 609-612. (15.TA3)
- Cook RMSF Hubbard. 1977. Adaptive searching strategies in insect parasites. Journal of Animal Ecology 46, 115-119. (16.4.2)
- Cook RMBJ Cockrell. 1978. Predator ingestion rate and its bearing on feeding time and the theory of optimal diets. Journal of Animal Ecology 47, 529-547. (16.4.2)
- Cooper WE & LJ Vitt. 2002. Distribution, extent, and evolution of plant consumption by lizards. Journal of Zoology 257, 487-517. (10.4.2, 10.TA6)
- Corbet SA. 1985. Insect chemosensory responses: a chemical legacy hypothesis. Ecological Entomology 10, 143-153. (10.TA3)
- Corbi J és mtsai. 2012. Accelerated evolution and coevolution drove the evolutionary history of AGPase sub-units during angiosperm radiation. Annals of Botany 109, 693-708. (17.1.1)
- Cornelissen JHC és mtsai. 1999. Leaf structure and defence control litter decomposition rate across species and life forms in regional floras on two continents. New Phytologist 143, 191-200. (14.TA15)
- Cornell HV 1999. Unsaturation and regional influences on species richness in ecological communities: A review of the evidence. Ecoscience 6, 303-315. (7.TA2, Bevezetés III.5, III.TA3)
- Cornell HV & BA Hawkins. 2003. Herbivore responses to plant secondary compounds: a test of phytochemical coevolution theory. The American Naturalist 161, 507-522. (17.TA2)
- Cory RM mtsai. 2014. Sunlight controls water column processing of carbon in arctic fresh waters. Science 345, 925-928. (25.TA7)
- Costa AN és mtsai. 2008. Do herbivores exert top-down effects in Neotropical savannas? Estimates of biomass consumption by leaf-cutter ants. Journal of Vegetation Science 19, 849-U814. (10.5.1)
- Costa D és mtsai. 2013. Genetic structure of soil invertebrate populations: collembolans, earthworms and isopods. Applied Soil Ecology 68, 61-66. (14.3.1)
- Costello MJ & C Chaudhary. 2017. Marine biodiversity, biogeography, deep-sea gradients, and conservation. Current Biology 27, R511-R527. (Erratum in: Current Biology 27, 2051.) (26.2.1)
- Côté IM & R Poulin. 1995. Parasitism and group-size in social animals – a metaanalysis. Behavioral Ecology 6, 159-165. (11.3.1)
- Couch JF és mtsai. 1952. Rutin content of *Sophora japonica* L. Journal of the American Chemical Society 74, 424-425. (10.2.3)
- Couper A. (ed). 1983. The Times World Atlas of the Oceans. Time Books, London. (26.2.1)
- Courchamp F és mtsai. 1999. Inverse density dependence and the Allee effect. TREE 14, 405-410. (7.TA5)
- Courtney SP & TT Kibota. 1990. Mother doesn't know best: Selection of hosts by ovipositing insects. In: Bernays EA (ed). Insect-Plant Interactions, Vol. II, CRC Press, Boca Raton, 162-188. (10.3.4)
- Courtney SP és mtsai. 1989. A general model for individual host selection. Oikos 55, 55-65. (10Á)
- Coûteaux M-M és mtsai. 1995. Litter decomposition, climate and litter quality. TREE 10, 63-66. (14.4.2, 14.TA7)

- Cowie RJ. 1977. Optimal foraging in great tit, *Parus major*. Nature 268, 137-139. (16.4.2)
- Cox RT & CE Carlton. 1988. Paleoclimatic influences in the evolution of periodical cicadas (Homoptera: Cicadidae: *Magicicada* spp.). American Midland Naturalist 120: 183-193. (3.TA2)
- Crawley MJ. 1983. Herbivory. The Dynamics of Animal-Plant Interactions. Oxford, etc., Blackwell Sci. Publ. (1Á, 3Á, 9Á, 9.TA8, 10.3, 10.4.2, 10.5.1, 10.TA4, 10.TA5, 10.TA6, 15.TA10)
- Crawley MJ. 1986. The population biology of invaders. Philosophical Transactions of the Royal Society London B 314, 711-731. (22.7.1)
- Crawley MJ. 1987a. What makes a community invasible? In: Gray AJ, MJ Crawley & PJ Edwards (eds). Colonization, Succession and Stability. Blackwell Sci. Publ., Oxford, 429-453. (20.TA2, 22.7.1)
- Crawley MJ. 1987b. Benevolent herbivores? TREE 2, 167-168. (10.TA7)
- Crawley MJ. 1989a. The relative importance of vertebrate and invertebrate herbivores in plant population dynamics. In: Bernays EA (ed) Insect-Plant Interactions. Vol. I. CRC Press, Boca Raton, 45-71. (10.3.3)
- Crawley MJ. 1989b. Insect herbivores and plant-population dynamics. Annual Review of Entomology 34, 531-564. (10.5.1)
- Crawley MJ. 1990. The population dynamics of plants. Philosophical Transactions of the Royal Society B 330, 125-140. (10.5.1)
- Crawley MJ. 1993. Succeeding in the sand dunes. Nature 362, 17-18. (Bevezetés III.TA5)
- Crawley MJ. 1998. Plant-herbivore dynamics. In: Crawley MJ (ed). Plant Ecology. Blackwell Science Ltd., Oxford, 401-474. (1Á, 10.5.1, 10.TA10)
- Crawley MJ & MP Gillman. 1989. Population-dynamics of cinnabar moth and ragwort in grassland. Journal of Animal Ecology 58, 1035-1050. (10.TA10)
- Crawley M & S Pacala. 1993. Herbivores, plant parasites, and plant diversity. In: Toft CA és mtsai (eds). Parasite-Host Associations: Coexistence or Conflict? Oxford Univ. Press, Oxford, 157-173. (10.5.1)
- Crawley MJ & JE Herral. 2001. Scale dependence in plant biodiversity. Science 291, 864-868. (23.TA14)
- Creel SJ és mtsai. 2005. Elk alter habitat selection as an antipredator response to wolves. Ecology 86, 3387-3397. (29.TA4)
- Creel SJ és mtsai. 2007. Predation risk affects reproductive physiology and demography of elk. Science 315, 960-960. (29.TA4)
- Crisp MD & LG Cook. 2012. Phylogenetic niche conservatism: what are the underlying evolutionary and ecological causes? New Phytologist 196, 681-694. (17.2)
- Cripps MG és mtsai. 2016. Evolution of specialization of *Cassida rubiginosa* on *Cirsium arvense* (Compositae, Cardueae). Frontiers in Plant Science 7, 1261. (10.TA5)
- Croft D és mtsai. 2015. The evolution of prolonged life after reproduction. TREE 30, 407-416. (5.2.6)
- Croizat L és mtsai. 1974. Centers of origin and related concepts. Systematic Zoology 23, 265-287. (17.1.2)
- Croll DA és mtsai. 2005. Introduced predators transform subarctic islands from grassland to tundra. Science 307, 1959-1961. (22.7.2)
- Cross WF és mtsai. 2005. Ecological stoichiometry in freshwater benthic systems: recent progress and perspectives. Freshwater Biology 50, 1895-1912. (14.2)
- Crouse DT és mtsai. 1987. A stage-based population model for loggerhead sea turtles and implications for conservation. Ecology 68, 1412-1423. (3.TA6)
- Crowley TJ. 2000. Causes of climate change over the past 1000 years. Science 289, 270-277. (25.4.4)
- Croze H. 1970. Searching image in carrion crows. Zeitschrift für Tierpsychologie (Suppl.) 5, 1-85. (16.4.2)
- Cruaud A és mtsai. 2012. An extreme case of plant-insect codiversification: Figs and fig-pollinating wasps. Systematic Biology 61, 1029-1047. (17.1)
- Crutzen PJ. 2001. Geology of mankind. Nature 415, 23. (27.1)
- Csányi V. 2002. Etológia. Nemzeti Tankönyvkiadó Rt., Budapest. (15.3.1)
- Csecserits A és mtsai. 2011. Regeneration of sandy old-fields in the forest steppe region of Hungary. Plant Biosystems – An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology 145, 715-729. (8.2.5)
- Csirke J és mtsai. 1996. Situación de los recursos anchoveta (*Engraulis ringens*) y sardina (*Sardinops sagax*) a principios de 1994 y perspectivas para la pesca en el Perú, con especial referencia a la región norte-centro de la costa peruana. Boletín Instituto del Mar del Perú 15, 1-23. (28.3.2)
- Csóka G & Melika G. 2016. Klasszikus biológiai védekezés kártevők ellen. Rovar rovarnak farkasa...Élet és Tudomány 71, 166-168. (29.TA5)
- Csóka G. és mtsai. 2009. A szelídgesztenye gubacsdarázs (*Dryocosmus kuriphilus* Yasumatsu 1951) megjelenése Magyarországon. Növényvédelem 45, 359-360. (29.TA5)
- Csontos P. 2001. A természetes magbank kutatásának módszerei. Symposia Hungarica 4, 9-155. (Bevezetés III. TA6)
- Csörgő T és mtsai. 2009. Magyar madárvonulási atlasz. Kossuth Kiadó, Budapest. (6.2.3)
- Cummins KW. 1974. Structure and function of stream ecosystems. BioScience 24, 631-641. (21.4.1)
- Currie CP és mtsai. 2006. Coevolved crypts and exocrine glands support mutualistic bacteria in fungus-growing ants. Science 311, 81-83. (13.TA4)
- Curtis TP és mtsai. 2009. Theory, community assembly, diversity and evolution in the microbial world. In: Butlin RK és mtsai (eds). Speciation and Patterns of Diversity. Cambridge Univ. Press, Cambridge, etc., 59-76. (21.TA7)
- Cusens J és mtsai. 2012. What is the form of the productivity–animal-species-richness relationship? A critical review and meta-analysis. Ecology 93, 2241-2252. (20.3.2, 20.TA4, 26.2.2)

- Cyr H & ML Pace. 1993. Magnitude and patterns of herbivory in aquatic and terrestrial ecosystems. *Nature* 361, 148-150. (10.5.1, Bevezetés III.7)
- Cyr H és mtsai. 1997. Population density and community size structure: Comparison of aquatic and terrestrial systems. *Oikos* 80, 139-149. (Bevezetés III.TA2)
- Czárán T. 1998. Populáció- és társulásdinamika térben és időben: tömeg- és objektum-kölcsönhatási modellek. In: Fekete G. (szerk) *A közösségi ökológia frontvonalai*. Scientia, Budapest, 35-58. (7.TA2)
- Dabert J & R Ehrnsberger. 1998. Phylogeny of the feather mite family Ptiloxenidae Gaud, 1982 (Acari: Pterolichoidea). In: Ebermann E (ed). *Arthropod Biology: Biosystematics and Ecology Series 14*. Austrian Academy of Sciences, 145-178. (17.2.3)
- Dafni A. 1984. Mimicry and deception in pollination. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15, 259-278. (13.TA1)
- Dahl TW és mtsai. 2010. Devonian rise in atmospheric oxygen correlated to the radiations of terrestrial plants and large predatory fish. *PNAS* 107, 17911-17915. (24.2)
- Daly KL és mtsai. 1999. Non-Redfield carbon and nitrogen cycling in the Arctic: Effects of ecosystem structure and dynamics. *Journal of Geophysical Research: Oceans* 104, 3185-3199. (24.TA12)
- Damgaard C & BD Jensen. 2002. Disease resistance in *Arabidopsis thaliana* increases the competitive ability and the predicted probability of long-term ecological success under disease pressure. *Oikos* 98, 459-466. (15.TA10)
- Dammhahn M és mtsai. 2018. Pace-of-life syndromes: a framework for the adaptive integration of behaviour, physiology and life history. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 72, 62. (5.TA20)
- Danell K & R Bergström. 2002. Mammalian herbivory in terrestrial environments. In: Herrera CM & O Pellmyr (eds). *Plant Animal Interactions: An Evolutionary Approach*. Blackwell Science, Oxford, 107-131. (10.TA6)
- Danovaro R és mtsai. 2008. Major viral impact on the functioning of benthic deep-sea ecosystems. *Nature* 454, 1084-1088. (11.TA3, 16Á, 24.TA11)
- Darwin C. 1859. *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*. John Murray, London. (2.TA1, 12.1, 26.1)
- Darwin. Egy természettudós utazása a Föld körül. 1913. Ford.: Fülöp Zsigmond, Révai Kiadás, Budapest, II. kötet. (23.1)
- Daufresne T & M Loreau. 2001. Ecological stoichiometry, primary-producer-decomposer interactions, and ecosystem persistence. *Ecology* 82, 3069-3082. (14.4, 14.TA2)
- Daugherty CH és mtsai. 1990. Neglected taxonomy and continuing extinctions of tuatara (*Sphenodon*). *Nature* 347, 177-179. (27.2.1)
- Davidson DW. 1977. Species diversity and community organization in desert seed-eating ants. *Ecology* 58, 711-724. (21.4.1)
- Davidson DW & D McKey. 1993. The evolutionary ecology of symbiotic ant-plant relationships. *Journal of Hymenoptera Research* 2, 13-83. (13.1.3)
- Davidson DW és mtsai. 2003. Explaining the abundance of ants in lowland tropical rainforest canopies. *Science* 300, 969-972. (10.4)
- Davies NB és mtsai. 1998. Nestling cuckoos *Cuculus canorus* exploit hosts with begging calls that mimic a brood. *Proceedings of the Royal Society London B* 265, 673-678. (11Á)
- Davies NB és mtsai. 2012. *An Introduction to Behavioural Ecology*. A John Wiley & Sons, Ltd., Publication, Oxford. (Utalások jegyzéke)
- Davies PM és mtsai. 2008. Primary production in tropical streams and rivers. In: Dudgeon D (ed). *Tropical Stream Ecology*. Elsevier Inc., Amsterdam, etc., 23-42. (24Á)
- Davis MA és mtsai. 2000. Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. *Journal of Ecology* 88, 528-534. (22.7.1)
- Davis RB és mtsai. 2013. Degree of specialization is related to body size in herbivorous insects: a phylogenetic confirmation. *Evolution* 67, 583-589. (10.TA5)
- Davison A és mtsai. 2019. Discrete or indiscrete? Redefining the colour polymorphism of the land snail *Cepaea nemoralis*. *Heredity* 123, 162-175. (15.TA3)
- Dawkins M. 1971. Perceptual changes in chicks: another look at the 'search image' concept. *Animal Behaviour* 19, 566-574. (16.TA3)
- Dawkins R. 1982. *The Extended Phenotype. The Gene as a Unit of Selection*. WH Freeman & Co., Oxford and San Francisco. (7.2.1)
- Day T. 2001. Parasite transmission modes and the evolution of virulence. *Evolution* 55, 2389-2400. (11.TA1)
- Day T & SR Proulx. 2004. A general theory for the evolutionary dynamics of virulence. *The American Naturalist* 163, E40-E63. (11.TA1)
- Dayton PK. 1971. Competition, disturbance, and community organization: the provision and subsequent utilization of space in a rocky intertidal community. *Ecological Monographs* 41, 351-389. (22.3.1)
- DeAngelis DL. 1975. Stability and connectance in food web models. *Ecology* 56, 238-243. (19.TA5, 20.2.1)
- DeAngelis DL. 1980. Energy flow, nutrient cycling, and ecosystem resilience. *Ecology* 61, 764-771. (24.TA10)
- DeAngelis DL. 1992. *Dynamics and Nutrient Cycling and Food Webs*. Chapman and Hall, New York. (14.1, 19.TA5)
- DeAngelis DL. 1995. Relationships between the energetics of species and large-scale species richness. In: Jones CG & JH Lawton. (eds). *Linking Species & Ecosystems*. Springer Science+Business Media, Dordrecht, 263-272. (24.TA10)
- DeAngelis DL & JC Waterhouse. 1987. Equilibrium and nonequilibrium concepts in ecological models. *Ecological Monographs* 57, 1-21. (7.2.3)

- DeAngelis DL és mtsai. 1989. Nutrient dynamics and food-web stability. *Annual Review of Ecology and Systematics* 20, 71-95. (20.2.1, 20.TA2, 20.TA3)
- Dearing MD & JJ Schall. 1992. Testing models of optimal diet assembly by the generalist herbivorous lizard *Cnemidophorus murinus*. *Ecology* 73, 845-858. (10.TA6)
- Dearing MD és mtsai. 2000. Diet breath of mammalian herbivores: nutrient versus detoxification constraints. *Oecologia* 123, 397-405. (10.TA5)
- Debeffe L és mtsai. 2014. Parasite abundance contributes to condition-dependent dispersal in a wild population of large herbivore. *Oikos* 123, 1121-1125. (6.3)
- de Bello F és mtsai. 2007. Importance of species abundance for assessment of trait composition: an example based on pollinator communities. *Community Ecology* 8, 163-170. (18.TA1)
- De Carvalho Guimarães CD és mtsai. 2014. A meta-analysis of the effects of fragmentation on herbivorous insects. *Environmental Entomology* 43, 537-545. (22.6.1)
- de Castro ECP és mtsai. 2018. The arms race between heliconiine butterflies and *Passiflora* plants – new insights on an ancient subject. *Biological Reviews* 93, 555-573. (10.3.1)
- De Deyn GB és mtsai. 2003. Soil invertebrate fauna enhances grassland succession and diversity. *Nature* 422, 711-714. (Bevezetés III.TA5)
- Defosse E és mtsai. 2009. Ant-plants and fungi: a new threeway symbiosis. *New Phytologist* 182, 942-949. (13.1)
- de Jager ML és mtsai. 2011. Do pollinators influence the assembly of flower colours within plant communities? *Oecologia* 166, 543-553. (21.TA6)
- De Kroon H & H Olff. 1995. On the use of the guild concept in plant ecology. *Folia Geobotanica & Phytotaxonomica* 30, 519-528. (21.TA6)
- de L Brooke M. 1981. How an adult wheatear (*Oenanthe oenanthe*) uses its territory when feeding nestlings. *Journal of Animal Ecology* 50, 683-696. (16.TA11)
- del Giorgio PA & CM Duarte. 2002. Respiration in the open ocean. *Nature* 420, 379-384. (14.5, 24.4.1)
- de L. Dantas V és mtsai. 2013. The role of fire in structuring trait variability in Neotropical savannas. *Oecologia* 171, 487-494. (22.TA2)
- Dell'Anno A és mtsai. 2015. Virus decomposition provides an important contribution to benthic deep-sea ecosystem functioning. *PNAS* 112, E2014-E2019. (24.TA11)
- de León LF és mtsai. 2014. Darwin's finches and their diet niches: the sympatric coexistence of imperfect generalists. *Journal of Evolutionary Biology* 27, 1093-1104. (17.1)
- DeLong DC Jr. 1996. Defining biodiversity. *Wildlife Society Bulletin* 24, 738-749. (26.1)
- DeLong EF és mtsai. 2006. Community genomics among stratified microbial assemblages in the ocean's interior. *Science* 311, 496-503. (Bevezetés III.7)
- DeLong JP & DA Vasseur. 2012. Coexistence via resource partitioning fails to generate an increase in community function. *PloS ONE* 7, 406-411. (21.TA3)
- DeLuca TH és mtsai. 2002. Quantifying nitrogen-fixation in feather moss carpets of boreal forests. *Nature* 419, 917-920. (25.4.2)
- DeLuca TH és mtsai. 2008. Ecosystem feedbacks and nitrogen fixation in boreal forests. *Science* 320, 1181. (25.4.2)
- DeLucia EH és mtsai. 2007. Forest carbon use efficiency: is respiration a constant fraction of gross primary production? *Global Change Biology* 13, 1157-1167. (24.Á)
- De Meester L és mtsai. 1999. Ecology and evolution of predator-induced behavior of zooplankton: depth selection behavior and diel vertical migration. In: Tollrian R & CD Harvell (eds). *The Ecology and Evolution of Inducible Defenses*. Princeton Univ. Press, Princeton, 160-176. (6.2.1)
- Demeter A & Kovács Gy. 1991. Állatpopulációk nagyságának és sűrűségének becslése. („Korunk tudománya” sorozat.) Akadémiai Kiadó, Budapest. (3.2, 3.TA1, Bevezetés III.TA6)
- Demográfiai Évkönyv. 2015. Központi Statisztikai Hivatal, Budapest. (3.7.2)
- De Moraes CM és mtsai. 1998. Herbivore-infested plants selectively attract parasitoids. *Nature* 393, 570-573. (15.TA1)
- De Moraes CM és mtsai. 2001. Caterpillar-induced nocturnal plant volatiles repel conspecific females. *Nature* 410, 577-580. (15.TA1)
- Dempster JP. 1975. *Animal Population Ecology*. Academic Press, London, etc. (4.Á)
- Denechaud C és mtsai. 2020. A century of fish growth in relation to climate change, population dynamics and exploitation. *Global Change Biology* 26, 5661-5678. (28.3.3)
- Denno RF és mtsai. 1981. Organization of a guild of sap-feeding insects: equilibrium vs. nonequilibrium coexistence. In: Denno RF & H Dingle (eds). *Insect Life History Patterns: Habitat and Geographic Variation*. Proceedings in Life Sciences. Springer-Verlag New York Inc., New York etc., 151-182. (7.3.1)
- Denslow JS. 1985. Disturbance-mediated coexistence of species. In: Pickett STA & PS White. (eds). *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. Academic Press, Inc., New York, 307-324. (22.Á)
- Derby CD & JF Aggio. 2011. The neuroecology of chemical defenses. *Integrative and Comparative Biology* 51, 771-780. (15.TA9)
- de Roode JC és mtsai. 2008. Virulence-transmission trade-offs and population divergence in virulence in a naturally occurring butterfly parasite. *PNAS* 105, 7489-7494. (11.TA5)
- de Ruiter PC és mtsai. 1995. Energetics, patterns of interaction strengths, and stability in real ecosystems. *Science* 269, 1257-1260. (20.2.1)
- Despland E & SJ Simpson. 2005. Food choices of solitary and gregarious locusts reflect cryptic and aposematic antipredator strategies. *Animal Behaviour* 69, 471-479. (15.3.3)
- Dethier VG. 1954. Evolution of feeding preferences in phytophagous insects. *Evolution* 8, 33-54. (10.TA5)
- Dethier VG. 1980. Food-aversion learning in two polyphagous caterpillars, *Diacrisia virginica* and *Estigmene congrua*. *Physiological Entomology* 5, 321-325. (10.TA6)

- de V. Booysen P & NM Tainton (eds). 1984. Ecological Effects of Fire in South African Ecosystems. Springer-Verlag, Berlin and Heidelberg. (22.2.1)
- DeVault TL és mtsai. 2003. Scavenging by vertebrates: behavioral, ecological, and evolutionary perspectives on an important energy transfer pathway in terrestrial ecosystems. *Oikos* 102, 225-234. (14.6.3)
- de Vega C és mtsai. 2011. Endozoochory by beetles: a novel seed dispersal mechanism. *Annals of Botany* 107, 629-637. (13.1.4)
- Devictor V és mtsai. 2008. Distribution of specialist and generalist species along spatial gradients of habitat disturbance and fragmentation. *Oikos* 117, 507-514. (22.Á)
- de Vienne DM és mtsai. 2007. When can host shifts produce congruent host and parasite phylogenies? A simulation approach. *Journal of Evolutionary Biology* 20, 1428-1438. (17.1)
- de Vienne DM és mtsai. 2013. Cospeciation vs host-shift speciation: methods for testing, evidence from natural associations and relation to coevolution. *New Phytologist* 198, 347-385. (17.1, 17.1.2)
- de Vries AL. 1971. Glycoproteins as biological antifreeze agents in Antarctic fishes. *Science* 172, 1152-1155. (1.2.1)
- de Wit CT. 1967. Photosynthesis: its relation to overpopulation. In IMC Symposium. Harvesting the Sun: Photosynthesis in plant life, Academic Press, New York. 315-320. (27.1)
- Dhondt AA. 1977. Interspecific competition between great and blue tit. *Nature* 268, 521-523. (12.3.4, 12.4, 12.6.1)
- Dhondt AA és R Eyckerman. 1980. Competition between the Great Tit and the Blue Tit outside the breeding season in field experiments. *Ecology* 61(6), 1291-1296. (12.3.4)
- Diamond JM. 1972. Biogeographic kinetics: estimation of relaxation times for avifaunas of South-west Pacific islands. *PNAS* 69, 3199-3203. (23.TA12)
- Diamond JM. 1973. Distributional ecology of New Guinea birds. *Science* 179, 759-769. (21.3.1)
- Diamond JM. 1975. Assembly of species communities. In: Cody ML & JM Diamond (eds). *Ecology and Evolution of Communities*. Harvard Univ. Press, Cambridge, 342-444. (12.6.1, 12.6.2, 21.2)
- Diamond JM. 1999. Dirty eating for healthy living. *Nature* 400, 120-121. (16.4.1)
- Dias ATC és mtsai. 2010. Plant species richness regulates soil respiration through changes in productivity. *Oecologia* 163, 805-813. (20.Á)
- Díaz S & M Cabido. 2001. Vive la difference: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *TREE* 16, 646-655. (20.1, 20.TA4)
- Dicke M. 1999. Evolution of induced indirect defense of plants. In: Tollrian R & CD Harvell (eds). *Ecology and Evolution of Inducible Defenses*. Princeton Univ. Press, Princeton. 62-88. (15.Á)
- Dickman EM és mtsai. 2008. Light, nutrients, and food-chain length constrain planktonic energy transfer efficiency across multiple trophic levels. *PNAS* 105, 18408-18412. (19.3.2)
- Dicks LV és mtsai. 2002. Compartmentalization in plant-insect flower visitor webs. *Journal of Animal Ecology* 71, 32-43. (13.Á)
- Didiano TJ és mtsai. 2014. Experimental test of plant defence evolution in four species using long-term rabbit exclosures. *Journal of Ecology* 102, 584-594. (15.TA12)
- Dillon PJ & LA Molot. 1997. Effect of landscape form on export of dissolved organic carbon, iron, and phosphorus from forested stream catchments. *Water Resources Research* 33, 2591-2600. (25.3.1)
- Ding T & PD Schloss. 2014. Dynamics and associations of microbial community types across the human body. *Nature* 509, 357-360. (Bevezetés III.7)
- Dismukes és mtsai. 2001. The origin of atmospheric oxygen on Earth: the innovation of oxygenic photosynthesis. *PNAS* 98, 2170-2175. (24.2)
- Dixon DL & ME Hay. 2012. Corals chemically cue mutualistic fishes to remove competing seaweeds. *Science* 338, 804-807. (13.TA2)
- Doak DF és mtsai. 1998. The statistical inevitability of stability-diversity relationships in community ecology. *American Naturalist* 152, 264-276. (20.TA4)
- Dobzhansky T. 1950. Evolution in the tropics. *American Scientist* 38, 209-221. (5.5.2, 15.TA4)
- Dodds WK & GM Henebry. 1996. The effects of density dependence on community structure. *Ecological Modelling* 93, 33-42. (20.TA5)
- Dodds WK & MR Whiles. 2010. *Freshwater Ecology. Concepts and Environmental Applications of Limnology*. Elsevier Inc., Academic Press is an imprint of Elsevier, Amsterdam, etc. (13.1)
- Dodson SI és mtsai. 2000. The relationship in lake communities between primary productivity and species richness. *Ecology* 81, 2662-2679. (20.TA6)
- Doebeli M & N Knowlton. 1998. The evolution of interspecific mutualisms. *PNAS* 95, 8676-8680. (13.2.1)
- Donaldson AI. 1983. Quantitative data on air borne foot-and-mouth disease virus: its production, carriage and deposition. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 302, 529-534. (11.2.1)
- Donaldson JR és mtsai. 2006. Competition- and resource-mediated tradeoffs between growth and defensive chemistry in trembling aspen (*Populus tremuloides*). *New Phytologist* 169, 561-570. (15.TA5)
- Donoso DA. 2014. Assembly mechanisms shaping tropical litter ant communities. *Ecography* 37, 490-499. (21.3.1)
- Dooley JL & MA Bowers. 1998. Demographic responses to habitat fragmentation: Experimental tests at the landscape and patch scale. *Ecology* 79, 969-980. (22.6.2)
- Dorenbosch M & ES Bakker. 2011. Herbivory in omnivorous fishes: effect of plant secondary metabolites and prey stoichiometry. *Freshwater Biology* 56, 1783-1797. (10.4.2)
- Dormann CF. 2003. Consequences of manipulations in carbon and nitrogen supply for concentration of anti-herbivore

- defence compounds in *Salix polaris*. *Ecoscience* 10, 312-318. (15.TA5)
- Dorrepaal E és mtsai. 2009. Carbon respiration from subsurface peat accelerated by climate warming in the subarctic. *Nature* 460, 616-619. (25.TA7)
- Douglas AE. 2009. The microbial dimension in insect nutritional ecology. *Functional Ecology* 23, 38-47. (10.5.2)
- Downing AL & MA Leibold. 2002. Ecosystem consequences of species richness and composition in pond food webs. *Nature* 416, 837-841. (20.3.2)
- Downing AL és mtsai. 2014. Multiple diversity-stability mechanisms enhance population and community stability in aquatic food webs. *Ecology* 95, 173-184. (20.TA3)
- Drake JA és mtsai. 1996. Microcosms as models for generating and testing community theory. *Ecology* 77, 670-676. (Bevezetés III.TA6)
- Drancourt M és mtsai. 2006. *Yersinia pestis* as a telluric, human ectoparasite-borne organism. *The Lancet Infectious Diseases* 6, 234-241. (11.TA7)
- Drent RHS Daan. 1980. The prudent parent: Energetic adjustments in avian breeding. *Ardea* 68, 225-252. (5.4)
- Drès M & J Mallet. 2002. Host races in plant-feeding insects and their importance in sympatric speciation. *Philosophical Transactions of the Royal Society London B* 357, 471-492. (23.TA1)
- Drinkwater KF. 2005. The response of cod (*Gadus morhua*) to future climate change. *ICES Journal of Marine Science* 62, 1327-1337. (28.3.3)
- Drobney RD és mtsai. 1983. Dynamics of the platyhelminth fauna of wood ducks in relation to food habits and reproductive state. *Journal of Parasitology* 69, 375-380. (11.TA3)
- Dublin HT és mtsai. 1990. Elephants and fire as causes of multiple stable states in the Serengeti-Mara woodlands. *Journal of Animal Ecology* 59, 1147-1164. (21.5)
- Duff JH & FJ Triska. 2000. Nitrogen biogeochemistry and surface-subsurface exchange in streams. In: Jones JB & PJ Mulholland. (eds). *Streams and Ground Waters*. Academic Press, San Diego etc. 197-220. (25.Á)
- Duffy JE & ME Hay. 1994. Herbivore resistance to seaweed chemical defense: The roles of mobility and predation risk. *Ecology* 75, 1304-1319. (15.TA10)
- Duhamel S és mtsai. 2014. Microbial response to enhanced phosphorus cycling in the North Pacific Subtropical Gyre. *Marine Ecology Progress Series* 504, 43-58. (24.5)
- Dukay I. (szerk) 2000. Kézikönyv a kisvízfolyások komplex vizsgálatához. Göncöl Alapítvány és Szövetség. (Bevezetés III.TA6)
- Dumbacher JP és mtsai. 1992. Homobatrachotoxin in the genus *Pitohui*: Chemical defense in birds? *Science* 258, 799-801. (15.3.3)
- Dunham JB & GL Vinyard. 1997. Relationships between body mass, population density, and the self-thinning rule in stream-living salmonids. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 54, 1025-1030. (4.TA5)
- Dunn P & AP Møller (eds). 2019. *Effects of Climate Change on Birds*. Oxford Univ. Press, Oxford, UK. (12.TA4)
- Dunne JA. 2006. The network structure of food webs. In: Pascual M & JA Dunne (eds). *Ecological Networks: Linking Structure to Dynamics in Food Webs*. Oxford Univ. Press, Oxford, 27-86. (19.2.2, 19.TA3, 19.TA3, 19.TA4)
- Dunne JA és mtsai. 2002a. Food-web structure and network theory: The role of connectance and size. *PNAS* 99, 12917-12922. (19.4.1, 19.TA3)
- Dunne JA és mtsai. 2002b. Network structure and biodiversity loss in food webs: robustness increases with connectance. *Ecology Letters* 5, 558-567. (20.1, 20.2.3)
- Dunning DC & M Krüger. 1995. Aposematic sounds in African moths. *Biotropica* 27, 227-231. (15.3.3)
- Dunning JB, Jr. és mtsai. 1995. Spatially explicit population models: current forms and future uses. *Ecological Applications* 5, 3-11. (22.TA4)
- Dupuy F és mtsai. 2011. Danger detection and escape behaviour in wood crickets. *Journal of Insect Physiology* 57, 865-871. (15.3.1)
- Durant J és mtsai. 2021. Stock collapse and its effect on species interactions: Cod and herring in the Norwegian-Barents Seas system as an example. *Ecology and Evolution* 11, 16993-17004. (28.3.3)
- Durham BP és mtsai. 2015. Cryptic carbon and sulfur cycling between surface ocean plankton. *PNAS* 112, 453-457. (25.TA5)
- Dyar HG. 1890. The number of molts of lepidopterous larvae. *Psyche* 5, 420-422. (20.3.1)
- Dyer LA és mtsai. 2012. Insect outbreaks in tropical forests: Patterns, mechanisms, and consequences. In: Barbosa P és mtsai (eds). *Insect Outbreaks Revisited*. Blackwell Publishing Ltd., Chichester, 219-245. (20.2)
- Earn DJD és mtsai. 2002. Ecology and evolution of the flu. *TREE* 17, 334-340. (11.TA1, 11.TA3)
- Ebenman B & T Jonsson. 2005. Using community viability analysis to identify fragile systems and keystone species. *TREE* 20, 568-575. (22.TA12)
- Ebert D & R Lorenzi. 1994. Parasites and polymorphism. *Nature* 369, 705-706. (11.TA11)
- Ebrahim A és mtsai. 2014. Herbivory in a subtropical seagrass ecosystem: separating the functional role of different grazers. *Marine Ecology Progress Series* 511, 83-91. (10.TA10)
- Eby SL és mtsai. 2014. The effect of fire on habitat selection of mammalian herbivores: the role of body size and vegetation characteristics. *Journal of Animal Ecology* 83, 1196-1205. (22.2.1)
- Eckert-Lind C és mtsai. 2020. Worldwide secular trends in age at pubertal onset assessed by breast development among girls: A systematic review and meta-analysis. *JAMA Pediatrics* 174, e195881. (5.2.1)
- Egerton FN. 1973. Changing concepts of the Balance of Nature. *The Quarterly Review of Biology* 48, 322-350. (7.2.1, 7.2.3)

- Eggleton P. 1994. Termites live in a pear-shaped world: a response to Platnick. *Journal of Natural History* 28, 1209-1212. (26Á)
- Ehleringer JR és mtsai. 1997. C-4 photosynthesis, atmospheric CO₂ and climate. *Oecologia* 112, 285-299. (22.TA2)
- Ehrlich PR & PH Raven. 1964. Butterflies and plants: a study in coevolution. *Evolution* 18, 586-608. (10.5, 10.TA5, 16.TA8, 17.1, 17.1.1, 17.2.5)
- Ehrlich PR & LC Birch. 1967. The „Balance of Nature” and „Population Control”. *The American Naturalist* 101, 97-107. (7.3.1)
- Ehrlich PR & AH Ehrlich. 1981. *Extinction: The Causes and Consequences of the Disappearance of Species*. Random House, New York. (20.3.1)
- Eilmus S & M Heil. 2009. Bacterial associates of arboreal ants and their putative functions in an obligate ant-plant mutualism. *Applied and Environmental Microbiology* 75, 4324-4332. (13.1)
- Eis S és mtsai. 1965. Relation between cone production and diameter increment of Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco), Grand fir (*Abies grandis* (Dougl.) Lindl.), and Western white pine (*Pinus monticola* Dougl.). *Canadian Journal of Botany* 43, 1553-1559. (5Á)
- Eisner T & DJ Aneshansley. 1999. Spray aiming in the bombardier beetle: Photographic evidence. *PNAS* 96, 9705-9709. (15.3.3)
- Elberling B és mtsai. 2008. High-arctic soil CO₂ and CH₄ production controlled by temperature, water, freezing and snow. In: Meltofte H és mtsai (eds). *High-Arctic Ecosystem Dynamics in a Changing Climate*. *Advances in Ecological Research* 40, 441-472. (25Á)
- Eldering A és mtsai. 2017. The Orbiting Carbon Observatory-2 early science investigations of regional carbon dioxide fluxes. *Science* 358, eaam5745. (25.TA1)
- Elias M és mtsai. 2008. Mutualistic interactions drive ecological niche convergence in a diverse butterfly community. *PLOS Biology* 6, 2642-2649. (21.3.1)
- Ellegren H és mtsai. 1996. Sex ratio adjustment in relation to paternal attractiveness in a wild bird population. *PNAS* 93, 11723-11728. (5.TA4)
- Elliott PF. 1988. Foraging behavior of a central place forager: field tests of theoretical predictions. *The American Naturalist* 131, 159-174. (16.TA11)
- Ellison AM & NJ Gotelli. 2001. Evolutionary ecology of carnivorous plants. *TREE* 16, 623-629. (9.1)
- Elnor RW & RN Hughes. 1978. Energy maximization in the diet of the shore crab, *Carcinus maenas*. *Journal of Animal Ecology* 47, 103-116. (16Á)
- Elser JJ & J Urabe. 1999. The stoichiometry of consumer-driven nutrient recycling: theory, observations, and consequences. *Ecology* 80, 735-751. (1.TA3)
- Elser JJ és mtsai. 2000. Nutritional constraints in terrestrial and freshwater foodwebs. *Nature* 408, 578-580. (24.TA12)
- Elton C. 1927. *Animal Ecology*. MacMillan Co., New York. (2.2, 2.TA1, 9.TA10, 12.1, Bevezetés III.1, III.2, III.4, III.7, 24.TA10)
- Elton C. 1930. *Animal Ecology and Evolution*. Oxford Univ. Press, New York. (7.TA1)
- Elton CS. 1958. *The Ecology of Invasions by Animals and Plants*. Chapman & Hall, London. (18.1.2, 20.2, 20.TA2, 22.7)
- Elton CS & RS Miller. 1954. The ecological survey of animal communities: with a practical system of classifying habitats by structural characters. *Journal of Ecology* 42, 460-496. (5.TA9)
- Emerson BC & RG Gillespie. 2008. Phylogenetic analysis of community assembly and structure over space and time. *TREE* 23, 619-630. (21Á)
- Emmerson MC & D Raffaelli. 2004. Predator-prey body size, interaction strength and the stability of a real food web. *Journal of Animal Ecology* 73, 399-409. (19.TA9)
- Endara M-J & PD Coley. 2011. The resource availability hypothesis revisited: a meta-analysis. *Functional Ecology* 25, 389-398. (15.TA5)
- Engel V és mtsai. 2001. Interactions between extrafloral nectaries, aphids and ants: are there competition effects between plant and homopteran sugar sources? *Oecologia* 129, 577-584. (13.TA4)
- Engelberth J és mtsai. 2004. Airborne signals prime plants against insect herbivore attack. *PNAS* 101, 1781-1785. (15.TA10)
- Engelhardt GH és mtsai. 2014. Climate change and fishing: a century of shifting distribution in North Sea cod. *Global Change Biology* 20, 2473-2483. (28.3.3)
- Engen S & C Taillie. 1979. Abundance models: sampling and estimation. In: Ord JK és mtsai (eds). *Statistical Distribution in Ecological Work*. 2nd International Congress of Ecology, Jerusalem, 1978. International Co-operative Publishing House, Fairland. (18.TA2)
- Engl T és mtsai. 2018. Evolutionary stability of antibiotic protection in a defensive symbiosis. *PNAS* 115(9): E2020-E2029. (15.3.3)
- Erdős P & A Rényi. 1959. On random graphs. *Publicationes Mathematicae* 6, 290-297. (19.TA1)
- Ernest SKM & JH Brown. 2001a. Homeostasis and compensation: the role of species and resources in ecosystem stability. *Ecology* 82, 2118-2132. (7.2.3)
- Ernest SKM & JH Brown. 2001b. Delayed compensation for missing keystone species by colonization. *Science* 292, 101-104. (22.4)
- Ernest SKM és mtsai. 2008. Zero sum, the niche, and meta-communities: long-term dynamics of community assembly. *American Naturalist* 172, E257-E269. (21.3.1, 21.TA7)
- Erős T és mtsai. 2009. Characterising functional trait diversity and trait-environment relationships in fish assemblages of boreal lakes. *Freshwater Biology* 54, 1788-1803. (21.2)
- Errington PL. 1934. Vulnerability of Bob-white populations to predation. *Ecology* 15, 110-127. (4.TA4)
- Erwin TL. 1982. Tropical forests: their richness in Coleoptera and other arthropod species. *The Coleopterists Bulletin* 36, 74-75. (10.TA5, 18.1.2)

- Espinoza RE és mtsai. 2004. Recurrent evolution of herbivory in small, cold-climate lizards: breaking the ecophysiological rules of reptilian herbivory. *PNAS* 101, 16819-16824. (10.4.2)
- Espírito-Santo FDB és mtsai. 2014. Size and frequency of natural forest disturbances and the Amazon forest carbon balance. *Nature Communications* 5, 3434. (24.TA3)
- Estes JA és mtsai. 1998. Killer whale predation on sea otter linking oceanic and nearshore ecosystems. *Science* 282, 473-476. (19.5)
- Etiopé G & P Ciccioli. 2009. Earth's degassing: a missing ethane and propane source. *Science* 323, 478. (25.TA7)
- Ewald PW. 1987. Transmission modes and evolution of the parasitism-mutualism continuum. *Annals of the New York Academy of Sciences* 503, 295-306. (13.TA1)
- Fabricant SA & CL Smith. 2014. Is the hibiscus harlequin bug aposematic? The importance of testing multiple predators. *Ecology and Evolution* 4, 113-120. (15.3.3)
- Fagan WF és mtsai. 2002. Community effects of praying mantids: a meta-analysis of the influences of species identity and experimental design. *Ecological Entomology* 27, 385-395. (19.5)
- Fagerström T és mtsai. 1983. Load size and energy delivery in birds feeding nestlings: constrains an and alternative strategies to energy-maximization. *Oecologia* 56, 93-98. (16.TA11)
- Falkowski P és mtsai. 2000. Climate change - The global carbon cycle: A test of our knowledge of earth as a system. *Science* 290, 291-296. (25.4.1, 25.4.2, 25.TA9)
- Falus R. 2001. Az aranymetszés legendája. Magyar Könyvklub, Budapest. (21.3.1)
- FAO. 2020. The State of World Fisheries and Aquaculture 2020. Sustainability in action. Rome. <https://doi.org/10.4060/ca9229en> (28.2)
- FAO. 2022a. Pesticides use, pesticides trade and pesticides indicators—Global, regional and country trends, 1990–2020. (28.3.2)
- FAO. 2022b. *Engraulis ringens* Jenyns, 1842. Fisheries and Aquaculture Division [online]. Rome. [Cited Sunday, October 16th 2022]. <https://www.fao.org/fishery/en/aqspecies/2917> (28.A)
- FAOSTAT 2022. weboldal. <https://www.fao.org/faostat/en/#data/RP/visualize> (29.3)
- Farkas M. 1984. Stable oscillations in a predator-prey model with time lag. *Journal of Mathematical Analysis and Applications* 102, 175-188. (9.TA1)
- Farkas TE és mtsai. 2013. Evolution of camouflage drives rapid ecological change in an insect community. *Current Biology* 23, 1835-1843. (15.TA4)
- Farmer EE & CA Ryan. 1990. Interplant communication: Airborne methyl jasmonate induces synthesis of proteinase inhibitors in plant leaves. *PNAS* 87, 7713-7716. (15.TA1)
- Farrell BD & C Mitter. 1990. Phylogenesis of insect/plant interactions: have *Phyllobrotica* leaf beetles (Chrysomelidae) and Lamiales diversified in parallel? *Evolution* 44, 1389-1403. (17.TA2)
- Farrell BD & C Mitter. 1998. The timing of insect/plant diversification: might *Tetraopes* (Coleoptera: Cerambycidae) and *Asclepias* (Asclepiadaceae) have co-evolved? *Biological Journal of the Linnean Society* 63, 553-577. (17.2, 17.TA2)
- Fauth JE és mtsai. 1996. Simplifying the jargon of community ecology: a conceptual approach. *The American Naturalist* 147, 282-286. (Bevezetés III.TA1)
- Fazi S & L Rossi. 2000. Effects of macro-detritivores density on leaf detritus processing rate: a macrocosm experiment. *Hydrobiologia* 435, 127-134. (14.4.4)
- Feder JL és mtsai. 1988. Genetic differentiation between sympatric host races of the apple maggot fly *Rhagoletis pomonella*. *Nature* 336, 61-64. (10.TA5)
- Feder JL és mtsai. 2003. Allopatric genetic origins for sympatric host-plant shifts and race formation in *Rhagoletis*. *PNAS* 100, 10314-10319. (10.TA5)
- Feeley K. 2003. Analysis of avian communities in Lake Guri, Venezuela, using multiple assembly rule models. *Oecologia* 137, 104-113. (23.TA18)
- Feeney WE és mtsai. 2014. Advances in the study of coevolution between avian brood parasites and their hosts. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 45, 227-246. (11.TA2, 17.TA1)
- Feeny P. 1970. Seasonal changes in oak leaf tannins and nutrients as a cause of spring feeding by winter moth caterpillars. *Ecology* 51, 565-581. (10.2.3)
- Feeny P. 1976. Plant apparency and chemical defense. In: Wallace JW & RL Mansell (eds). *Biochemical Interaction Between Plants and Insects. Recent Advances in Phytochemistry* 10, 1-40. (10.3.3, 15.TA5)
- Feeny P. 1991. Theories of plant chemical defense: a brief historical survey. *Symposia Biologica Hungarica* 39, 163-175. (15.TA5)
- Feinsinger P. 1983. Coevolution and pollination. In: Futuyma DJ & M Slatkin (eds). *Coevolution*. Sinauer Associates Inc., Publ., Sunderland, 282-310. (17.TA1)
- Feldman MW & KN Laland. 1996. Gene-culture coevolutionary theory. *TREE* 11, 453-457. (3.10.2, 11.TA11, 17.4)
- Feller IC. 2002. The role of herbivory by wood-boring insects in mangrove ecosystems in Belize. *Oikos* 97, 167-176. (22.TA7)
- Fenchel T. 1975. Character displacement and coexistence in mud snails (Hydrobiidae). *Oecologia (Berl.)* 20, 19-32. (12.TA2)
- Fenchel T & LH Kofoed. 1976. Evidence for exploitative interspecific competition in mud snails (Hydrobiidae). *Oikos* 27, 367-376 (12.TA2)
- Fenster CB és mtsai. 2004. Pollination syndromes and floral specialization. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 35, 375-403. (13.TA8)
- Fenton A & MA Brockhurst. 2008. The role of specialist parasites in structuring host communities. *Ecological Research* 23, 795-804. (22.3.3)
- Fenton A és mtsai. 2011. Parasite-induced warning coloration: a novel form of host manipulation. *Animal Behaviour* 81, 417-422. (15.3.3)

- Ferguson NM és mtsai. 2001. Transmission intensity and impact of control policies on the foot and mouth epidemic in Great Britain. *Nature* 413, 542-547. (11.TA7)
- Ferson S és mtsai. 1986. Competing reviews, or why do Connell and Schoener disagree? *The American Naturalist* 127, 571-576. (12.8)
- Field CB és mtsai. 1998. Primary production of the biosphere: Integrating terrestrial and oceanic components. *Science* 281, 237-240. (24.TA4)
- Filbee-Dexter K & RE Scheibling. 2014. Sea urchin barrens as alternative stable states of collapsed kelp ecosystems. *Marine Ecology Progress Series* 495,1-25. (21Á)
- Fineblum WL & MD Rausher. 1995. Tradeoff between resistance and tolerance to herbivore damage in a morning glory. *Nature* 377, 517-520. (15.TA2)
- Finlay BJ és mtsai. 1998. Protozoan diversity: converging estimates of the global number of free-living ciliate species. *Protist* 149, 29-37. (23Á)
- Finn JT. 1976. Measures of ecosystem structure and function derived from analysis of flows. *Journal of Theoretical Biology* 56, 363-380. (24.TA6)
- Finney BP és mtsai. 2000. Impacts of climatic change and fishing on Pacific salmon abundance over the past 300 years. *Science* 290, 795-799. (14.TA11)
- Firn RD & CG Jones. 2003. Natural products – a simple model to explain chemical diversity. *Natural Product Reports* 20, 382-391. (18.1.1)
- Fisher DN & JN Pruitt. 2020. Insights from the study of complex systems for the ecology and evolution of animal populations. *Current Zoology* 66, 1-14. (7TA3)
- Fisher MC és mtsai. 2009. Global emergence of *Batrachochytrium dendrobatidis* and amphibian chytridiomycosis in space, time, and host. *Annual Review of Microbiology* 63, 291-310. (11.5)
- Fisher MK & AW Shingleton. 2001. Host plant and ants influence the honeydew sugar composition of aphids. *Functional Ecology* 15, 544-550. (13.TA4)
- Fisher RA. 1930. *The Genetical Theory of Natural Selection*. Clarendon Press, Oxford. (5.3, 15.TA12)
- Fisher RA és mtsai. 1943. The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample from an animal population. *Journal of Animal Ecology* 12, 42-58. (18.5.1, 18.TA2)
- Fitter A. 2003. Making allelopathy respectable. *Science* 301, 1337-1338. (15.TA6, 21.TA4)
- Flatt T & WW Weisser. 2000. The effects of mutualistic ants on aphid life history traits. *Ecology* 81, 3522-3529. (13.TA4)
- Flecker AS. 1996. Ecosystem engineering by a dominant detritivore in a diverse tropical stream. *Ecology* 77, 1845-1854. (14.5)
- Fleming RA és mtsai. 2002. Scaling-up an autoregressive time-series model (of spruce budworm population dynamics) changes its qualitative behavior. *Ecological Modelling* 149, 127-142. (8.TA4)
- Flint MR & R van den Bosch. 1981. *Introduction to Integrated Pest Management*. Plenum Press, New York. (29Á)
- Flor HH. 1942. Inheritance of pathogenicity in *Melampsora lini*. *Phytopathology* 32, 653-669. (17.2.3)
- Flor HH. 1956. The complementary genic systems in flax and flax rust. *Advances in Genetics* 8, 29-54. (17.1, 17.TA3)
- Foley WJ és mtsai. 1992. Microbial digestion in the herbivorous lizard *Uromastix aegyptius* (Agamidae). *Journal of Zoology* 226, 387-398. (10.TA6)
- Fonseca CR. 1993. Nesting space limits colony size of the plant-ant *Pseudomyrmex concolor*. *Oikos* 67, 473-482. (13.2.3)
- Forbes SA. 1887. The lake as a microcosm. *Bulletin of the Scientific Association, Peoria*, 77-87. (Bevezetés III.1, 24.1)
- Ford EB. 1965. *Ecological Genetics*. Methuen & Co. Ltd., London, etc. (15.TA3)
- Ford PL. 2009. Grasslands and Savannas. In: Cilek V (ed). *Earth System: History and Natural Variability*. Vol. 3, EOLSS Publishers Co., Ltd., Oxford. 252-275. (20.2)
- Fordyce JA. 2010. Host shifts and evolutionary radiations of butterflies. *Proceedings of the Royal Society B* 277, 3735-3743. (17.1.2)
- Forister ML & SH Jenkins. 2017. A neutral model for the evolution of diet breadth. *American Naturalist* 190, E40-E54. (10.TA5)
- Forsman JT és mtsai. 2002. Positive fitness consequences of interspecific interaction with a potential competitor. *Proceedings of the Royal Society London B* 269, 1619-1623. (12.TA5).
- Forsman JT és mtsai. 2007. Mechanisms and fitness effects of interspecific information use between migrant and resident birds. *Behavioral Ecology* 18, 888-894. (12.TA5)
- Fortin D és mtsai. 2002. The temporal scale of foraging decisions in bison. *Ecology* 83, 970-982. (10.TA9)
- Fortin D és mtsai. 2003. Foraging ecology of bison at the landscape and plant community levels: the applicability of energy maximization principles. *Oecologia* 134, 219-227. (10.TA9)
- Fortin D és mtsai. 2015. Temporal dynamics in the foraging decisions of large herbivores. *Animal Production Science* 55, 376-383. (10.TA9)
- Forsman A & S Merilaita. 1999. Fearful symmetry: pattern size and asymmetry affects aposematic signal efficacy. *Evolutionary Ecology* 13, 131-140. (15.3.3)
- Fountain T és mtsai. 2016. Predictable allele frequency changes due to habitat fragmentation in the Glanville fritillary butterfly. *PNAS* 113, 2678-2683. (22.6.1)
- Fountain-Jones NM és mtsai. 2015. Moving beyond the guild concept: developing a practical functional trait framework for terrestrial beetles. *Ecological Entomology* 40, 1-13. (21.TA1)
- Fox BJ. 1983. Mammal species diversity in Australian heathlands: the importance of pyric succession and habitat diversity. In: Kruger FJ és mtsai (eds). *Mediterranean-Type*

- Ecosystems: The Role of Nutrients. (eds). Springer Verlag, Berlin, 473-489. (23Á)
- Fox BJ & JH Brown. 1993. Assembly rules for functional groups in North American desert rodent communities. *Oikos* 67, 358-370. (21.4.1)
- Fox JW. 2013. The intermediate disturbance hypothesis should be abandoned. *TREE* 28, 86-92. (22.TA6)
- Fox LR 1981. Defense and dynamics in plant-herbivore systems. *American Zoologist* 21, 853-864. (17.1.2)
- Fox LR & PA Morrow. 1981. Specialization: Species property or local phenomenon? *Science* 211, 887-893. (10.4.1)
- Frada MJ és mtsai. 2014. Zooplankton may serve as transmission vectors for viruses infecting algal blooms in the ocean. *Current Biology* 24, 2592-2597. (24.TA11)
- Fraenkel GS. 1959. The raison d'être of secondary plant substances. *Science* 129, 1466-1470. (10.1, 17.1.1)
- France RL. 2012. Omnivory, vertical food-web structure and system productivity: stable isotope analysis of freshwater planktonic food webs. *Freshwater Biology* 57, 787-794. (19.TA5)
- Frank SA. 1996. Models of parasite virulence. *Quarterly Review of Biology* 71, 37-77. (11.TA1)
- Frank SA & M Slatkin. 1992. Fisher's fundamental theorem of natural selection. *Trends in Ecology and Evolution* 7, 92-95. (4.2.1)
- Fraser LH & JP Grime. 1999. Aphid fitness on 13 grass species: a test of plant defence theory. *Canadian Journal of Botany* 77, 1783-1789. (15.TA5)
- Fraser LH és mtsai. 2015. Worldwide evidence of a unimodal relationship between productivity and plant species richness. *Science* 349, 302-305. (20.TA4)
- Frederiksen M és mtsai. 2006. From plankton to top predators: bottom-up control of a marine food web across four trophic levels. *Journal of Animal Ecology* 75, 1259-1268. (19.5)
- Freeland B. 1986. Arms races and covenants: The evolution of parasite communities. In: Kikkawa J & DJ Anderson (eds) *Community Ecology: Pattern and Process*. Blackwell Sci. Publ., Melbourne etc., 289-306. (17.TA2)
- Freeland WJ & WJ Boulton. 1992. Coevolution of food webs: parasites, predators and plant secondary compounds. *Biotropica* 24, 309-327. (17.3)
- Freeman M. 2005. Marine hyperparasites. In: Rohde K (ed). *Marine Parasitology*. CABI Publishing, Wallingford. 293-298. (11Á)
- Freeman S & RJ Rodriguez. 1993. Genetic conversion of a fungal plant pathogen to a nonpathogenic, endophytic mutualist. *Science* 260, 75-78. (13.2.1)
- Fremlin JH. 1964. How many people can the world support? *New Scientist* 415, 285-287. (27.1)
- Fretwell SD. 1972. *Populations in Seasonal Environment*. Princeton Univ. Press, Princeton. (16.TA12)
- Fretwell S. 1977. The regulation of plant communities by the food chains exploiting them. *Perspectives in Biology and Medicine* 20, 169-185. (19.3.3)
- Fretwell SD & HL Lucas. 1970. On territorial behaviour and other factors influencing habitat distribution in birds. I. Theoretical development. *Acta Biotheoretica* 19, 16-36. (6.TA4)
- Freund MB és mtsai. 2019. Higher frequency of Central Pacific El Niño events in recent decades relative to past centuries. *Nature Geoscience* 12, 450-455. (28.TA1)
- Fricke JM és mtsai. 2010. Geographic genetic differentiation of a malaria parasite, *Plasmodium mexicanum*, and its lizard host, *Sceloporus occidentalis*. *Journal of Parasitology* 96, 308-313. (11.5)
- Fritz RS. 1992. Community structure and species interactions of phytophagous insects on resistant and susceptible host plants. In: Fritz RS & EL Simms. (eds). *Plant Resistance to Herbivores and Pathogens: Ecology, Evolution, and Genetics*. Univ. of Chicago Press, Chicago & London, 240-277. (21.TA4)
- Frost PC és mtsai. 2005. Ecological stoichiometry in freshwater benthic ecosystems: an introduction. *Freshwater Biology* 50, 1781-1785. (14.2)
- Frost PC és mtsai. 2006. Threshold elemental ratios of carbon and phosphorus in aquatic consumers. *Ecology Letters* 9, 774-779. (14.4.7)
- Froy O és mtsai. 2003. Illuminating the circadian clock in monarch butterfly migration. *Science* 300, 1303-1305. (6.1.2)
- Fryxell JM és mtsai. 2007. Group formation stabilizes predator-prey dynamics. *Nature* 449, 1041-1044. (9.4)
- Fuhrman JA. 1999. Marine viruses and their biogeochemical and ecological effects. *Nature* 399, 541-548. (19Á, 25.4.3, 24.TA11)
- Fukami T. 2010. Community assembly dynamics in space. In: Verhoef HA & PJ Morin. (eds). *Community Ecology: Processes, Models and Applications*. Oxford Univ. Press, Oxford, 45-54. (21Á)
- Fukami T & PJ Morin. 2003. Productivity–biodiversity relationships depend on the history of community assembly. *Nature* 424, 423-426. (20.3.2, 20.TA4)
- Fukasawa Y és mtsai. 2014. Accumulation and decay dynamics of coarse woody debris in a Japanese old-growth subalpine coniferous forest. *Ecological Research* 29, 257-269. (14.4)
- Fussmann GF és mtsai. 2007. Eco-evolutionary dynamics of communities and ecosystems. *Functional Ecology* 21, 465-477. (Bevezetés III.8)
- Futuyma DJ. 1983. Selective factors in the evolution of host choice by phytophagous insects. In: Ahmad S (ed). *Herbivorous Insects: Host Seeking Behavior and Mechanisms*. Academic Press, New York, 227-244. (17.1.1)
- Futuyma DJ. 1991. Evolution of host specificity in herbivorous insects: genetic, ecological, and phylogenetic aspects. In: Price PW és mtsai (eds). *Plant-Animal Interactions: Evolutionary Ecology in Tropical and Temperate Regions*. John Wiley & Sons, Inc., 431-454. (17.1.1)

- Futuyma DJ. 2000. Some current approaches to the evolution of plant-herbivore interactions. *Plant Species Biology* 15, 1-9. (17.1, 26.1)
- Futuyma DJ & M Slatkin. 1983. Introduction. In: Futuyma DJ & M Slatkin (eds). *Coevolution*. Sinauer Associates Inc., Publ., Sunderland, 1-13. (17.1.2)
- Futuyma DJ & G Moreno. 1988. The evolution of ecological specialization. *Annual Review of Ecology and Systematics* 19, 207-233. (11.TA2)
- Futuyma DJ és mtsai. 1995. Genetic constraints on macroevolution: The evolution of host affiliation in the leaf beetle genus *Ophraella*. *Evolution* 49, 797-809. (17.TA2)
- Fürstenberg-Hägg J és mtsai. 2013. Plant defense against insect herbivores. *International Journal of Molecular Sciences* 14, 10242-10297. (15.TA1)
- Gadagkar R. 1989. An undesirable property of Hill diversity index N_2 . *Oecologia* 80, 140-141. (18.3.2, 18.TA1, 18.TA5)
- Gagneux S. 2012. Host-pathogen coevolution in human tuberculosis. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 367, 850-859. (11.TA3)
- Gaines SD & J Roughgarden. 1985. Larval settlement rate: a leading determinant of structure in an ecological community of the marine intertidal zone. *PNAS* 82, 3707-3711. (12.3.2)
- Gaitonde N és mtsai. 2018. Evolution of ontogenetic change in color defenses of swallowtail butterflies. *Ecology and Evolution* 8, 9751-9763. (15.3.3)
- Galdino CAB és mtsai. 2014. Helminths infection patterns in a lizard (*Tropidurus hispidus*) population from a semiarid Neotropical area: associations between female reproductive allocation and parasite loads. *Journal of Parasitology* 100, 864-867. (11.TA3)
- Gallé L. 1994. Formicoidea közösségek szerveződése. Doktori értekezés, Szeged. (Bevezetés III.5)
- Gallé L. 1998. Ekvilíbrio és nem-ekvilíbrio koegzisztencia közösségekben. In: Fekete G. (szerk) *A közösségi ökológia frontvonalai*. Scientia, Budapest, 11-33. (7.4.1, 7.4.2)
- Gallé L. 2013. *A szupraindividuális biológia alapjai: Populációk és közösségek ökológiája*. JATEPress, Szeged.
- Galleo-García N és mtsai. 2018. Genetic evidence of fragmented populations and inbreeding in the Colombian endemic Dahl's toad-headed turtle (*Mesoclemmys dahl*). *Conservation Genetics* 19, 221-233. (27.2.1)
- Galloway JN és mtsai. 2008. Transformation of the nitrogen cycle: recent trends, questions, and potential solutions. *Science* 320, 889-892. (24.4.2, 25.TA7)
- Gamberale G & BS Tullberg. 1996a. Evidence for a more effective signal in aggregated aposematic prey. *Animal Behaviour* 52, 597-601. (15Á)
- Gamberale G & BS Tullberg. 1996b. Evidence for a peak-shift in predator generalization among aposematic prey. *Proceedings of the Royal Society B* 263, 1329-1334. (15.TA12)
- Gandon S és mtsai. 2001. Imperfect vaccines and the evolution of pathogen virulence. *Nature* 414, 751-755. (11.TA1, 11.TA8)
- Gange AC és mtsai. 1994. Reduction of black vine weevil larval growth by vesicular-arbuscular mycorrhizal infection. *Entomologia experimentalis et applicata* 70, 115-119. (15.TA10)
- Garamszegi LZ. 2009. Patterns of co-speciation and host switching in primate malaria parasites. *Malaria Journal* 8, 110. (11.TA3)
- Garamszegi LZ. (ed.) 2014. *Modern Phylogenetic Comparative Methods and Their Application in Evolutionary Biology. Concepts and Practice*. Springer, Heidelberg, etc. (Utalások jegyzéke)
- Garamszegi LZ & G Herczeg. 2012. Behavioral syndromes, syndrome deviation and the within- and between-individual components of phenotypic correlations: when reality does not meet statistics. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 66, 1651-1658. (12.TA6)
- Garamszegi LZ és mtsai. 2013. A meta-analysis of correlated behaviours with implications for behavioural syndromes: relationships between particular behavioural traits. *Behavioral Ecology* 24, 1068-1080. (12.TA6)
- Garant D és mtsai. 2005. Evolution driven by differential dispersal within a wild bird population. *Nature* 433, 60-65. (6.3)
- Garate L és mtsai. 2015. Calcereous spherules produced by intracellular symbiotic bacteria protect the sponge *Hemimycale columella* from predation better than secondary metabolites. *Marine Ecology Progress Series* 523: 81-92. (15.3.3)
- Gardiner WR & P Geddes. 1980. The influence of body composition on the survival of juvenile salmon. *Hydrobiologia* 69, 67-72. (3.6)
- Gardner MR & WR Ashby. 1970. Connectance of large dynamic (cybernetic) systems: critical values for stability. *Nature* 228, 784. (20.2.1)
- Gardner RH és mtsai. 1989. Quantifying scale-dependent effects of animal movement with simple percolation models. *Landscape Ecology* 3, 217-227. (6.TA6)
- Gardner RH és mtsai. 1992. A percolation model of ecological flows. In: Hansen AJ & F di Castri (eds). *Landscape Boundaries. Consequences for Biotic Diversity and Ecological Flows*. Springer-Verlag New York, Inc., New York, 259-269. (22.TA4)
- Garrod DJ & BW Jones. 1974. Stock and recruitment relationships in the N.E. Atlantic cod stock and the implications for management of the stock. *Journal du Conseil International pour l'Exploration de la Mer* 173, 128-144. (28.3.3)
- Gascon C és mtsai. 2000. Receding forest edges and vanishing reserves. *Science* 288, 1356-1358. (22Á)
- Gass CL és mtsai. 1976. Regulation of food supply by feeding territoriality in the rufous hummingbird. *Canadian Journal of Zoology* 54, 2046-2054. (4.TA1)
- Gaston KJ. 2000. Global patterns in biodiversity. *Nature* 405, 220-227. (26.2.2, 26.2.3)

- Gaston KJ & JI Spicer. 1998. Biodiversity. An Introduction. Blackwell Science, Inc., Oxford. (26.1, 26.2.1)
- Gaston KJ & TM Blackburn. 1999. A critique for macroecology. *Oikos* 84, 353-368. (8.TA3)
- Gatehouse JA. 2002. Plant resistance toward insect herbivores: a dynamic interaction. *New Phytologist* 156, 145-169. (15.5)
- Gause GF. 1934. *The Struggle for Existence*. Williams and Wilkins, Baltimore. Újra nyomva. 1964. Hafner Publ. Co., New York. (2.2, 7.TA2, 8.1.2, 12.1, 12.3.1, 12.4, 12.6.1)
- Gauthier GM. 2015. Dimorphism in fungal pathogens of mammals, plants, and insects. *Plos Pathogens* 11, e1004608. (11.TA3)
- Gegenbauer C és mtsai. 2012. Uptake of ant-derived nitrogen in the myrmecophytic orchid *Caularthron bilamellatum*. *Annals of Botany* 110, 757-765. (13.TA5)
- Gemmell NJ és mtsai. 2020. The tuatara genome reveals ancient features of amniote evolution. *Nature* 584, 403-409. (27.2.1)
- Gemmill AW & AF Read. 1998. Counting the cost of disease resistance. *TREE* 13, 8-9. (15.TA10)
- Gere G. 1956. Investigations concerning the energy turn-over of the *Hyphantria cunea* Drury caterpillars. *Opuscula Zoologica* 1, 29-32. (24.1)
- Gere G. 1982. A szárazföldi ízeltlábúak és gerincesek produktivitásának alaptípusai. *A biológia aktuális problémái* 25, 216-236. (14.1, 24.1)
- Germain RM és mtsai. 2013. Spatial variability in plant predation determines the strength of stochastic community assembly. *American Naturalist* 182, 169-179. (21.TA1)
- Gershenzon J. 1994. The cost of plant chemical defense against herbivory: a biochemical perspective. In: Bernays EA (ed). *Insect-Plant Interactions-V*. CRC Press, Boca Raton, etc. 105-174. (15.5, 15.TA11)
- Geyer KM és mtsai. 2017. Primary productivity as a control over soil microbial diversity along environmental gradients in a polar desert ecosystem. *PeerJ* 5, e3377. (24.4.1)
- Gianoli E & F Carrasco-Urra. 2014. Leaf mimicry in a climbing plant protects against herbivory. *Current Biology* 24, 984-987. (15.3.2)
- Gibb J. 1954. Feeding ecology of tits, with notes of treecreeper and goldcrest. *Ibis* 96, 513-543. (12T, 12.6.1)
- Gifford EM & AS Foster. 1989. *Morphology and Evolution of Vascular Plants*. W. H. Freeman and Company, New York. (17.2.5)
- Gilardi JD és mtsai. 1999. Biochemical functions of geophagy in parrots: Detoxification of dietary toxins and cytoprotective effects. *Journal of Chemical Ecology* 25, 897-922. (16.4.1)
- Gilarranz IJ és mtsai. 2012. The architecture of weighted mutualistic networks. *Oikos* 121, 1154-1162. (19.TA6)
- Gilbert LE. 1975. Ecological consequences of a coevolved mutualism between butterflies and plants. In: Gilbert LE & PH Raven (eds). *Coevolution of Animals and Plants*. Univ. of Texas Press, Austin & London, 210-240. (15.3.2)
- Gilbert LE. 1983. Coevolution and mimicry. In: Futuyma DJ & M Slatkin (eds). *Coevolution*. Sinauer Associates Inc., Publ., Sunderland, 263-281. (17.TA1)
- Gilchrist GW. 1995. Specialists and generalists in changing environments. I. Fitness landscapes of thermal sensitivity. *The American Naturalist* 146, 252-270. (1.2.1)
- Gilg O és mtsai. 2003. Cyclic dynamics in a simple vertebrate predator-prey community. *Science* 302, 866-868. (9.4)
- Giller PS. 1984. *Community Structure and the Niche*. Chapman and Hall Ltd., London. (16.2.1, 16.3, Bevezetés III.2, III.3, 21.TA5)
- Giller PS & JHR Gee. 1987. The analysis of community organization: the influence of equilibrium, scale and terminology. In: Gee JHR & PS Giller (eds). *Organization of Communities. Past and Present*. Blackwell Sci. Publ., Oxford, etc. 519-542. (7.3.2, 7.4.2)
- Gillespie R. 2004. Community assembly through adaptive radiation in Hawaiian spiders. *Science* 303, 356-359. (21.TA1)
- Gillman LN és mtsai. 2015. Latitude, productivity and species richness. *Global Ecology and Biogeography* 24, 107-117. (20.TA4, 24.4.1, 26.2.2)
- Gillson L. 2004. Testing non-equilibrium theories in savannas: 1400 years of vegetation change in Tsavo National Park, Kenya. *Ecological Complexity* 1(4), 281-298. (7.3.2)
- Gilpin ME. 1975. Limit cycles in competition communities. *The American Naturalist* 109, 51-60. (20.2.1)
- Gilpin ME & ME Soulé. 1986. Minimum viable populations: processes of species extinction. In: Soulé ME. (ed.) *Conservation Biology. The Science of Scarcity and Diversity*. Sinauer Assoc. Inc., Sunderland, 19-34. (27.2.2)
- Ginzburg LR & HR Akçakaya. 1992. Consequences of ratio-dependent predation for steady-state properties of ecosystems. *Ecology* 73, 1536-1543. (9.TA1)
- Giombini MI és mtsai. 2009. Seed dispersal of the palm *Syagrus romanzoffiana* by tapirs in the semi-deciduous Atlantic Forest of Argentina. *Biotropica* 41, 408-413. (6.TA3)
- Giraldeau L-A. 2008. Social foraging. In: Danchin E és mtsai (eds). *Behavioural Ecology*. Oxford Univ. Press, Oxford, 257-283. (16.TA12 és 13)
- Giron D és mtsai. 2013. Cytokinins as key regulators in plant-microbe-insect interactions: connecting plant growth and defence. *Functional Ecology* 27, 599-609. (15.TA5)
- Gleason HA. 1922. On the relation between species and area. *Ecology* 3, 158-162. (23.TA4)
- Gleason HA. 1926. The individualistic concept of the plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 53, 7-26. (Bevezetés III.TA1)
- Godfray HCJ. 2014. Society, where none intrudes. *Science* 343, 1213-1214. (22.3.1)
- Godfray HCJ & MP Hassell. 1989. Discrete and continuous insect populations in tropical environments. *Journal of Animal Ecology* 58, 153-174. (9.4)
- Goh BS. 1979. Stability in models of mutualism. *The American Naturalist* 113, 261-275. (20.2.1)

- Goldstein G és mtsai. 2004. Bacterial degradation of black and white feathers. *Auk* 121, 656-659. (14.TA11)
- Gómez-Zurita J és mtsai. 2007. Recalibrated tree of leaf beetles (Chrysomelidae) indicates independent diversification of Angiosperms and their insect herbivores. *PLoS ONE* 2(4): e360. (17.TA2)
- González A és mtsai. 1998. Metapopulation dynamics, abundance, and distribution in a microecosystem. *Science* 281, 2045-2047. (22.6.2)
- Goodale E és mtsai. 2010. Interspecific information transfer influences animal community structure. *TREE* 23, 354-361. (12.TA5)
- Gorb E & S Gorb. 2003. Seed Dispersal by Ants in a Deciduous Forest Ecosystem. Mechanisms, Strategies, Adaptations. Springer Science+Business Media, Dordrecht. (13/25. kép)
- Goss-Custard JD. 1977. Optimal foraging and the size selection of worms by redshank, *Tringa totanus*, in the field. *Animal Behaviour* 25, 10-29. (16.TA5)
- Gotelli NJ & GR Graves 1996. Null-models in ecology. Smithsonian Institution Press, Washington and London. (21.1.1, 21.3.1, 21.TA2, 23Á)
- Gotelli NJ & AM Ellison. 2002. Assembly rules for New England ant assemblages. *Oikos* 99, 591-599. (21.1.1)
- Gotelli NJ & DJ McCabe. 2002. Species co-occurrence: a meta-analysis of J. M. Diamond's assembly rules model. *Ecology* 83, 2091-2096. (21.TA1)
- Gould F. 1991. The evolutionary potential of crop pests. *American Scientist* 79, 496-507. (15.3.2, 15.TA12)
- Gould SJ & RC Lewontin. 1979. The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: A critique of the adaptationist programme. *Proceedings of the Royal Society London B* 205, 581-598. (16.TA15)
- Goulden CE & LL Hornig. 1980. Population oscillations and energy reserves in planktonic cladocera and their consequences to competition. *PNAS* 77, 1716-1720. (4.3.4)
- Govaert L. és mtsai. 2021. Competition alters species' plastic and genetic response to environmental change. *Science Reports* 11, 23518. (12.8)
- Gowda JH. 1996. Spines of *Acacia tortilis*: What do they defend and how? *Oikos* 77, 279-284. (15.3.3)
- Gowda J & E Raffaele. 2004. Spine production is induced by fire: a natural experiment with three *Berberis* species. *Acta Oecologica* 26, 239-245. (22.2.1)
- Götmark F és mtsai. 1997. Natural selection and sexual dimorphism: sex-biased sparrowhawk predation favours crypsis in female chaffinches. *Oikos* 80, 540-548. (15.TA12)
- Graham JB és mtsai. 1995. Implications of the late Palaeozoic oxygen pulse for physiology and evolution. *Nature* 375, 117-120. (24.2)
- Grajal A. 1995. Digestive efficiency of the hoatzin, *Opisthocomus hoazin* – a folivorous bird with foregut fermentation. *Ibis* 137, 383-388. (10.TA6)
- Grant BR & PR Grant. 1993. Evolution of Darwin's finches caused by a rare climatic event. *Proceedings of the Royal Society London B* 251, 111-117. (12.6.3)
- Grant BR & PR Grant. 2003. What Darwin's finches can teach us about the evolutionary origin and regulation of biodiversity. *BioScience* 53, 965-975. (17.2.1)
- Grant PR. 2005. The priming of periodical cicada life cycles. *Trends in Ecology & Evolution* 20, 169-174. (3.TA4)
- Grant PR & BR Grant. 2006. Evolution of character displacement in Darwin's finches. *Science* 313, 224-226. (17Á)
- Grant PR és BR Grant. 2008. How and why species multiply. Princeton Univ. Press. (12.6)
- Grassle JF és mtsai. 1979. Ecological Diversity in Theory and Practice. International Co-operative House, Fairland. (18.1)
- Graves GR & NJ Gotelli. 1993. Assembly of avian mixed-species flocks in Amazonia. *PNAS* 90, 1388-1391. (21.2)
- Gravel D és mtsai. 2011. Trophic theory of island biogeography. *Ecology Letters* 14, 1010-1016. (23.TA18)
- Gray JS. 1981. The Ecology of Marine Sediments. Cambridge Univ. Press, Cambridge. (18.5.2)
- Gray JS. 1987. Species–abundance patterns. In: Gee JHR & PS Giller (eds). *Organization of Communities. Past and Present*. Blackwell Sci. Publ., London, 53-67. (18.5.1)
- Gray RA. 1952. Composition of honeydew excreted by pineapple mealybugs. *Science* 115, 129-133. (10.4)
- Green DH és mtsai. 1993. The other carbon cycle. *Nature* 365, 210-211. (25.4.4)
- Green JP és mtsai. 2015. Leaf colour as a signal of chemical defence to insect herbivores in wild cabbage (*Brassica oleracea*). *PLoS ONE* 10, e0136884. (10.3.1)
- Greenaway P & S Raghaven. 1998. Digestive strategies in two species of leaf-eating land crabs (Brachyura: Gecarcinidae) in a rain forest. *Physiological Zoology* 71, 36-44. (10.4.1)
- Greenlee KJ & JF Harrison. 2005. Respiratory changes throughout ontogeny in the tobacco hornworm caterpillar, *Manduca sexta*. *Journal of Experimental Biology* 208, 1385-1392. (5.2.2)
- Greenwood M és mtsai. 2011. A unique resource mutualism between the giant bornean pitcher plant, *Nepenthes rajah*, and members of a small mammal community. *PLoS ONE* 6, e21114. (13.1.1)
- Greenwood PJ és mtsai. 1978. Inbreeding and dispersal in the great tit. *Nature* 271, 52-54. (6.3.2)
- Gregory N és mtsai. 2015. Big dung beetles dig deeper: trait-based consequences for faecal parasite transmission. *International Journal for Parasitology* 45, 101-105. (21.TA1)
- Grenfell B & J Harwood. 1997. (Meta)population dynamics of infectious diseases. *TREE* 12, 395-399. (11.4.2, 11.TA6, 22.3.1)
- Grime JP. 1973. Control of species density in herbaceous vegetation. *Journal of Environmental Management* 1, 151-167. (20.3.4, 20.TA4, 21.5)
- Grime JP. 1979. *Plant Strategies and Vegetation Processes*. Wiley, Chichester. (15.TA5, 22.1)

- Grime JP. 1998. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology* 86, 902-910. (20.TA4)
- Grime JP és mtsai. 1996. Evidence of a causal connection between anti-herbivore defence and the decomposition rate of leaves. *Oikos* 77, 489-494. (14.TA8)
- Grinnell J. 1917. The niche relationships of the Californian thrasher. *Auk* 34, 427-433. (2.2, 2.TA1)
- Gripenberg S és mtsai. 2010. A meta-analysis of preference-performance relationships in phytophagous insects. *Ecology Letters* 13, 383-393. (10.TA3)
- Gross K & BJ Cardinale. 2007. Does species richness drive community production or vice versa? Reconciling historical and contemporary paradigms in competitive communities. *The American Naturalist* 170, 207-220. (20.3.4, 20.TA6)
- Gross K és mtsai. 2014. Species richness and the temporal stability of biomass production: A new analysis of recent biodiversity experiments. *The American Naturalist* 183, 1-12. (20.3.2)
- Groves RH & JD Williams. 1975. Growth of skeleton weed (*Chondrilla juncea* L.) as affected by growth of subterranean clover (*Trifolium subterraneum* L.) and infection by *Puccinia chondrillina* Bubak & Syd. *Australian Journal of Agricultural Research* 26, 975-983. (12.2)
- Gruber N & JN Galloway. 2008. An Earth-system perspective of the global nitrogen cycle. *Nature* 451, 293-296. (25.4.2)
- Grutter AS és mtsai. 2003. Cleaner fish drives local fish diversity on coral reefs. *Current Biology* 13, 64-67. (13.TA11)
- Guégan J-F és mtsai. 1992. Can host body size explain the parasite species richness in tropical freshwater fishes? *Oecologia* 90, 197-204. (11.TA10)
- Guglielmo CG és mtsai. 1996. Nutritional costs of a plant secondary metabolite explain selective foraging by ruffed grouse. *Ecology* 77, 1103-1115. (10.TA6)
- Gunderson AR. 2008. Feather-degrading bacteria: a new frontier in avian and host-parasite research? *Auk* 125, 972-979. (11.TA3)
- Gustafsson L. 1987. Interspecific competition lowers fitness in collared flycatchers *Ficedula albicollis*: an experimental demonstration. *Ecology* 68, 291-296. (12.TA5)
- Gustafsson LWJ Sutherland. 1988. The costs of reproduction in the Collared Flycatcher *Ficedula albicollis*. *Nature* 335, 813-815. (5.TA2, 5.TA4)
- Gustafsson L és mtsai. 1995. Trade-offs between life-history traits and a secondary sexual character in male collared flycatchers. *Nature* 375, 311-313. (5.Á)
- Habetha M és mtsai. 2003. The *Hydra viridis*/*Chlorella* symbiosis. Growth and sexual differentiation in polyps without symbionts. *Zoology* 106, 101-108. (13.1.2)
- Haddad NM és mtsai. 2008. Species' traits predict the effects of disturbance and productivity on diversity. *Ecology Letters* 11, 348-356. (22.TA6)
- Haddad NM és mtsai. 2011. Plant diversity and the stability of foodwebs. *Ecology Letters* 14, 42-46. (20.TA3)
- Hadwen S & LJ Palmer. 1922. Reindeer in Alaska. US Department of Agriculture Bulletin 1089, 74. (4.TA4)
- Haemig PD. 1992. Competition between ants and birds in a Swedish forest. *Oikos* 65, 479-483. (21.3.1)
- Hafernik J & L Saul-Gershenz. 2000. Beetle larvae cooperate to mimic bees. *Nature* 405, 35-36. (5.TA16)
- Hafner MS és mtsai. 1994. Disparate rates of molecular evolution in cospeciating hosts and parasites. *Science* 265, 1087-1090. (17.1.2)
- Haila Y és mtsai. 1983. Colonization of islands by land birds: prevalence functions in a Finnish archipelago. *Journal of Biogeography* 10, 499-531. (23.TA3)
- Hairston NG. 1980. The experimental test of an analysis of field distributions: competition in terrestrial salamanders. *Ecology* 61, 817-826. (12.3.3)
- Hairston NG & NG Hairston. 1993. Cause-effect relationships in energy-flow, trophic structure, and interspecific interactions. *American Naturalist* 142, 379-411. (24.1)
- Hairston NG és mtsai. 1960. Community structure, population control, and competition. *The American Naturalist*. 94, 421-425. (10.5, 10.6.1, 17.TA2, 19.3.3, 25.TA10)
- Hairston NG és mtsai. 1995. Age and survivorship of diapausing eggs in a sediment egg bank. *Ecology* 76, 1706-1711. (1.TA2)
- Halaj J & DH Wise. 2001. Terrestrial trophic cascades: How much do they trickle? *The American Naturalist* 157, 262-281. (19.5)
- Haldane JBS. 1932. *The Causes of Evolution*. London, Longmans. (5.TA7)
- Haldane JBS. 1949. Disease and evolution. *La Ricerca Scientifica (Suppl.)* 19, 68-76. (11.5)
- Hall SJ & DG Raffaelli. 1993. Food webs: Theory and reality. *Advances in Ecological Research* 24, 187-239. (19.Á)
- Hall AR és mtsai. 2012. Diversity-disturbance relationships: frequency and intensity interact. *Biology Letters* 8, 768-771. (22.5)
- Hall-Spencer JM és mtsai. 2008. Volcanic carbon dioxide vents show ecosystem effects of oceanic acidification. *Nature* 454, 96-99. (25.4.3)
- Halpern B & T Péchy. 2018. A Felső Turjánvidék viperaéllőhelyei. In: *Természetvédelem és Kutatás a Turjánvidék Északi Részén*, Rosalia 10, 915-928. (27.2.2)
- Hamilton AJ és mtsai. 2010. Quantifying uncertainty in estimation of tropical arthropod species richness. *The American Naturalist* 176, 90-95. (18.TA4)
- Hamilton AJ és mtsai. 2013. Estimating global arthropod species richness: refining probabilistic models using probability bounds analysis. *Oecologia* 171, 357-365. (10.4.1)
- Hamilton JG és mtsai. 2001. The carbon-nutrient balance hypothesis: its rise and fall. *Ecology Letters* 4, 86-95. (15.TA5)
- Hamilton WD. 1963. The evolution of altruistic behavior. *The American Naturalist* 97, 354-356. (5.TA7)
- Hamilton WD. 1964. The genetical evolution of social behaviour, parts I and II. *Journal of Theoretical Biology* 7, 1-52. (5.TA7)

- Hamilton WD és mtsai. 1990. Sexual reproduction as an adaptation to resist parasites (A Review). PNAS 87, 3566-3573. (11.TA3)
- Hammill E és mtsai. 2008. Costs, benefits and the evolution of inducible defences: a case study with *Daphnia pulex*. Journal of Evolutionary Biology 21, 705-715. (15.TA12)
- Hanley ME és mtsai. 2007. Plant structural traits and their role in anti-herbivore defence. Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics 8, 157-178. (15.3.3)
- Hanley TA. 1980. Nutritional constraints on food and habitat selection by sympatric ungulates. Ph.D. dissertation, Univ. Washington, Seattle. (16.4.1)
- Hansen A és mtsai. 1991. Growth and reproductive performance of a seeder and a resprouter species of *Bossiaea* as a function of plant age after fire. Annals of Botany 67, 497-509. (22.2.1)
- Hansen MC és mtsai. 2013. High-resolution global maps of 21st-century forest cover change. Science 342, 850-855. (27.TA3)
- Hansen TF és mtsai. 1999. Interspecific and intraspecific competition as causes of direct and delayed density dependence in a fluctuating vole population. PNAS 96: 986-991. (4.TA7)
- Hanski I. 1982. Dynamics of regional distribution: the core and satellite species hypothesis. Oikos 38, 210-221. (Utalások jegyzéke)
- Hanski I. 1986. Population dynamics of shrews on small islands accord with the equilibrium model. Biological Journal of the Linnean Society 28, 23-36. (23.TA11)
- Hanski I. 1990. Density dependence, regulation and variability in animal populations. Philosophical Transactions of the Royal Society B 330, 141-150. (4.2.1)
- Hanski I. 1992. Inferences from ecological incidence functions. American Naturalist 139, 657-662. (23.TA8)
- Hanski I. 1998. Metapopulation dynamics. Nature 396, 41-49. (23Á)
- Hanski I. 1999. Metapopulation Ecology. Oxford Univ. Press, Oxford. (23.3.1, 23.TA8)
- Hanski I. 2001. Population dynamic consequences of dispersal in local populations and in metapopulations. In: Clobert J, E Danchin, AA Dhont & JD Nichols (eds). Dispersal. Oxford Univ. Press, Oxford, 283-298. (23.TA16)
- Hanski I & S Kuusela. 1977. An experiment on competition and diversity in the carrion fly community. Annales Entomologici Fennici 43, 108-115. (12.5.3)
- Hanski I & ME Gilpin (eds). 1997. Metapopulation Biology. Ecology, Genetics, and Evolution. Academic Press, San Diego. (Utalások jegyzéke)
- Hanski I és mtsai. 1993. Population oscillations of boreal rodents: regulation by mustelid predators leads to chaos. Nature 364, 232-235. (9.4)
- Hanski I és mtsai. 2001. Small-rodent dynamics and predation. Ecology 82, 1505-1520. (9.4)
- Hanski I és mtsai. 2013. Species-fragmented area relationship. PNAS 110, 12715-12720. (23.TA15)
- Haraszthy L. (szerk.) 2022. Özönállatfajok Magyarországon. Duna–Ipoly Nemzeti Park Igazgatóság – Külgazdasági és Külügyminisztérium, Budapest. Rosalia kézikönyvek 5. (6.3) <https://www.dunaipoly.hu/hu/tudastar/kiadvanyok/rosalia>
- Harbison CW & DH Clayton. 2011. Community interactions govern host-switching with implications for host-parasite coevolutionary history. PNAS 108, 9525-9529. (17K)
- Harder LD & SD Johnson. 2009. Darwin's beautiful contrivances: evolutionary and functional evidence for floral adaptation. New Phytologist 183, 530-545. (17.TA1)
- Hardin G. 1960. The competitive exclusion principle. Science 131, 1292-1297. (12.4)
- Hardin G. 1968. The tragedy of the commons. Science 162, 1243-1248. (3.10.1, 13.TA1)
- Harmon LJ és mtsai. 2019. Detecting the macroevolutionary signal of species interactions. Journal of Evolutionary Biology 32, 769-782. (17.1)
- Hardy AC és PS Milne. 1938. Studies in the distribution of insects by aerial currents. Journal of Animal Ecology 7, 199-229. (6.TA6)
- Harms KE és mtsai. 2000. Pervasive density-dependent recruitment enhances seedling diversity in a tropical forest. Nature 404, 493-495. (22.TA7)
- Harper JL. 1975. New Biological Books: Allelopathy by E.L. Rice. Quarterly Review of Biology 50, 493-495. (15.TA6)
- Harper JL. 1977. Population Ecology of Plants. Academic Press, London, etc. (3.1, 21.1)
- Harris MR & L Siefferman. 2014. Interspecific competition influences fitness benefits of assortative mating for territorial aggression in eastern bluebirds (*Sialia sialis*). PLoSOne 9, e88668. (12.TA6)
- Harrison S & A Hastings. 1996. Genetic and evolutionary consequences of metapopulation structure. TREE 11, 180-186. (23Á)
- Harrison S & R Noss. 2017. Endemism hotspots are linked to stable climatic refugia. Annals of Botany 119, 207-214. (26.2.1)
- Hart A & M Begon. 1982. The status of general reproductive-strategy theories, illustrated in winkles. Oecologia 52. 37.42. (5.TA12)
- Harte J. 2011. Maximum Entropy and Ecology. A Theory of Abundance, Distribution, and Energetics. Oxford Univ. Press, Oxford. (18.TA3, 23.TA10)
- Hartfield M & S Alizon. 2013. Introducing the outbreak threshold in epidemiology. PLoS Pathogens 9, e1003277. (11.TA13)
- Hartley SE & CG Jones. 1998. Plant chemistry and herbivory, or why the world is green. In: MJ Crawley (ed). Plant Ecology. 2nd ed. Blackwell Sci., Oxford, 284-324. (15.TA10, 17.2.5)
- Hartley SE & AC Gange. 2009. Impacts of plant symbiotic fungi on insect herbivores: mutualism in a multitrophic context. Annual Review of Entomology 54, 323-342. (13.3, 15.TA12)

- Hartnett DC & GWT Wilson. 1999. Mycorrhizae influence plant community structure and diversity in tallgrass prairie. *Ecology* 80, 1187-1195. (18.TA1, 19.TA5)
- Harvell CD és mtsai. 2002. Climate warming and disease risks for terrestrial and marine biota. *Science* 296, 2158-2162. (11.5)
- Harvey PH & RJ Paxton. 1981. The evolution of aposematic coloration. *Oikos* 37, 391-393. (15.TA12)
- Harvey PH & MD Pagel. 1991. *The Comparative Method in Evolutionary Biology*. Oxford, Oxford Univ. Press. (Utalások jegyzéke)
- Harvey PH and JL Gittleman. 1992. Correlates of carnivory: Approaches and answers. In: MJ Crawley (ed). *Natural Enemies. The Population Biology of Predators, Parasites and Diseases*. Blackwell Sci. Publ., Oxford, etc. 26-114. (9Á)
- Hassell MP & TRE Southwood. 1978. Foraging strategies of insects. *Annual Review of Systematics and Ecology* 9, 75-98. (6.1)
- Hassell MP és mtsai. 1991. The persistence of host-parasitoid associations in patchy environments. I. A general criterion. *The American Naturalist* 138, 568-583. (7.TA3)
- Hastings A. 1988. Food web theory and stability. *Ecology* 69, 1665-1668. (20.2.1, 20.TA6)
- Hatton IA és mtsai. 2015. The predator-prey power law: Biomass scaling across terrestrial and aquatic biomes. *Science* 349, aac6284. (24.TA1)
- Hättenschwiler S és mtsai. 2005. Biodiversity and litter decomposition in terrestrial ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 36, 191-218. (14.TA14)
- Hauber ME & RM Kilner. 2007. Coevolution, communication, and host-chick mimicry in parasitic finches: who mimics whom? *Behavioral Ecology and Sociobiology* 61, 497-503. (11.TA2)
- Haukisalmlí V. 1989. Intestinal helminth communities of *Sorex* shrews in Finland. *Annales Zoologici Fennici* 26, 401-409. (11.TA3)
- Haukisalmlí V és mtsai. 1994. Helminth parasitism does not increase the vulnerability of the field vole *Microtus agrestis* to predation by the Ural owl *Strix uralensis*. *Annales Zoologici Fennici* 31, 263-269. (11.TA3)
- Havmøller RG és mtsai. 2016. Will current conservation responses save the Critically Endangered Sumatran rhinoceros *Dicerorhinus sumatrensis*? *Oryx*, 50, 355-359. (27.2.2)
- Hawkins BA. 1992. Parasitoid-host food webs and donor control. *Oikos* 65, 159-162. (19.TA5)
- Hawkins BA & NJ Mills. 1996. Variability in parasitoid community structure. *Journal of Animal Ecology* 65, 501-516. (Bevezetés III.TA3)
- Hawkins BA és mtsai. 1997. Source food webs as estimators of community web structure. *Acta Oecologica* 18, 575-586. (19.TA3)
- Hay ME. 1986. Associational plant defenses and the maintenance of species-diversity: turning competitors into accomplices. *American Naturalist* 128, 617-641. (15.TA10)
- Hayden BP és mtsai. 1984. Classification of coastal and marine environments. *Environmental Conservation* 11, 199-207. (26.2.1)
- Haydon DT. 2000. Maximally stable model ecosystems can be highly connected. *Ecology* 81, 2631-2636. (20.2.1)
- Hays GC és mtsai. 2004. Endangered species: Pan-Atlantic leatherback turtle movements. *Nature* 429, 522-522. (6Á)
- He F & SP Hubbell. 2011. Species–area relationships always overestimate extinction rates from habitat loss. *Nature* 473, 368-371. (23.TA15, 28.2)
- He F és mtsai. 2005. The local-regional relationship: Immigration, extinction, and scale. *Ecology* 86, 360-365. (23.TA14)
- Heads PA & JH Lawton. 1985. Bracken, ants and extrafloral nectaries. III. How insect herbivores avoid ant predation. *Ecological Entomology* 10, 29-42. (13.1.1)
- Heal OW. 1968. The IBP/PT study at Moor House, United Kingdom. *Proceedings Working Meeting on Analysis of Ecosystems: Tundra Zone, 22-24*. Oslo, Norway: Norwegian I. B. C., 87. (24.1)
- Heaney LR. 1986. Biogeography of mammals in SE Asia: estimates of rates of colonization, extinction and speciation. *Biological Journal of the Linnean Society* 28, 127-165. (23.2.4)
- Heard SB & JJ Mlynarek. 2018. Strong and complex host- and habitat-associated genetic differentiation in an apparently polyphagous leaf mining insect. *Biological Journal of the Linnean Society* 125, 885-899. (10.TA5)
- Heath KD & P Tiffin. 2009. Stabilizing mechanisms in a legume-*Rhizobium* mutualism. *Evolution* 63, 652-662. (13.TA11)
- Heatwole H & DM Davis. 1965. Ecology of three sympatric species of parasitic insects of the genus *Megarhyssa* (Hymenoptera: Ichneumonidae). *Ecology* 46, 140-150. (21Á)
- Hegyí G és mtsai. 2022. Functional integration of multiple sexual ornaments: signal coherence and sexual selection. *The American Naturalists* 200, 486-505. (14.TA11)
- Heil M. 2008. Indirect defence via tritrophic interactions. *New Phytologist* 178, 41-61. (15Á)
- Heil M. 2011. Plant-mediated interactions between above- and below-ground communities at multiple trophic levels. *Journal of Ecology* 99, 3-6. (Bevezetés III.TA5)
- Heil M és mtsai. 2001. On benefits of indirect defence: short- and long-term studies of antiherbivore protection via mutualistic ants. *Oecologia* 126, 395-403. (13.TA15)
- Heil M és mtsai. 2004a. Main nutrient compounds in food bodies of Mexican *Acacia* ant-plants. *Chemoecology* 14, 45-52. (13.1.3)
- Heil M és mtsai. 2004b. Evolutionary change from induced to constitutive expression of an indirect plant resistance. *Nature* 430, 205-209. (15.TA12)
- Heil M és mtsai. 2005. Postsecretory hydrolysis of nectar sucrose and specialization in ant/plant mutualism. *Science* 308, 560-563. (13.TA8)

- Heil M és mtsai. 2009. Divergent investment strategies of *Acacia* myrmecophytes and the coexistence of mutualists and exploiters. PNAS 106, 18091-18096. (13.1.1)
- Heil M és mtsai. 2014. Partner manipulation stabilises a horizontally transmitted mutualism. Ecology Letters 17, 185-192. (13.TA8)
- Heimann M & M Reichstein. 2008. Terrestrial ecosystem carbon dynamics and climate feedbacks. Nature 451, 289-292. (25.4.4)
- Heinrich B & PH Raven. 1972. Energetics and pollination ecology. Science 176, 597-602. (13.1.2)
- Heip C. 1974. A new index measuring evenness. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 54, 555-557. (18.TA1)
- Heip CHR és mtsai. 1998. Indices of diversity and evenness. Océanis 24, 61-87. (18.2)
- Helfield JM & RJ Naiman. 2006. Keystone interactions: salmon and bear in riparian forests of Alaska. Ecosystems 9, 167-180. (14.TA11)
- Helzer CJ & DE Jelinski. 1999. The relative importance of patch area and perimeter–area ratio to grassland breeding birds. Ecological Applications 9, 1448-1458. (22Á)
- Hembry DH & DM Althoff. 2016. Diversification and coevolution in brood pollination mutualisms: Windows into the role of biotic interactions in generating biological diversity. American Journal of Botany 103, 1783-1792. (17.TA1)
- Hembry DH és mtsai. 2012. Repeated colonization of remote islands by specialized mutualists. Biology Letters 8, 258-261. (23.TA17)
- Hembry DH és mtsai. 2013. Phytophagous insect community assembly through niche conservatism on oceanic islands. Journal of Biogeography 40, 225-235. (21.3.1)
- Hempson GP és mtsai. 2015. Ecology of grazing lawns in Africa. Biological Reviews 90, 979-994. (22.TA2)
- Hendrix SD. 1988. Herbivory and its impact on plant reproduction. In: Lovett Doust J & L Lovett Doust (eds). Plant Reproductive Ecology. Patterns and Strategies. Oxford Univ. Press, Oxford, etc., 246-266. (10.4.2)
- Hendry AP. 2013. Key questions in the genetics and genomics of eco-evolutionary dynamics. Heredity 111, 456-466. (8.3)
- Henneman ML & J Memmott. 2001. Infiltration of a Hawaiian community by introduced biological control agents. Science 293, 1314-1316. (19Á)
- Herczeg G és mtsai. 2006. Experimental support for the cost–benefit model of lizard thermoregulation. Behavioural Ecology and Sociobiology 60, 405-414. (1.2.1)
- Herman O. 1901. A madarak hasznáról és káráról. Magyar Királyi Földmívelésügyi Minister Kiadványa. (29.1)
- Herms DA & WJ Mattson. 1992. The dilemma of plants: to grow or defend. Quarterly Review of Biology 67, 283-335. (15.TA5)
- Hernandez AD & MVK Sukhdeo. 2008. Parasites alter the topology of a stream food web across seasons. Oecologia 156, 613-624. (19.TA5, 22.3.3)
- Herre EA. 1993. Population structure and the evolution of virulence in nematode parasites of fig wasps. Science 259, 1442-1445. (11.TA3, 11.TA5, 13.TA1)
- Herrel A és mtsai. 2004. Frugivory in polychrotid lizards: effects of body size. Oecologia 140, 160-168. (10.TA6)
- Herrera CM. 2002. Seed dispersal by vertebrates. In: Herrera CM & O Pellmyr (eds). Plant-Animal Interactions. An Evolutionary Approach. Blackwell Publ., Oxford, 185-208. (13.1.4, 17.2.4)
- Heske EJ és mtsai. 1994. Long-term experimental study of a Chihuahuan desert rodent community: 13 years of competition. Ecology 75, 438-445. (21.4.1)
- Hessen DO & TR Anderson. 2008. Excess carbon in aquatic organisms and ecosystems: physiological, ecological, and evolutionary implications. Limnology and Oceanography 53, 1685-1696. (1.TA3, 24.5, 23.6)
- Hessen DO és mtsai. 2004. Carbon sequestration in ecosystems: the role of stoichiometry. Ecology 85, 1179-1192. (1.TA3, 14.2, 25.4.4)
- Hetttyey A és mtsai. 2014. Inducible chemical defences in animals. Oikos 123, 1025-1028. (15.4)
- Hetttyey A és mtsai. 2019. Mitigating disease impacts in amphibian populations: capitalizing on the thermal optimum mismatch between a pathogen and its host. Frontiers in Ecology and Evolution 7, 00254. (11.5)
- Heylen D és mtsai. 2013. Ecological factors that determine *Ixodes ricinus* tick burdens in the great tit (*Parus major*), an avian reservoir of *Borrelia burgdorferi* s.l. International Journal for Parasitology 43, 603-611. (11.1)
- Hidding B és mtsai. 2013. A large herbivore triggers alternative successional trajectories in the boreal forest. Ecology 94, 2852-2860. (22.3.2)
- Hildrew AGCR Townsend. 1980. Aggregation, interference and foraging by larvae of *Plectrocnemia conspersa* (Trichoptera: Polycentropodidae). Animal Behaviour 28, 553-560. (16.4.2)
- Hill JK és mtsai. 1996. Effects of habitat patch size and isolation on dispersal by *Hesperia comma* butterflies: implications for metapopulation structure. Journal of Animal Ecology 65, 725-735. (23.TA16)
- Hill MO. 1973. Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. Ecology 54, 427-432. (18.2, 18.2.1, 18.TA3)
- Hillebrand H. 2004. On the generality of the latitudinal diversity gradient. The American Naturalist 163, 192-211. (18.1.2)
- Hinck S és mtsai. 2007. Physiological adaptation of a nitrate storing *Beggiatoa* sp. to diel cycling in a phototrophic hypersaline mat. Applied and Environmental Microbiology 73, 7013-7022. (25.TA5)
- Hirth DH & DR McCullough. 1977. Evolution of alarm signals in ungulates with special reference to white-tailed deer. The American Naturalist 111, 31-42. (15.3.3)
- Hiscock MR és mtsai. 2008. Photosynthetic maximum quantum yield increases are an essential component of the Southern Ocean phytoplankton response to iron. PNAS 105, 4775-4780. (25.TA6)

- Hixon MA és mtsai. 2002. Population regulation: historical context and contemporary challenges of open vs. closed systems. *Ecology* 83, 1490-1508. (4.TA2)
- Hobbs NT. 1990. Diet selection by generalist herbivores: a test of the linear programming model. In: Hughes RN. (ed). *Behavioural mechanisms of food selection*. Springer-Verlag, Berlin, 395-413. (16.4.1)
- Hobbs NT. 2006. Large herbivores as sources of disturbance in ecosystems. In: Danell K, P Duncan, R Bergström & J Pastor. (eds). *Large Herbivore Ecology, Ecosystem Dynamics and Conservation*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, etc., 261-288. (22.3.2)
- Hochberg ME. 1991. Viruses as costs to gregarious feeding-behavior in the Lepidoptera. *Oikos* 61, 291-296. (11.TA3)
- Hochberg ME és mtsai. 1994. The influences of tree biology and fire in the spatial structure of the West African Savannah. *Journal of Ecology* 82, 217-226. (22.TA2)
- Hocking B. 1975. Ant-plant mutualism: evolution and energy. In: Gilbert LE & PH Raven (eds). *Coevolution of Animals and Plants*. Univ. of Texas Press, Austin & London, 78-90. (13.1.3)
- Hodge A és mtsai. 2001. An arbuscular mycorrhizal fungus accelerates decomposition and acquires nitrogen directly from organic material. *Nature* 413, 297-299. (14.TA4)
- Hodgson D és mtsai. 2015. What do you mean, 'resilient'? *TREE* 30, 503-506. (20.TA3)
- Hodkinson ID & MK Hughes. 1982. *Insect Herbivory*. Chapman and Hall, London and New York. (10.3.5)
- Hodkinson ID és mtsai. 2001. What a wonderful web they weave: spiders, nutrient capture and early ecosystem development in the high Arctic – some counter-intuitive ideas on community assembly. *Oikos* 95, 349-352. (21.TA6)
- Hoffman SL. 1996. Artemether in severe malaria – still too many deaths. *New England Journal of Medicine* 335, 124-126. (11.TA3)
- Holdaway RJ & AD Sparrow. 2006. Assembly rules operating along a primary riverbed-grassland successional sequence. *Journal of Ecology* 94, 1092-1102. (21.TA5)
- Holden C. 1989. Entomologists wane as insects wax. *Science* 246, 754-756. (13.TA4)
- Holland HD. 2006. The oxygenation of the atmosphere and oceans. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 361, 903-915. (24.2, 24.TA2)
- Holland JN és mtsai. 2011. Consequences of ants and extrafloral nectar for a pollinating seed-consuming mutualism: ant satiation, floral distraction or plant defense? *Oikos* 120, 381-388. (13.1.1)
- Holling CS. 1965. The functional response of predators to prey density and its role in mimicry and population regulation. *Memoirs of the Entomological Society of Canada* 45, 1-60. (9.TA11, 16.3, 16.4.1)
- Holling CS. 1973. Resilience and stability of ecological systems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 4, 1-23. (20.TA3)
- Holt RD. 1977. Predation, apparent competition, and the structure of prey communities. *Theoretical Population Biology* 12, 197-229. (12.5.4, 22.4)
- Holt RD. 1993. Ecology at the mesoscale: the influence of regional processes on local communities. In: Ricklefs R & D Schluter (eds). *Species Diversity in Ecological Communities*. Univ. of Chicago Press, Chicago, 77-88. (8.2.3)
- Holt RD. 1997. Community modules. In: Gange AC & VK Brown (eds). *Multitrophic Interactions in Terrestrial Systems*. Blackwell Science, Cambridge, 333-350. (19.3.3)
- Holt RD & JH Lawton. 1994. The ecological consequences of shared natural enemies. *Annual Review of Ecology and Systematics* 25, 495-520. (12.5.4)
- Holt RD & MA McPeck. 1996. Chaotic population dynamics favors the evolution of dispersal. *The American Naturalist* 148, 709-718. (6.TA4)
- Holt RD & M Barfield. 2001. On the relationship between the ideal free distribution and the evolution of dispersal. In: Clobert J és mtsai (eds). *Dispersal*. Oxford Univ. Press, Oxford, 83-95. (6.TA4)
- Holyoak M. 2000. Habitat patch arrangement and meta-population persistence of predators and prey. *The American Naturalist* 156, 378-389. (9.TA13)
- Holyoak M & S Sachdev. 1998. Omnivory and the stability of simple food webs. *Oecologia* 117, 413-419. (19.TA5)
- Holyoak M & M Loreau. 2006. Reconciling empirical ecology with neutral community models. *Ecology* 87, 1370-1377. (21.TA7)
- Honma A és mtsai. 2015. Warning coloration can be disruptive: aposematic marginal wing patterning in the wood tiger moth. *Ecology and Evolution* 5, 4863-4874. (15.3.2)
- Hopkins AD. 1917. A discussion of C.G. Hewitt's paper on 'Insect Behavior'. *Journal of Economic Entomology* 10, 92-93. (10.TA3)
- Horgan FG és mtsai. 2009. Trade-off between foliage and tuber resistance to *Phthorimea operculella* in wild tomatoes. *Entomologia experimentalis et applicata* 131, 130-137. (15.TA11)
- Horn HS. 1978. Optimal tactics of reproduction and life-history. In: Krebs JR & N Davies. (eds). *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, 411-429. (5.Á)
- Horner TJ és mtsai. 2015. Persistence of deeply sourced iron in the Pacific Ocean. *PNAS* 112, 1292-1297. (25.4.5)
- Horváth G & D Varjú. 2003. *Polarized Light in Animal Vision: Polarization Patterns in Nature*. Springer Verlag, Heidelberg, etc. (6.1.2, 10.TA1)
- Houlton BZ és mtsai. 2008. A unifying framework for dinitrogen fixation in the terrestrial biosphere. *Nature* 454, 327-331. (24.TA12, 24.2.1)
- Houston AI & JM McNamara. 1999. *Models of Adaptive Behaviour: An Approach Based on State*. Cambridge Univ. Press. (5.3)
- Howe HF. 1986. Seed dispersal by fruit-eating birds and mammals. In: Murray DR (ed). *Seed Dispersal*. Acad. Press, Sydney, 123-189. (6.TA3)

- Howe HF & LC Westley. 1988. Ecological Relationships of Plants and Animals. Oxford Univ. Press, New York, Oxford. (6.Á, 9.Á, 17.1.2, 17.TA1)
- Howe HF & MN Miriti. 2004. When seed dispersal matters. *BioScience* 54, 651-660. (6.TA3)
- Howe HF és mtsai. 1985. Early consequences of seed dispersal for a Neotropical tree (*Viroloa surinamensis*). *Ecology* 66, 781-791. (6.TA3)
- Howell KL és mtsai. 2002. Depth-related distribution and abundance of seastars (Echinodermata: Asteroidea) in the Porcupine Seabight and Porcupine Abyssal Plain, NE Atlantic. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 49, 1901-1920. (26.2.1)
- Hsu G-C és mtsai. 2023. Ecological groups and isotopic niches of earthworms. *Applied Soil Ecology* 181, 104655. (14.TA12)
- Hubbell SP. 1980. Seed predation and the coexistence of tree species in tropical forests. *Oikos* 35, 214-229. (6.TA1)
- Hubbell SP. 2001. The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography. Princeton Univ. Press, Princeton. (7.3.2, 7.4.2, 18.Á, 21.3.2, 21.TA2, 21.TA7, 22.TA9)
- Hubbell SP. 2006. Neutral theory and the evolution of ecological equivalence. *Ecology* 87, 1387-1398. (21.3.2, 21.TA2, 21.TA7)
- Hubbell SP. 2010. Neutral theory and the theory of island biogeography. In: Losos JB & RE Ricklefs (eds). *The Theory of Island Biogeography Revisited*. Princeton Univ. Press, Princeton. 264-292. (23.TA2)
- Hubbell SP és mtsai. 1999. Light/gap disturbance, recruitment limitation, and tree diversity in a neotropical forest. *Science* 283, 554-557. (22.5)
- Hudson LN és mtsai. 2013. The relationship between body mass and field metabolic rate among individual birds and mammals. *Journal of Animal Ecology* 82, 1009-1020. (1.2.1)
- Hudson P. 2005. Introduction—Parasites, diversity, and the ecosystem. In: Thomas, F és mtsai (eds). *Parasitism and Ecosystems*. Oxford Univ. Press, New York. 1-12. (11.1, 11.4.1)
- Hudson PJ és mtsai. 1992. Regulation and stability of a free-living host-parasite system: *Trichostrongylus tenuis* in Red Grouse. I. Monitoring and parasite reduction experiments. *Journal of Animal Ecology* 61, 477-486. (11.3.1, 11.4.1)
- Hudson PJ és mtsai. 1998. Prevention of population cycles by parasite removal. *Science* 282, 2256-2258. (11.3.1, 11.4.1)
- Hudson PJ és mtsai. 2002. Trophic interactions and population growth rates: describing patterns and identifying mechanisms. *Philosophical Transactions of the Royal Society London B* 357, 1259-1271. (11.Á)
- Hudson PJ és mtsai. 2006. Is a healthy ecosystem one that is rich in parasites? *TREE* 21, 381-385. (11.1, 11.4.4)
- Huey RB & M Slatkin. 1976. Cost and benefits of lizard thermoregulation. *The Quarterly Review of Biology* 51, 363-384. (1.2.1)
- Huey RBER Pianka. 1981. Ecological consequences of foraging mode. *Ecology* 62, 991-999. (16.4.3)
- Huffaker CB. 1958. Experimental studies on predation: dispersion factors and predator-prey oscillations. *Hilgardia* 27, 795-835. (9.TA7, 20.2.1, 20.TA6)
- Huggett R. 2007. A history of the systems approach in geomorphology. *Géomorphologie: Relief, Processus, Environment* 2, 145-158. (7.TA2)
- Hughes J és mtsai. 2007. Multiple cophylogenetic analyses reveal frequent cospeciation between pelecyaniform birds and *Pectinopygus* lice. *Systematic Biology* 56, 232-251. (17.2.3)
- Hughes L & M Westoby. 1992. Capitula on stick insect eggs and elaiosomes on seeds: convergent adaptation for burial by ants. *Functional Ecology* 6, 642-648. (6.TA3)
- Hugot J-P és mtsai. 2001. Biodiversity in helminths and nematodes as a field of study: an overview. *Nematology* 3, 199-208. (11.1)
- Hui C és mtsai. 2018. Modelling coevolution in ecological networks with adaptive dynamics. *Mathematical Methods in the Applied Sciences* 41, 8407-8422. (17.TA3)
- Hulme PE. 1994. Seedling herbivory in grassland: relative impact of vertebrate and invertebrate herbivores. *Journal of Ecology* 82, 873-880. (10.5.1)
- Hulme PE. 1996a. Herbivores and the performance of grassland plants: A comparison of arthropod, mollusc and rodent herbivory. *Journal of Ecology* 84, 43-52. (10.5.1)
- Hulme PE. 1996b. Herbivory, plant regeneration, and species coexistence. *Journal of Ecology* 84, 609-615. (22.3.2)
- Hume JP 2012. The Dodo: from extinction to the fossil record. *Geology Today* 28, 147-151. (27.TA8)
- Hunt J és mtsai. 2004. What is genetic quality? *TREE* 19, 329-333. (5.3, 5.TA8)
- Hunt JH. 2003. Cryptic herbivores of the rainforest canopy. *Science* 300, 916-917. (10.4)
- Huntzinger M és mtsai. 2004. Relaxation of induced indirect defenses of acacias following exclusion of mammalian herbivores. *Ecology* 85, 609-614. (15.3.3)
- Hunter KA & R Strzepek. 2010. Iron Cycle. In: Jørgensen SE (ed). *Global Ecology. A Derivative of Encyclopedia of Ecology*. Elsevier B.V., Amsterdam, etc., 165-170. (25.4.5)
- Hunter MD & PW Price. 1992. Playing chutes and ladders: heterogeneity and the relative roles of bottom-up and top-down forces in natural communities. *Ecology* 73, 724-732. (19.5)
- Hurn AD. 1998. Ecosystem level evidence for top-down and bottom-up control of production in a grassland stream system. *Oecologia* 115, 173-183. (27.TA6)
- Hussey NE és mtsai. 2014. Rescaling the trophic structure of marine food webs. *Ecology Letters* 17, 239-250. (19.TA7)
- Huston M. 1979. A general hypothesis of species diversity. *The American Naturalist* 113, 81-101. (7.4.1, 17.6.2, 22.3.1)
- Huston MA. 1997. Hidden treatments in ecological experiments: re-evaluating the ecosystem function of biodiversity. *Oecologia* 110, 449-460. (20.TA4)
- Hutcheson K. 1970. A test for comparing diversities based on the Shannon formula. *Journal of Theoretical Biology* 29, 151-154. (18.TA5)

- Hutchinson GE. 1944. Limnological studies in Connecticut. VII. A critical examination of the supposed relationship between phytoplankton periodicity and chemical changes in lake waters. *Ecology* 25, 3-26. (2.2, 24.1)
- Hutchinson GE. 1953. The concept of pattern in ecology. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 105, 1-12. (7.3.2, 8.1.3)
- Hutchinson GE. 1957. Concluding Remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* 22: 415-442. (2.2, 2.TA1, 12.1)
- Hutchinson GE. 1959. Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals? *The American Naturalist* 93, 145-159. (2.2.1, 12.7, 21.3.1)
- Hutchinson GE. 1961. The paradox of plankton. *The American Naturalist* 95, 137-145. (12.1, 12.5.2, 22.3.1)
- Hutchinson GE. 1965. *The Ecological Theater and the Evolutionary Play*. Yale Univ. Press, New Haven. (2Á, 3Á)
- Huth CJ & O Pellmyr. 2000. Pollen-mediated selective abortion in yuccas and its consequences for the plant-pollinator mutualism. *Ecology* 81, 1100-1107. (13.TA11)
- Huxel GR & K McCann. 1998. Food web stability: the influence of trophic flows across habitats. *The American Naturalist* 152, 460-469. (20.2.1)
- Huxham M és mtsai. 1996. Do parasites reduce the chances of triangulation in a real food web? *Oikos* 76, 284-300. (11.TA10)
- Hyvärinen M és mtsai. 2003. Impact of fertilization on phenol content and growth rate of *Cladina stellaris*: a test of carbon-nutrient balance hypothesis. *Oecologia* 134, 176-181. (15.TA5)
- Iason G. 2005. The role of plant secondary metabolites in mammalian herbivory: ecological perspectives. *Proceedings of the Nutritional Society* 64, 123-131. (10.TA6)
- Iason GR & SE van Wieren. 1999. Digestive and ingestive adaptations of mammalian herbivores to low-quality forage. In: Olf H és mtsai (eds). *Herbivores: Between Plants and Predators*. Blackwell Science, London, 337-369. (10.TA6)
- Iason GR & JJ Villalba. 2006. Behavioral strategies of mammalian herbivores against plant secondary metabolites: The avoidance-tolerance continuum. *Journal of Chemical Ecology* 32, 1115-1132. (10Á)
- Ims RA. 1995. Movement patterns related to spatial structures. In: Hansson L, L Fahrig & G Merriam. (eds). *Mosaic Landscapes and Ecological Processes*. Springer Science+Business Media, Dordrecht, 85-109. (22.TA4)
- Ims RA & HP Andreassen. 1999. Effects of experimental habitat fragmentation and connectivity on root vole demography. *Journal of Animal Ecology* 68, 839-852. (22.6.2)
- Inchausti P. 1994. Reductionist approaching in community ecology. *American Naturalist* 143, 201-221. (III.TA1)
- Inderjit és mtsai (eds). 1995. *Allelopathy: Organisms, Processes, and Applications*. ACS Symposium Series, American Chemical Society, Washington, DC. (15.TA6)
- Ingrouille M & B Eddie. 2006. *Plants: Evolution and Diversity*. Cambridge Univ. Press, Cambridge. (17.2.5)
- Inouye DW. 1978. Resource partitioning in bumblebees: Experimental studies of foraging behavior. *Ecology* 59, 672-678. (21.4.1)
- Isobe K és mtsai. 2011. Nitrification and nitrifying microbial communities in forest soils. *Journal of Forest Research* 16, 351-362. (14.4.2)
- IUCN, UNEP, WWF. 1991. *Caring for the Earth: A strategy for sustainable living*. (IUCN-27.TA2, valamennyi-28.3.4)
- Iwatsuki K & PR Raven. (eds). 1997. *Evolution and Diversification of Land Plants*. Springer-Verlag, Tokyo. (17.2.5)
- Ives AR. 2007. Diversity and stability in ecological communities. In May RM & AR McLean (eds). *Theoretical Ecology. Principles and Applications*. Oxford Univ. Press, Oxford, 98-110. (20.2.1)
- Ives AR, K Gross & JL Klug. 1999. Stability and variability in competitive communities. *Science* 286, 542-544. (20.3.1)
- Izsák J. 1998. Software abstract: DIVERSI 1.1: A program for diversity calculations. *Abstracta Botanica* 22, 157-160. (Bevezetés III.TA6)
- Izsák J. 1999. Notes on asymmetrical similarity indices. *Oikos* 84, 343-345. (18.TA1)
- Izsák J & L Papp. 1994. Numerical properties of jackknifed diversity indices tested on loose sets of coenological samples (Diptera, Drosophilidae). *Coenoses* 9, 59-67. (18.2)
- Izsák J & L Papp. 2000. A link between ecological diversity indices and measures of biodiversity. *Ecological Modelling* 130, 151-156. (18.1, 18.3, 18.TA1)
- Izsák, J & Szeidl L. 2009. Fajabundancia-eloszlási modellek. Pars Kft., Nagykovácsi. (4.3.2, 4.TA3, 18.5.2)
- Izsák J & S Pavoine. 2012. Links between the species abundance distribution and the shape of the corresponding rank abundance curve. *Ecological Indicators* 14, 1-6. (18.5.3)
- Izsák J és mtsai. 1981. *Bevezetés a biomatematikába*. Tankönyvkiadó, Budapest. 668p. (23.TA4)
- Jablonka E & MJ Lamb. 2005. *Evolution in Four Dimensions. Genetic, Epigenetic, Behavioral, and Symbolic Variation in the History of Life*. The MIT Press, Cambridge. (11.TA11)
- Jablonszky M és mtsai. 2018. Unravelling the relationships between life history, behaviour and condition under the pace-of-life syndromes hypothesis using long-term data from a wild bird. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 72, 52. (5.TA20)
- Jackson AP. 2015. Genome evolution in trypanosomatid parasites. *Parasitology* 142, S40-S56. (11.5)
- Jacob F. 1977. Evolution and tinkering. *Science* 196, 1161-1166. (17.2.2)
- Jacob S és mtsai. 2015. Habitat matching and spatial heterogeneity of phenotypes: implications for metapopulation and metacommunity functioning. *Evolutionary Ecology* 29, 851-871. (22.3.1)
- Jacobs J és mtsai. 2008. First come, first serve: „sit and wait” behavior in dung beetles at the source of primate dung. *Neotropical Entomology* 37, 641-645. (14.TA10)

- Jaenike J & D Grimaldi. 1983. Genetic variation for host preference within and among populations of *Drosophila tripunctata*. *Evolution* 37, 1023-1033. (10.TA5)
- Jaksic FM & RG Medel. 1990. Objective recognition of guilds: testing for statistically significant species clusters. *Oecologia* 82, 87-92. (21.TA5)
- Jakucs P. 1973. „Síkfőkút Project”. Egycserestölgyes ökoszisztéma környezetbiológiai kutatása a Bioszféra Program keretén belül. MTA Biológiai Osztály Közleményei 14, 11-25. (24.1)
- Jakucs P. 1985. Ecology of an oak forest in Hungary. Results of „Síkfőkút Project” 1. Budapest. (24.1)
- Jakucs P és mtsai. 1984. Az ökológiáról – ökológus szemmel. *Magyar Tudomány* 5, 348-359. (1Á)
- Jamal Y és mtsai. 2022. Identification of thresholds of population density for understanding transmission of COVID-19. *GeoHealth* 6, e2021GH000449. (11.2.2)
- Jambeck JR és mtsai. 2015. Plastic waste inputs from land into the ocean. *Science* 347, 768-771. (25.3.2)
- James A és mtsai. 2012. Disentangling nestedness from models of ecological complexity. *Nature* 487, 227-230. (13.TA14, 18.6.2)
- Jamieson AJ és mtsai. 2009. Hadal trenches: the ecology of the deepest places on Earth. *TREE* 25, 190-197. (Bevezetés III. TA5)
- Janis CM & M Fortelius. 1988. On the means whereby mammals achieve increased functional durability of their dentitions, with special reference to limiting factors. *Biological Reviews* 63, 197-230. (10.TA6)
- Janz N & S Nylin. 1998. Butterflies and plants: a phylogenetic study. *Evolution* 52, 486-502. (17.TA2)
- Janz N & S Nylin. 2008. The oscillation hypothesis of host-plant range and speciation. In: Tilmon KJ (ed). *Specialization, Speciation, and Radiation. The Evolutionary Biology of Herbivorous Insects*. Univ. of California Press, Berkeley, etc. 203-215. (10.TA5, 17.TA2)
- Janzen DH. 1966. Coevolution of mutualism between ants and acacias in Central America. *Evolution* 20, 249-275. (13.TA15)
- Janzen DH. 1967. Why mountain passes are higher in the tropics. *The American Naturalist* 101, 233-249. (26.2.3)
- Janzen DH. 1968. Host plants as islands in evolutionary and contemporary time. *The American Naturalist* 102, 592-595. (11.2, 23.2.1)
- Janzen DH. 1969. Seed eaters versus seed size, number, toxicity, and dispersal. *Evolution* 23, 1-27. (3.TA2, 10.TA4)
- Janzen DH. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *The American Naturalist* 104, 501-528. (6.TA1, 6.TA3)
- Janzen DH. 1973. Sweep samples of tropical foliage insects: Description of study sites, with data on species abundances and size distributions. *Ecology* 54, 659-686. (10.TA6)
- Janzen DH. 1977. Why fruits rot, seeds mold, and meat spoils. *The American Naturalist* 111, 691-713. (Bevezetés III.7)
- Janzen DH. 1979. New horizons in the biology of plant defenses. In: Rosenthal GA & JH Janzen (eds). *Herbivores. Their Interactions with Secondary Plant Metabolites*. Academic Press, New York, 331-350. (10.1, 15.4.4)
- Janzen DH. 1980. When is it coevolution? *Evolution* 34, 611-612. (17.1.2)
- Janzen DH. 1985a. On ecological fitting. *Oikos* 45, 308-310. (Utalások jegyzéke, 10.TA5, 13.TA1)
- Janzen D. 1985b. The natural history of mutualism. In: Boucher DH (ed). *The Biology of Mutualism. Ecology and Evolution*. Croom Helm, London and Sydney, 40-99. (13.1, 13.TA11)
- Janzen DH és mtsai. 1977. Toxicity of secondary compounds to the seed-eating larvae of the bruchid beetle *Callosobruchus maculatus*. *Phytochemistry* 16, 223-227. (1.4.5)
- Jarman PJ & ARE Sinclair. 1979. Feeding strategy and the pattern of resource partitioning in ungulates. In: Sinclair ARE & M Norton-Griffiths (eds). *Serengeti: Dynamics of an Ecosystem*. Univ. of Chicago Press, Chicago, 130-163. (10.4.2)
- Järvinen A & RA Väisänen. 1982. Reproduction of pied flycatchers (*Ficedula hypoleuca*) in good and bad breeding seasons in a northern marginal area. *Auk* 101, 439-450. (23.TA16)
- Járó Z. 1958. Alommennyiségek a magyar erdők egyes típusaiban. *Erdészettudományi Közlemények* 1, 151-162. (14T)
- Jefferies RL. 1988. Pattern and process in arctic coastal vegetation in response to foraging by Lesser Snow Geese. In: Werger MJA és mtsai (eds). *Plant Form and Vegetation Structure: Adaptation, Plasticity and Relation to Herbivory*. S.P.B. Academic Publishing b.v., The Hague, 281-300. (10.TA6)
- Jefferies RL. 2000. Allochthonous inputs: integrating population changes and food-web dynamics. *TREE* 15, 19-22. (19.TA5)
- Jefferies RL & JL Maron. 1997. The embarrassment of riches: atmospheric deposition of nitrogen and community and ecosystem processes. *TREE* 12, 74-78. (25.4.2)
- Jensen LM és mtsai. 2014. Four species of arboreal folivore show differential tolerance to a secondary metabolite. *Oecologia* 176, 251-258. (9.4.2)
- Jepsen DB & KO Winemiller. 2002. Structure of tropical river food webs revealed by stable isotope ratios. *Oikos* 96, 46-55. (19.TA11, 19.TA14)
- Jermly T. 1957. A biocönózisok egyensúlyának kérdéséhez. *Állattani Közlemények* 46, 91-98. (4.2.1, 7.2.2)
- Jermly T. 1959. A szárazföldi biocönózisok termelésbiológiai vizsgálatának néhány kérdéséről. *Állattani Közlemények* 47, 111-117. (7.TA2, 19.3.3, 24.1, 24.TA10)
- Jermly T. 1961a. Fitofág rovarok tájékozódása a fény iránya alapján. *Állattani Közlemények*, 48, 57-63. (6.1.2, 10.TA1)
- Jermly T. 1961b. On the nature of the oligophagy in *Leptinotarsa decemlineata* Say. (Coleoptera: Chrysomelidae). *Acta Zoologica Hungarica* 7, 119-132. (10.TA1)
- Jermly T. 1964. Az almafa különböző pontjainak hőmérsékleti viszonyai különös tekintettel az almamoly (*Cydia pomonella* L.) egyedfejlődésének sebességére. *Annales Instituti Protectionis Plantarum Hungarici* 9, 247-261. (1.2.1)

- Jermy T. 1966. Feeding inhibitors and food preference in chewing phytophagous insects. *Entomologia experimentalis et applicata* 9, 1-12. (10.3.2, 15.3.3)
- Jermy T. 1967. Biológiai védekezés a növények kártevői ellen. Mezőgazdasági Kiadó, Budapest. (4.2.1, 9.1.2, 29.4)
- Jermy T. 1976. Insect - host-plant relationship - co-evolution or sequential evolution? *Symposia Biologica Hungarica* 16, 109-113. (17.1.2, 21.3.1)
- Jermy T. 1984. Evolution of insect/host plant relationships. *The American Naturalist* 124, 609-630. (17.1, 17.1.2, 17.TA2, Bevezetés III.5)
- Jermy T. 1985. Is there competition between phytophagous insects? *Zeitschrift für zoologische Systematik und Evolutionsforschung* 23, 275-285. (21.3.1)
- Jermy T. 1991. Evolutionary interpretations of insect-plant relationships - a closer look. In: Szentesi Á. & T Jermy (eds). *Insects - Plants '89. Proceedings of the 7th International Symposium on Insect-Plant Relationships*, Budapest, 1989. *Symposia Biologica Hungarica* 39, 301-311. (17.TA2)
- Jermy T. 1993. Evolution of insect-plant relationships – a devil's advocate approach. *Entomologia experimentalis et applicata* 66, 3-12. (10.TA5, 17.1, 17.1.2, 17.2, 17.TA2)
- Jermy T. 1994. Hypothesis on oligophagy: how far the case of the Colorado potato beetle supports them. In: Jolivet PH és mtsai (eds). *Novel Aspects of the Biology of Chrysomelidae*. Springer Science+Business Media, Dordrecht, 127-139. (10.TA1, 10.TA5)
- Jermy T. 1999. Deep flowers for long tongues: a final word. *TREE* 14, 34. (17.TA1)
- Jermy T & Á Szentesi. 1978. The role of inhibitory stimuli in the choice of oviposition site by phytophagous insects. *Entomologia experimentalis et applicata* 24, 458-471. (10.TA3)
- Jermy T & Á Szentesi. 2003. Evolutionary aspects of host plant specialisation – a study on bruchids (Coleoptera: Bruchidae). *Oikos* 101, 207-215. (17.TA2)
- Jermy T és mtsai. 1968. Induction of specific food preference in lepidopterous larvae. *Entomologia experimentalis et applicata* 11, 211-230. (10.TA1)
- Jiang L & Z Pu. 2009. Different effects of species diversity on temporal stability in single-trophic and multitrophic communities. *The American Naturalist* 174, 651-659. (20.2.4)
- Jickells TD és mtsai. 2005. Global iron connections between desert dust, ocean biogeochemistry, and climate. *Science* 308, 67-71. (25.4.5, 25.TA7)
- Joabsson A és mtsai. 1999. Vascular plant controls on methane emissions from northern peatforming wetlands. *TREE* 14, 385-388. (25.TA7)
- Johnson CG. 1969. *Migration and Dispersal of Insects by Flight*. Methuen, London. (6.1, 6.2.5)
- Johnson CM & A Pauw. 2014. Adaptation for rodent pollination in *Leucospermum arenarium* (Proteaceae) despite rapid pollen loss during grooming. *Annals of Botany* 113, 931-938. (13/21. kép)
- Johnson CN. 1996. Interactions between mammals and ectomycorrhizal fungi. *TREE* 11, 503-507. (13.1.4)
- Johnson KH és mtsai. 1996. Biodiversity and the productivity and the stability of ecosystems. *TREE* 11, 372-377. (20.3.1)
- Johnson KP és mtsai. 2000. Genetic and phylogenetic consequences of island biogeography. *Evolution* 54, 387-396. (22.2.4)
- Johnson MTJ. 2008. Bottom-up effects of plant genotype on aphids, ants, and predators. *Ecology* 89, 145-154. (13.TA4)
- Johnson MTJ & AA Agrawal. 2005. Plant genotype and environment interact to shape a diverse arthropod community on evening primrose (*Oenothera biennis*). *Ecology* 86, 874-885. (21.TA4)
- Johnson RH. 1910. Determinate evolution in the color-pattern of the lady-beetles. Carnegie Institution of Washington, Publication 122. (2.2)
- Johnson SD. 2006. Pollination by long-proboscid flies in the endangered African orchid *Disa scullyi*. *South African Journal of Botany* 72, 24-27. (13.1)
- Johnston CA. 1995. Effects of animals on landscape pattern. In: Hansson L és mtsai (eds). *Mosaic Landscapes and Ecological Processes*. Springer Science+Business Media, Dordrecht, 57-80. (22.Á)
- Johnston SE és mtsai. 2013. Life history trade-offs at a single locus maintain sexually selected genetic variation. *Nature* 502, 93-95. (5.3.2)
- Johnston SL és mtsai. 2006. Having it all: historical energy intakes do not generate the anticipated trade-off in fecundity. *Proceedings of the Royal Society London B* 273, 1369-1374. (5.3.2)
- Jokela J és mtsai. 2000. Dr. Pangloss restrained by the Red Queen - steps towards a unified defence theory. *Oikos* 89, 267-274. (15.5, 15.TA8, 15.TA12)
- Jolles AE és mtsai. 2008. Interactions between macroparasites and microparasites drive infection patterns in free-ranging African buffalo. *Ecology* 89, 2239-2250. (11.4.3)
- Jones CG. 1983. Phytochemical variation, colonization, and insect communities: the case of the bracken fern. In: Denno RF & MS McClure (eds). *Variable Plants and Herbivores in Natural and Managed Systems*. Academic Press, New York, 513-558. (10.3.5)
- Jones CG & JH Lawton. 1991. Plant chemistry and insect species richness of British umbellifers. *Journal of Animal Ecology* 60, 767-777. (21.TA4)
- Jones EG és mtsai. 1998. The fate of cetacean carcasses in the deep sea: observations on consumption rates and succession of scavenging species in the abyssal north-east Atlantic Ocean. *Proceedings of the Royal Society B* 265, 1119-1127. (14.TA11)
- Jones SE & JT Lennon. 2015. A test of the subsidy–stability hypothesis: the effects of terrestrial carbon in aquatic ecosystems. *Ecology* 96, 1550-1560. (24.TA9)

- Jonsson T és mtsai. 2005. Food webs, body size, and species abundance in ecological community description. In: Caswell H (ed). Food Webs: From Connectivity to Energetics. Advances in Ecological Research 36,1-84. (24Á)
- Jordán F és mtsai. 1999. A reliability theoretical quest for keystones. *Oikos* 86, 453-462. (19.TA3, 20.2.3, 20.TA1)
- Jordán F és mtsai. 2006. Topological keystone species: measures of positional importance in food webs. *Oikos* 112, 535-546. (22.TA12)
- Joron M & JLB Mallet. 1998. Diversity in mimicry: paradox or paradigm? *TREE* 13, 461-466. (17.TA1)
- Jost L. 2006. Entropy and diversity. *Oikos* 113, 363-375. (18.2.1)
- Jost L. 2007. Partitioning diversity into independent alpha and beta components. *Ecology* 88, 2427-2439. (18.2.1, 18.TA4, 18.TA5)
- Jousselin E és mtsai. 2001. Shift to mutualism in parasitic lineages of the fig/fig wasp interaction. *Oikos* 94, 287-294. (13.2.1)
- Jørgensen SE & BD Fath. (eds). 2008. Encyclopedia of Ecology. Elsevier B. V., Amsterdam. (25/1. kép)
- Jørgensen SE és mtsai. 2007. A New Ecology. Systems Perspective. Elsevier B.V., Oxford. (24.TA10)
- Juhász-Nagy P. 1970. Egy operatív ökológia hiánya és szükséglete. Első rész. A hiány és a „negatívumok”. *MTA Biológia Osztály Közleményei* 12, 441-464. (1.1, 2.2.1)
- Juhász-Nagy P. 1976. Spatial dependence of plant populations. Part 1. Equivalence analysis (An outline of a new model). *Acta Botanica Hungarica* 22, 61-78. (8.TA4)
- Juhász-Nagy P. 1984. Spatial dependence of plant populations. Part 2. A family of new models. *Acta Botanica Hungarica* 30, 363-402. (8.TA4)
- Juhász-Nagy P. 1986. Egy operatív ökológia hiánya, szükséglete és feladatai. Akadémiai Kiadó, Budapest. (Bevezetés I, 1.1, 2.2.1, 5.TA20, Bevezetés III.2, III.TA1, 18.2, 24.TA10)
- Juhász-Nagy P. 1993. Az eltűnő sokféleség. (A bioszféra-kutatás egy központi kérdése). Scientia Kiadó, Budapest. (8.1, Bevezetés III.2, 18.1, 24.TA10, 26.1)
- Kacelnik A. 1984. Central place foraging in Starling (*Sturnus vulgaris*). I. Patch residence time. *Journal of Animal Ecology* 53, 283-299. (16.4.2)
- Kaiser J. 1997. Do we want more kids, or fewer, richer kids? *Science* 275, 1259-1260. (27.1)
- Kallimanis AS és mtsai. 2008. How does habitat diversity affect the species-area relationship? *Global Ecology and Biogeography* 17, 532-538. (23.TA6)
- Kalyuzhny és mtsai. 2015. A neutral theory with environmental stochasticity explains static and dynamic properties of ecological communities. *Ecology Letters* 18, 572-580. (21.TA7)
- Kamil ACTD Sargent. 1980. Foraging Behavior: Ecological, Ethological, and Psychological Approaches. Garland STPM, New York. (16.TA5)
- Kamiya T és mtsai. 2014. What determines species richness of parasitic organisms? A meta-analysis across animal, plant and fungal hosts. *Biological Reviews* 89, 123-134. (11.TA10)
- Kaneshiro KY. 2001. Sexual selection and speciation in Hawaiian *Drosophila* (Drosophilidae): A model system for research in Tephritidae. In: Aluja M & AL Norrbom (eds). Fruit Flies (Tephritidae). Phylogeny and Evolution of Behavior. CRC Press, Boca Raton, etc. 861-877. (23.2.4)
- Kang S és mtsai. 2015. Functional redundancy instead of species redundancy determines community stability in a typical steppe of inner Mongolia. *PloS ONE* 10, e0145605. (20.3.3)
- Kaplan I & RF Denno. 2007. Interspecific interactions in phytophagous insects revisited: a quantitative assessment of competition theory. *Ecology Letters* 10, 977-994. (21.TA4)
- Karban R. 2015. Plant Sensing and Communication. The Univ. of Chicago Press, Chicago & London. (15.TA12)
- Karban R és mtsai. 1997. The benefits of induced defenses against herbivores. *Ecology* 78, 1351-1355. (15.TA7)
- Karban R és mtsai. 1999. Induced plant responses and information content about risk of herbivory. *TREE* 14, 443-450. (15.TA7)
- Kareiva P. 1986. Patchiness, dispersal, and species interactions: consequences for communities of herbivorous insects. In: Diamond J & TJ Case (eds). Community Ecology. Harper & Row, Publishers, New York, 192-206. (20.TA6)
- Kareiva P. 1987. Habitat fragmentation and the stability of predator-prey interactions. *Nature* 326, 388-390. (22.6.1)
- Karels TJ & R Boonstra. 2000. Concurrent density dependence and independence in populations of arctic ground squirrels. *Nature* 408, 460-463. (4.2.1)
- Karinho-Betancourt E. 2018. Plant-herbivore interactions and secondary metabolites of plants: Ecological and evolutionary perspectives. *Botanical Sciences* 96, 35-51. (17.TA2)
- Karl DM. 1999. A sea of change: biogeochemical variability in the North Pacific Subtropical Gyre. *Ecosystems* 2, 181-214. (24.4.2)
- Karl DM. 2002. Nutrient dynamics in the deep blue sea. *Trends in Microbiology* 10, 410-418. (25.3.2, 24.4.2, 24.TA12)
- Karl DM és mtsai. 2003. Metabolic balance of the open sea. *Nature* 426, 32. (24.2)
- Károlyi G és mtsai. 2000. Chaotic flow: the physics of species coexistence. *PNAS* 97, 13661-13665. (7.TA3)
- Karr JR & KE Freemark. 1985. Disturbance and vertebrates: an integrative perspective. In: Pickett STA & PS White (eds). The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics. Academic Press, Inc., Orlando, etc., 153-168. (22.1)
- Kartzinel TR és mtsai. 2015. DNA metabarcoding illuminates dietary niche partitioning by African large herbivores. *PNAS* 112, 8019-8024. (10Á)
- Kasting JF. 2001. The rise of atmospheric oxygen. *Science* 293, 819-820. (24.2)
- Kaunzinger CM & PJ Morin. 1998. Productivity controls food-chain properties in microbial communities. *Nature* 395, 495-497. (19.TA11)
- Kavanagh PH & KC Burns. 2014. The repeated evolution of large seeds on islands. *Proceedings of the Royal Society B* 281, 20140675. (23.TA11)

- Kaye JP & SC Hart. 1997. Competition for nitrogen between plants and soil microorganisms. *TREE* 12, 139-143. (14.TA2)
- Kear J & AJ Berger. 1980. *The Hawaiian Goose: An Experiment in Conservation*. Buteo Books, Vermillion. (27.TA7)
- Keeling MJ & BT Grenfell. 1997. Disease extinction and community size: modeling the persistence of measles. *Science* 275, 65-67. (11.TA13)
- Keeling MJ & CA Gilligan. 2000. Metapopulation dynamics of bubonic plague. *Nature* 407, 903-906. (11.TA7)
- Keeling PJ & JC Rayner. 2015. The origins of malaria: there are more things in heaven and earth *Parasitology* 142, S16-S25. (11.TA3)
- Keeley JE & WJ Bond. 1997. Convergent seed germination in South African fynbos and Californian chaparral. *Plant Ecology* 133, 153-167. (22.2.1)
- Keeley JE & PW Rundel. 2005. Fire and the Miocene expansion of C-4 grasslands. *Ecology Letters* 8, 683-690. (22.TA2)
- Keesing F és mtsai. 2010. Impacts of biodiversity on the emergence and transmission of infectious diseases. *Nature* 468, 647-652. (11.3.1)
- Keith AM és mtsai. 2008. Increasing litter species richness reduces variability in a terrestrial decomposer system. *Ecology* 89, 2657-2664. (14.TA14, 20.2.3)
- Keith LB. 1983. Role of food in hare population cycles. *Oikos* 40, 385-395. (9.4.3)
- Keith LB és mtsai. 1984. demography and ecology of a declining snowshoe hare population. *wildlife monographs* 90, 3-43. (9.4.3)
- Keith R & T Mitchell-Olds. 2013. Genetic variation for resistance to herbivores and plant pathogens: hypotheses, mechanisms and evolutionary implications. *Plant Pathology* 62, 122-132. (15.TA10)
- Keitt TH. 2008. Coherent ecological dynamics induced by large-scale disturbance. *Nature* 454, 331-334. (22.1)
- Kelce WR és mtsai. 1995. Persistent DDT metabolite p,p'-DDE is a potent androgen receptor antagonist. *Nature* 375, 581-585. (27.TA10)
- Kellogg EA. 2001. Evolutionary history of the grasses. *Plant Physiology* 125, 1198-1205. (17.2.5)
- Kelly D. 1994. The evolutionary ecology of mast seeding. *TREE* 9, 465-470. (3.TA2)
- Kembel SW és mtsai. 2014. Relationships between phyllosphere bacterial communities and plant functional traits in a neotropical forest. *PNAS* 111, 13715-13720. (19.TA13)
- Kempel A és mtsai. 2015. Herbivore preference drives plant community composition. *Ecology* 96, 2923-2934. (22.TA7)
- Kempnaers B & AA Dhondt. 1991. Competition between Blue and Great Tit for roosting sites in winter: an aviary experiment. *Ornis Scandinavica* 22, 73-75. (12.3.4)
- Kendall DG. 1948. On some models of population growth leading to R.A. Fisher's logarithmic series distribution. *Biometrika* 35, 6-15. (4.TA6)
- Kennedy JS. 1977. Behaviorally discriminating assays of attractants and repellents. In: Shorey HH & JJ McKelvey, Jr. (eds). *Chemical Control of Insect Behavior: Theory and Application*. J.Wiley & Sons, Inc., New York, 215-229. (6.1)
- Kergoat GJ és mtsai. 2004. Phylogeny and host-specificity of European seed beetles (Coleoptera, Bruchidae), new insights from molecular and ecological data. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 32, 855-865. (17.TA2)
- Kerr PJ. 2012. Myxomatosis in Australia and Europe: a model for emerging infectious diseases. *Antiviral Research* 93, 387-415. (11.4.1)
- Kessler A & M Heil. 2011. The multiple faces of indirect defences and their agents of natural selection. *Functional Ecology* 25, 348-357. (15.2)
- Keszthelyi S. 2019. *Zoocidek a növényvédelem szolgálatában. Rovar-, atka-, csiga- és rágcsálóirtó készítmények bemutatása. Agroinform Kiadó.* (29.1)
- Kiers ET és mtsai. 2003. Host sanctions and the legume-*Rhizobium* mutualism. *Nature* 425, 78-81. (13.TA11)
- Kilner RM és mtsai. 1999. Signals of need in parent-offspring communication and their exploitation by the common cuckoo. *Nature* 397, 667-673. (11.TA2)
- King KC & CM Lively. 2012. Does genetic diversity limit disease spread in natural host populations? *Heredity* 109, 199-203. (11.5)
- Kingston T és mtsai. 2000. Resource partitioning in rhinolophoid bats revisited. *Oecologia* 124, 332-342. (21.3.1)
- Kinzig AP & J Harte. 2000. Implications of endemics-area relationships for estimates of species extinctions. *Ecology* 81, 3305-3311. (23A)
- Kinzig AP és mtsai (eds). 2002. *The Functional Consequences of Biodiversity. Empirical Progress and Theoretical Extensions. Monographs in Population Biology*, 33. Princeton Univ. Press, Princeton and Oxford. (20.3.2)
- Kiss K. 2009. *Ratio-dependent predator-prey system. PhD disszertáció, BME, Budapest.* (9.TA1)
- Kitano H. 2007. Towards a theory of biological robustness. *Molecular Systems Biology* 3, 137. (20.1)
- Kitchell JF és mtsai. 1979. Consumer regulation of nutrient cycling. *BioScience* 29, 28-34. (25.TA10)
- Kjellsson G. 1985. Seed fate in a population of *Carex pilulifera* L. I. Seed dispersal and ant-seed mutualism. *Oecologia* 67, 416-423. (13.1.4)
- Klaassen M. 1999. Physiological flexibility and its impact on energy metabolism and foraging behaviour in birds. In: Olff H, VK Brown & RH Drent (eds). *Herbivores: Between Plants and Predators*. Blackwell Science, Oxford, 427-445. (1.2.1)
- Klausmeier CA és mtsai. 2004. Optimal nitrogen-to-phosphorus stoichiometry of phytoplankton. *Nature* 429, 171-174. (24.TA12)
- Kleiber M. 1932. Body size and metabolism. *Hilgardia* 6, 315-353. (1.2.1)

- Kleynhans EJ és mtsai. 2011. Resource partitioning along multiple niche dimensions in differently sized African savanna grazers. *Oikos* 120, 591-600. (10.Á)
- Klímeš L és mtsai. 1995. Variability in species richness and guild structure in two species-rich grasslands. *Folia Geobotanica & Phytotaxonomica* 30, 243-253. (21.TA6)
- Klingbeil BT & MR Willig. 2016. Community assembly in temperate forest birds: habitat filtering, interspecific interactions and priority effects. *Evolutionary Ecology* 30, 703-722. (21.5)
- Klomp H. 1970. The determination of clutch-size in birds: a review. *Ardea* 58, 1-124. (5.TA19)
- Knight TM és mtsai. 2005. Trophic cascades across ecosystems. *Nature* 437, 880-883. (19.Á)
- Knops JMH és mtsai. 2001. Biodiversity and decomposition in experimental grassland ecosystems. *Oecologia* 126, 429-433. (14.TA14)
- Knorr M és mtsai. 2005. Nitrogen additions and litter decomposition: a meta-analysis. *Ecology* 86, 3252-3257. (14.4.5)
- Knudsen JT & L Töllsten. 1993. Trends in floral scent chemistry in pollination syndromes: floral scent composition in moth-pollinated taxa. *Botanical Journal of the Linnean Society* 113, 263-284. (13.1.4)
- Knutie SA és mtsai. 2014. Darwin's finches combat introduced nest parasites with fumigated cotton. *Current Biology* 24, R355-R356. (15.3.3)
- Knutson RM. 1974. Heat production and temperature regulation in eastern skunk cabbage. *Science* 186, 746-747. (1.2.1)
- Koch GW & HA Mooney. 1996. Response of terrestrial ecosystems to elevated CO₂: a synthesis and summary. In: Koch GW & HA Mooney (eds). *Carbon dioxide and terrestrial ecosystems*. Academic Press, Inc., San Diego, 415-429. (24.5.1)
- Koch RL. 2003. The multicolored Asian lady beetle, *Harmonia axyridis*: Review of its biology, uses in biological control, and non-target impacts. *Journal of Insect Science* 3, 32. (29.TA3)
- Koella JC és mtsai. 1998. The malaria parasite, *Plasmodium falciparum*, increases the frequency of multiple feeding of its mosquito vector, *Anopheles gambiae*. *Proceedings of the Royal Society London B* 265, 763-768. (11.TA3)
- Kokko H és mtsai. 2002. The sexual selection continuum. *Proceedings of the Royal Society B* 269, 1331-1340. (5.3)
- Kolb A. 2012. Differential effects of herbivory and pathogen infestation on plant population dynamics. *Plant Ecology* 213, 315-326. (10.TA10)
- Kolber ZS. 2006. Getting a better picture of the ocean's nitrogen budget. *Science* 312, 1479-1480. (24.5.2)
- Koleff P és mtsai. 2003. Measuring beta diversity for presence-absence data. *Journal of Animal Ecology* 72, 367-382. (18.TA4)
- Kondoh M. 2003. Foraging adaptation and the relationship between food-web complexity and stability. *Science* 299, 1388-1391. (20.TA5)
- Kondoh M. 2008. Building trophic modules into a persistent food web. *PNAS* 105, 16631-16635. (19.3.3)
- Kopp M & J Hermisson. 2006. The evolution of genetic architecture under frequency-dependent disruptive selection. *Evolution* 60, 1537-1550. (15.TA3)
- Kopp M & S Matuszewski. 2014. Rapid evolution of quantitative traits: theoretical perspectives. *Evolutionary Applications* 7, 169-191. (8.3)
- Korpimäki E & K Norrdahl. 1998. Experimental reduction of predators reverses the crash phase of small-rodent cycles. *Ecology* 79, 2448-2455. (9.4)
- Koskela T és mtsai. 2000. Local adaptation of a holoparasitic plant, *Cuscuta europea*: variation among populations. *Journal of Evolutionary Biology* 13, 749-755. (11.TA12)
- Koskela T és mtsai. 2002. Resistance and tolerance in a host plant-holoparasitic plant interaction: genetic variation and costs. *Evolution* 56, 899-908. (15.2)
- Kosztolányi A és mtsai. 2015. Predominant female care in the beetle *Lethrus apterus* with supposedly biparental care. *Entomological Science* 18, 292-294. (5.5.2)
- Kotliar NB & JA Wiens. 1990. Multiple scales of patchiness and patch structure: a hierarchical framework for the study of heterogeneity. *Oikos* 59, 253-260. (8.TA1)
- Kouki J és mtsai. 1994. Reversed latitudinal gradient in species richness of sawflies (Hymenoptera, Symphyta). *Annales Zoologici Fennice* 31, 83-88. (26.2.1)
- Kovács-Láng E és mtsai. 1998. Mintázat, folyamat, skála: hosszú távú ökológiai kutatások a Kiskunságban. In: Fekete G (ed). *A közösségi ökológia frontvonalai*. Scientia, Budapest, 209-224. (8.5.1)
- Könczey R és mtsai. 1997. Site fidelity of great and blue tits in the Pilis-Visegrád mountains. *Opuscula Zoologica (Budapest)* 29-30, 103-111. (6.3)
- König MAE és mtsai. 2014. Among-population variation in tolerance to larval herbivory by *Anthocharis cardamines* in the polyploid herb *Cardamine pratensis*. *PLoS ONE* 9, e99333. (15.TA2)
- Köpke D és mtsai. 2008. Does egg deposition by herbivorous pine sawflies affect transcription of sesquiterpene synthases in pine? *Planta* 228, 427-438. (17.1)
- Körtner G és mtsai. 2000. Winter torpor in a large bird. *Nature* 407, 318. (1.TA2)
- Krasnov BR és mtsai. 2011. Male hosts drive infracommunity structure of ectoparasites. *Oecologia* 166, 1099-1110. (11.TA3)
- Krasnov BR és mtsai. 2015. Assembly rules of ectoparasite communities across scales: combining patterns of abiotic factors, host composition, geographic space, phylogeny and traits. *Ecography* 38, 184-197. (21.TA1)
- Krause AE és mtsai. 2003. Compartments revealed in food-web structure. *Nature* 426, 282-285. (19.3.4)
- Krebs, CJ. 1985. *Ecology. The Experimental Analysis of Distribution and Abundance*. 3rd ed. Harper and Row, New York. (3.1, 9.Á, 18.Á, 20.2, 20.TA2, 22.Á, 23.Á)

- Krebs CJ. 1989. *Ecological Methodology*. Harper & Row, Publ., New York. (2.4, 3.2, Bevezetés III.TA5)
- Krebs CJ. 1995. Two paradigms of population regulation. *Wildlife Research* 22, 1-10. (4.TA2, 7.TA2)
- Krebs CJ. 2002. Beyond population regulation and limitation. *Wildlife Research* 29, 1-10. (4.TA2)
- Krebs CJ. 2011. Of lemmings and snowshoe hares: the ecology of northern Canada. *Proceedings of the Royal Society B* 278,481-489. (9.TA10)
- Krebs CJ és mtsai. 1995. Impact of food and predation on snowshoe hare cycle. *Science* 269, 1112-1115. (9.4.3, 9.TA10)
- Krebs CJ és mtsai. 2018. Using experimentation to understand the 10-year snowshoe hare cycle in the boreal forest of North America. *Journal of Animal Ecology* 87, 87-100. (9.Á)
- Krebs JR. 1973. Social learning and the significance of mixed-species flocks of chickadees. *Canadian Journal of Zoology* 52, 1275-1288. (16.TA3)
- Krebs JR. 1990. Food storing birds: adaptive specialisation in brain and behaviour? *Philosophical Transactions of the Royal Society London B* 329, 153-160. (16.TA9)
- Krebs JR és mtsai. 1977. Optimal prey selection in the great tit, *Parus major*. *Animal Behaviour* 25, 30-38. (16.4.1)
- Krell FT és mtsai. 2003. Spatial separation of Afrotropical dung beetle guilds: a trade-off between competitive superiority and energetic constraints (Coleoptera: Scarabaeidae). *Ecography* 26, 210-222. (14.6.2)
- Krings M és mtsai. 2012. Fungal endophytes as a driving force in land plant evolution: evidence from the fossil record. In: Southworth D. (ed.). *Biocomplexity of Plant-Fungal Interactions*. Wiley-Blackwell, Chichester. 5-28. (17.1, 17.2.3)
- Kriston É és mtsai. 2014. Biológiai védekezés Magyarországon a szelídgesztenye gubacsdarázs ellen. *Erdészeti Lapok* 149, 293-294. (29.TA5)
- Kroon A és mtsai. 1997. Photoperiodic induction of diapause in the spider mite *Tetranychus urticae*: qualitative or quantitative time measurement? *Physiological Entomology* 22, 357-364. (1.TA2)
- Kropotkin PA. 1908. A kölcsönös segítség mint természet-törvény. Az Athenaeum Irodalmi és Nyomdai R-T, Budapest. (Fordította Madzsar **József**.) (13.1)
- Krumins JA és mtsai. 2006. Indirect effects of food web diversity and productivity on bacterial community function and composition. *Functional Ecology* 20, 514-521. (14.TA14)
- Krüger O & GC McGavin. 2001. Predator-prey ratio and guild constancy in a tropical insect community. *Journal of Zoology* 253, 265-273. (21.TA5)
- Krüger O és mtsai. 2009. Does coevolution promote species richness in parasitic cuckoos? *Proceedings of the Royal Society B* 276, 3871-3879. (17.2.3)
- Kuiper JJ és mtsai. 2015. Food-web stability signals critical transitions in temperate shallow lakes. *Nature Communications* 6, 7727. (21.5)
- Kumm J és mtsai. 1994. Gene-culture coevolution and sex-ratios: The effects of infanticide, sex-selective abortion, sex selection, and sex-biased parental investment on the evolution of sex ratios. *Theoretical Population Biology* 46, 249-278. (17.4)
- Kunin WE. 1995. Towards an asymmetric index of community similarity. *Oikos* 73, 442-446. (18.TA1)
- Kunz TH & KA Ingalls. 1994. Folivory in bats: An adaptation derived from frugivory. *Functional Ecology* 8, 665-667. (10.4.2)
- Kurihara Y & J Kikkawa. 1986. Trophic relations of decomposers. In: Kikkawa J & DJ Anderson (eds). *Community Ecology: Pattern and Process*. Blackwell Sci. Publ., Melbourne, etc. 127-160. (14.4, 14.5, 14.TA1)
- Kuris AM és mtsai. 2008. Ecosystem energetic implications of parasite and free-living biomass in three estuaries. *Nature* 454, 515-518. (19.TA5)
- Kurokawa H & T Nakashizuka. 2008. Leaf herbivory and decomposability in a Malaysian tropical rain forest. *Ecology* 89, 2645-2656. (14.TA8)
- Kurokawa H és mtsai. 2004. Allocation to defense or growth in dipterocarp forest seedlings in Borneo. *Oecologia* 140, 261-270. (15.TA5)
- Kursar TA & PD Coley. 2003. Convergence in defense syndromes of young leaves in tropical rainforests. *Biochemical Systematics and Ecology* 31, 929-949. (15.TA12)
- Kursar TA és mtsai. 2009. The evolution of antiherbivore defenses and their contribution to species coexistence in the tropical genus *Inga*. *PNAS* 106, 18073-18078. (21.TA4)
- Kutz SJ és mtsai. 2014. A walk on the tundra: Host-parasite interactions in an extreme environment. *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife* 3, 198-208. (6.2.2)
- Kyllmar K és mtsai. 2014. Small agricultural monitoring catchments in Sweden representing environmental impact. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 198, 25-35. (25.TA7)
- Labandeira CC. 1997. Insect mouthparts: ascertaining the paleobiology of insect feeding strategies. *Annual Review of Ecology and Systematics* 28, 153-193. (17.TA2)
- Labandeira CC. 2002. The history of associations between plants and animals. In: Herrera CM & O Pellmyr (eds). *Plant-Animal Interactions: An Evolutionary Approach*. Blackwell Science, London, 26-74. (17.1.2)
- Labandeira C. 2007. The origin of herbivory on land: Initial patterns of plant tissue consumption by arthropods. *Insect Science* 14, 259-275. (10.TA2)
- Labandeira CC & JJ, Jr Sepkoski. 1993. Insect diversity in the fossil record. *Science* 261, 310-315. (17.TA2)
- Lack DL. 1944. Ecological aspects of species formation in passerine birds. *Ibis* 86, 260-286. (12.1, 12.6.1)
- Lack D. 1947a. *Darwin's Finches*. Cambridge Univ. Press, Cambridge. (12.1, 12.6.3, 17.2.1)
- Lack D. 1947b. The significance of clutch size. *Intraspecific variation*. *Ibis* 89, 302-352. (5.TA6)
- Lack D. 1954. *The Natural Regulation of Animal Numbers*. Clarendon Press, Oxford. (5.1)

- Lack DL. 1971. Ecological Isolation in Birds. Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass. and Blackwell, Oxford. (12.6.1)
- Laczi M és mtsai. 2019a. Teleconnections and weather orchestrate reproduction of tit species in the Carpathian Basin. *Journal of Avian Biology* 50, e02179. (12.TA4)
- Laczi M és mtsai. 2019b. Feather reflectance in relation to macro- and nanostructure in the Great Tit crown. *Biological Journal of the Linnean Society* 127, 113–124. (14.TA11)
- Lafferty KD és mtsai. 2006. Food webs and parasites in a salt marsh ecosystem. In: Collinge SK & C Ray (eds). *Disease Ecology. Community Structure and Pathogen Dynamics*. Oxford Univ. Press, Oxford, 119-134. (19.TA5)
- Lafferty KD és mtsai. 2008. Parasites in food webs: the ultimate missing links. *Ecology Letters* 11, 533-546. (Bevezetés III.5, 19.TA5)
- Lahdenperä M és mtsai. 2004. Fitness benefits of prolonged post-reproductive lifespan in women. *Nature* 428, 178-181. (5.2.6)
- Laing J. 1937. Host finding by insect parasites. I. Observations on the finding of hosts by *Alysia manducator*, *Mormoniella vitripennis* and *Trichogramma evanescens*. *Journal of Animal Ecology* 6, 298-317. (16.4.3)
- Laland K és mtsai. 2014. Does evolutionary theory need a rethink? - Point: Yes, urgently. *Nature* 514, 161-164. (17.2)
- Lam RK & BW Frost. 1976. Model of copepod filtering response to changes in size and concentration of food. *Limnology and Oceanography* 21, 490-500. (16.TA2)
- Lambden J & PTJ Johnson. 2013. Quantifying the biomass of parasites to understand their role in aquatic communities. *Ecology and Evolution* 3, 2310-2321. (19.TA5)
- Lamshead PJD és mtsai. 1983. The detection of differences among assemblages of marine benthic species based on an assessment of dominance and diversity. *Journal of Natural History* 17, 859–874. (18.TA2)
- Lamit LJ és mtsai. 2015. Tree genotype mediates covariance among communities from microbes to lichens and arthropods. *Journal of Ecology* 103, 840-850. (21.TA1)
- Lande R. 1996. Statistics and partitioning of species diversity, and similarity among multiple communities. *Oikos* 76, 5-13. (18.1.2, 18.2, 18.TA1)
- Lande R & GF Barrowclough. 1987. Effective population size, genetic variation, and their use in population management. In: Soulé ME. (ed.). *Viable Populations for Conservation*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, 87-123. (27.2.2)
- Landres PB. 1992. Temporal scale perspectives in managing biological diversity. *Transactions of the North American Wildlife and Natural Resources Conference* 57, 292-307. (26.1)
- Langand J és mtsai. 1998. Cost of resistance, expressed as a delayed maturity, detected in the host-parasite system *Biomphalaria glabrata/Echinostoma caproni*. *Heredity* 80, 320-325. (15.5)
- Langley JA & BA Hungate. 2003. Mycorrhizal controls on belowground litter quality. *Ecology* 84, 2302-2312. (14.TA4)
- Langlois RJ és mtsai. 2012. Diazotrophic bacteria respond to Saharan dust additions. *Marine Ecology Progress Series* 470, 1-14. (25.TA7)
- Langmore NE és mtsai. 2011. Visual mimicry of host nestlings by cuckoos. *Proceedings of the Royal Society B* 278, 2455-2463. (17.TA1)
- Lansverk AL és mtsai. 2015. Parasitism of the Black-crowned Waxbill *Estrilda nonnula* by the Pin-tailed Whydah *Vidua macroura*: Implications for host-specific adaptation by a generalist brood-parasite. *The Wilson Journal of Ornithology* 127, 733-739. (11.TA2)
- Larsen BB mtsai. 2017. Inordinate fondness multiplied and redistributed: The number of species on earth and the new pie of life. *The Quarterly Review of Biology* 92, 229-265. (18.1.2)
- Larsen TH és mtsai. 2005. Extinction order and altered community structure rapidly disrupt ecosystem functioning. *Ecology Letters* 8, 538-547. (23.3.2)
- Laska MS & JT Wootton. 1998. Theoretical concepts and empirical approaches to measuring interaction strength. *Ecology* 79, 461-476. (19.TA9)
- Latimer AM és mtsai. 2005. Neutral ecological theory reveals isolation and rapid speciation in a biodiversity hot spot. *Science* 309, 1722-1725. (21.3.2)
- Laurance WF és mtsai. 2000. Rainforest fragmentation kills big trees. *Nature* 404, 836. (22.6.1)
- Lavandero B és mtsai. 2009. Species richness of herbivorous insects on *Nothofagus* trees in South America and New Zealand: the importance of chemical attributes of the host. *Basic and Applied Ecology* 10, 10-18. (23.TA1)
- Lawlor LR. 1980. Overlap, similarity, and competition coefficients. *Ecology* 61, 245-251. (2.TA3)
- Lawrence D és mtsai. 2012. Species interactions alter evolutionary responses to a novel environment. *PLOS Biology* 10, e1001330. (Bevezetés III.8)
- Lawton JH. 1984. Non-competitive populations, non-convergent communities and vacant niches: the herbivores of bracken. In: Strong DR és mtsai (eds). *Ecological Communities: Conceptual Issues and the Evidence*. Princeton Univ. Press, Princeton, 67-100. (2.2.1, 21.3.1)
- Lawton JH. 1994. What do species do in ecosystems? *Oikos* 71, 367-374. (20.3.1)
- Lawton JH. 1995. Population dynamic principles. In: Lawton JH & RM May (eds). *Extinction Rates*. Oxford Univ. Press, Oxford, etc. 147-163. (23.3.1)
- Lawton JH. 1999. Are there general laws in ecology? *Oikos* 84, 177-192. (8.TA4, Bevezetés III.1, III.TA1)
- Lawton JH & D Schröder. 1977. Effects of plant type, size of geographical range and taxonomic isolation on number of insect species associated with British plants. *Nature* 265, 137-140. (23.TA1)
- Lawton JH & MP Hassel. 1981. Asymmetrical competition in insects. *Nature* 289, 793-795. (12.2)

- Lawton JH & DR Strong. 1981. Community patterns and competition in folivorous insects. *American Naturalist* 118, 317-338. (21.3.1)
- Lawton JH & PH Warren. 1988. Static and dynamic explanations for patterns in food webs. *TREE* 3, 242-245. (19.TA1)
- Lawton JH & KJ Gaston. 1989. Temporal patterns in the herbivorous insects of bracken - a test of community predictability. *Journal of Animal Ecology* 58, 1021-1034. (21.3)
- Lawton JH & VK Brown. 1994. Redundancy in ecosystems. In: Schulze E-D & HA Mooney (eds). *Biodiversity and Ecosystem Function*. Ecological Studies. Springer Verlag, Berlin, etc., 255-270. (20.3.1)
- Lawton JH és mtsai. 1993. Patterns of diversity for insect herbivores on bracken. In: Ricklefs RE & D Schluter (eds). *Species Diversity in Ecological Communities*. Univ. of Chicago Press, Chicago, 178-184. (2.2.1)
- Layman CA és mtsai. 2005. Body size and trophic position in a diverse tropical food web. *Ecology* 86, 2530-2535. (19.TA14)
- Leaper R & M Huxham. 2002. Size constraints in a real food web: predator, parasite, and prey body-size relationships. *Oikos* 99, 443-456. (19.TA1, 19.TA5)
- Leather SR. 1985. Does the bird cherry have its 'fair share' of insect pests? An appraisal of the species-area relationships of the phytophagous insects associated with British *Prunus* species. *Ecological Entomology* 10, 43-56. (23.TA1)
- Le Cren ED. 1973. The population dynamics of young trout (*Salmo trutta*) in relation to density and territorial behaviour. *Rapports et proces-verbaux des reunions. Conseil international pour l'exploration de la mer* 164, 241-246. (4Á)
- Lee HK és mtsai. 2017. The relationship between SO₂ exposure and plant physiology: A mini review. *Horticultural Environment and Biotechnology* 58, 523-529. (1.4)
- Leggett HC és mtsai. 2013. Generalism and the evolution of parasite virulence. *TREE* 28, 592-596. (11.TA8)
- Lehman CL. 2001. The concept of stability. In: Levin SA (ed). *Encyclopedia of Biodiversity*. Vol. 5, Academic Press, San Diego, 467-479. (7Á, 20Á)
- Lehman JT. 1976. The filter-feeder as an optimal forager, and the predicted shapes of feeding curves. *Limnology and Oceanography* 21, 501-516. (16.TA2)
- Lehmann J & M Kleber. 2015. The contentious nature of soil organic matter. *Nature* 528, 60-68. (14.4.3)
- Lehtonen P és mtsai. 2005. Transfer of endophyte-origin defensive alkaloids from a grass to a hemiparasitic plant. *Ecology Letters* 8, 1256-1263. (13.2.1)
- Lehsten V & P Harmand. 2006. Null models for species co-occurrence patterns: assessing bias and minimum iteration number for the sequential swap. *Ecography* 29, 786-792. (21.TA2)
- Leibold MA. 1995. The niche concept revisited: mechanistic models and community context. *Ecology* 76, 1371-1382. (2.TA2)
- Leibold MA & MA McPeck. 2006. Coexistence of the niche and neutral perspectives in community ecology. *Ecology* 87, 1399-1410. (21.TA3)
- Leibold MA és mtsai. 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters* 7, 601-613. (23.3.2, 23.TA9)
- Leimar O & RC Connor. 2003. By-product benefits, reciprocity, and pseudoreciprocity in mutualism. In: Hammerstein P (ed). *Genetic and Cultural Evolution of Cooperation*. The MIT Press, Cambridge, MA, 203-222. (13.TA1)
- Leimar O & JM McNamara. 2023. Game theory in biology: 50 years and onwards. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 378, 20210509. (13.TA12, 13.TA13)
- Leimu R & J Koricheva. 2006. A meta-analysis of tradeoffs between plant tolerance and resistance to herbivores: combining the evidence from ecological and agricultural studies. *Oikos* 112, 1-9. (15.TA2)
- Leinonen T és mtsai. 2012. Multiple evolutionary pathways to decreased lateral plate coverage in freshwater threespine sticklebacks. *Evolution* 66, 3866-3875. (15.3.3)
- Lemonnier-Darcemont M és mtsai. 2009. Field and breeding data on the European species of the genus *Saga* (Orthoptera, Tettigoniidae). *Articulata* 24, 1-14. (3.4.1)
- Lendvai ÁZ és mtsai. 2004. The effect of energy reserves on social foraging: hungry sparrows scrounge more. *Proceedings of the Royal Society London B* 271, 2467-2472. (16.TA13)
- Lengyel S és mtsai. 2009. Ants sow the seeds of global diversification in flowering plants. *PloS ONE* 4, e5480. (13.1.4)
- Lengyel S és mtsai. 2010. Convergent evolution of seed dispersal by ants, and phylogeny and biogeography in flowering plants: A global survey. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics* 12, 43-55. (6.TA3)
- Lenihan HS és mtsai. 2011. Influence of corallivory, competition, and habitat structure on coral community shifts. *Ecology* 92, 1959-1971. (22.3.2)
- Lennon JJ és mtsai. 2000. Bird diversity and environmental gradients in Britain: A test of the species-energy hypothesis. *Journal of Animal Ecology* 69, 581-598. (26Á)
- Lennon JJ és mtsai. 2001. The geographical structure of British bird distributions: diversity, spatial turnover and scale. *Journal of Animal Ecology* 70, 966-979. (18.TA4)
- Lenoir A és mtsai. 2001. Chemical ecology and social parasitism in ants. *Annual Review of Entomology* 46, 573-600. (11.1)
- Lenton TM és mtsai. 2004. Climbing the co-evolution ladder. *Nature* 431, 913. (17.1.2)
- Lenton TM és mtsai. 2016. Earliest land plants created modern levels of atmospheric oxygen. *PNAS* 113, 9704-9709. (24.TA2)
- Leonardo TE & GT Muiru. 2003. Facultative symbionts are associated with host plant specialization in pea aphid populations. *Proceedings of the Royal Society London B* 270, S209-S212. (10.TA5)
- Leopold A. 1933. *Game Management*. Charles Scribner's Sons, New York. (4.TA4)
- Lepš J és mtsai. 1982. Community stability, complexity and species life history strategies. *Vegetatio* 50, 53-63. (20.TA3)

- Leroi, B. 1978. Alimentation des adultes d' *Acanthoscelides obtectus* Say (Coleoptère, Bruchidae): influence sur la longévité et la production ovarienne des individus vierges. *Annales de Zoologie, Écologie Animale* 10, 559-567. (3.1)
- Leroux SJ & M Loreau. 2015. Theoretical perspectives on bottom-up and top-down interactions across ecosystems. In: Hanley TC & KJ La Pierre (eds). *Trophic Ecology. Bottom-up and Top-down Interactions Across Aquatic and Terrestrial Systems. Ecological Reviews*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, 3-28. (19.5)
- Leslie PH. 1948. Some further notes on the use of matrices in population mathematics. *Biometrika* 35, 213-245. (9.TA1, 9.TA11)
- Lessard J-P és mtsai. 2011. Determinants of the detrital arthropod community structure: the effects of temperature and resources along an environmental gradient. *Oikos* 120, 333-343. (21.1.2)
- Lessels CM. 1991. The evolution of life histories. In: Krebs JR, NB Davies (eds). *Behavioural Ecology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, 32-68. (5.4, 5.TA4, 5.TA5, 5.TA6)
- Lessels CM & DW Stephens. 1983. Central place foraging: single-prey loaders again. *Animal Behaviour* 31, 238-243. (16.TA11)
- Letscher RT és mtsai. 2013. Dissolved organic nitrogen in the global surface ocean: Distribution and fate. *Global Biogeochemical Cycles* 27, 141-153. (24.TA9)
- Levin DA. 1978. Alkaloids and geography. *American Naturalist* 112, 1133-1134. (15.TA4)
- Levin DA & BM York, Jr. 1978. The toxicity of plant alkaloids: an ecogeographic perspective. *Biochemical Systematics and Ecology* 6, 61-76. (15.TA4)
- Levin SA. 1992. The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology* 73, 1943-1967. (8.1, 17.2)
- Levin SA. 1998. Ecosystems and the biosphere as complex adaptive systems. *Ecosystems* 1, 431-436. (19.1)
- Levin SA. 2000. Multiple scales and the maintenance of biodiversity. *Ecosystems* 3, 496-506. (8.6)
- Levin SA. 2005. Self-organization and the emergence of complexity in ecological systems. *BioScience* 55, 1075-1079. (Bevezetés III.2, 19.1)
- Levin SA és mtsai (eds). 1993. *Patch Dynamics. Lecture Notes in Biomathematics*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg. (8.2)
- Levine JM. 2000. Species diversity and biological invasions: Relating local process to community pattern. *Science* 288, 852-854. (22.7.2)
- Levine JM & CM D'Antonio. 1999. Elton revisited: a review of evidence linking diversity and invasibility. *Oikos* 87, 15-26. (20.TA2)
- Levins R. 1969. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin of the Entomological Society of America* 15, 237-240. (23.3.1, 23.TA4, 23.TA7)
- Levins R & R MacArthur. 1966. The maintenance of genetic polymorphism in a spatially heterogeneous environment: variations on a theme by Howard Levene. *The American Naturalist* 100, 585-589. (8.1.1, 8.TA1)
- Lev-Yadun S & KS Gould. 2007. What do red and yellow autumn leaves signal? *Botanical Review* 73, 279-289. (15.3.3)
- Lévy P. 1937. *Theorie de l'Addition des Variables Aleatoires*. Gauthier-Villiers, Paris. (16.TA10)
- Lewis WM és mtsai. 1999. Nitrogen yields from undisturbed watersheds in the Americas. In: Townsend AR (ed). *New Perspectives on Nitrogen Cycling in the Temperate and Tropical Americas: Report of the International SCOPE Nitrogen Project*. Springer Netherlands, Dordrecht, 149-162. (25.3.1)
- Lewontin RC. 1969. The meaning of stability. In: Woodwell GM & HH Smith (eds). *Diversity and Stability in Ecological Systems. Brookhaven Symposia in Biology* 22, 13-24. (21.TA9)
- Lewontin RC. 1972. The apportionment of human diversity. *Evolutionary Biology* 6, 381-398. (18.TA1)
- Lewontin RC. 1983. Gene, organism and environment. In: Bendall DS (ed). *Evolution from Molecules to Men*. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 273-285. (2.2.1)
- Li BL & EL Charnov. 2001. Diversity-stability relationships revisited: scaling rules for biological communities near equilibrium. *Ecological Modelling* 140, 247-254. (20.TA3)
- Li H és mtsai. 2021. Interactions among native és non-native predatory Coccinellidae influence biological control and biodiversity. *Annals of the Entomological Society of America* 114, 119-136. (29.TA3)
- Li P és mtsai. 2014. Global patterns of soil microbial nitrogen and phosphorus stoichiometry in forest ecosystems. *Global Ecology and Biogeography* 23, 979-987. (24.A)
- Li X & JJ Wiens. 2022. Estimating global biodiversity: The role of cryptic insect species. *Systematic Biology* 72, 391-403. (18.1.2, 18.TA4)
- Liang JJ és mtsai. 2016. Positive biodiversity-productivity relationship predominant in global forests. *Science* 354, aaf8957. (20.3.2)
- Liao K-H. 2012. A theory on urban resilience to floods—a basis for alternative planning practices. *Ecology and Society* 17, 48. (20.A)
- Libralato S és mtsai. 2014. Trophodynamics in marine ecology: 70 years after Lindeman. *Marine Ecology Progress Series* 512, 1-7. (19.2)
- Liebhold A és mtsai. 2004. Spatial synchrony in population dynamics. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 35, 467-490. (6.TA5)
- Lieth H. 1975. Measurement of caloric values. In: Lieth H & RH Whittaker (eds). *Primary Productivity of the Biosphere*. Springer-Verlag New York Inc., New York, Chap. 5, 119-129. (23.1)
- Lifjeld JT. 1989. Central place foraging: optimal load size for net and gross energy maximisers. *Oikos* 55, 397-401. (16.TA11)
- Likens GE & FG Bormann. 1975. An experimental approach to

- New England landscapes. In: Hasler AD (ed). Coupling of Land and Water Systems. Chapman and Hall, London, 7-30. (25.TA2)
- Likens GE és mtsai. 1971. Nutrient-hydrologic cycle interaction in small forested watershed-ecosystems. In: Duvigneaud P. (ed). Productivity of Forest Ecosystems. UNESCO, Paris. (25.TA2)
- Likens GE és mtsai. 1977. Biochemistry of a Forested Ecosystem. Springer-Verlag, Berlin. (25.TA2)
- Likens GE és mtsai. 1996. Long-term effects of acid rain: response and recovery of a forest ecosystem. *Science* 272, 244-246. (24.4.3)
- Liker A & V Bókony. 2009. Larger groups are more successful in innovative problem-solving in house sparrows. *PNAS* 106, 7893-7898. (16.TA14)
- Liknes ET és mtsai. 2002. Seasonal acclimatization in the American Goldfinch revisited: To what extent do metabolic rates vary seasonally? *The Condor* 104, 548-557. (1.2.1)
- Lima M és mtsai. 2006. Feedback structures of northern small rodent populations. *Oikos* 112, 555-564. (9.4)
- Lima-Mendez G és mtsai. 2015. Determinants of community structure in the global plankton interactome. *Science* 348, 1262073. (19.4, 19.TA5)
- Lindeman RL. 1942. The trophic-dynamic aspect of ecology. *Ecology* 23, 399-418. (7.3.2, Bevezetés III.TA1, 19.2.1, 20.2, 24.1)
- Lindroth RL. 1988. Adaptations of mammalian herbivores to plant chemical defenses. In: Spencer KV (ed). Chemical Mediation of Coevolution. Academic Press, Inc., San Diego etc., 415-445. (10.TA6)
- Linhart YB & JD Thompson. 1995. Terpene-based selective herbivory by *Helix aspersa* (Mollusca) on *Thymus vulgaris* (Labiatae). *Oecologia* 102, 126-132. (10.5.1)
- Linsenmair KE és mtsai. 2001. Adaptations to biotic and abiotic stress: *Macaranga*-ant plants optimise investment in biotic defence. *Journal of Experimental Botany* 52, 2057-2065. (13.TA5)
- Lips KR és mtsai. 2006. Emerging infectious disease and the loss of biodiversity in a Neotropical amphibian community. *PNAS* 103, 3165-3170. (11.5)
- Literák I és mtsai. 2015. Chewing lice in Azorean blackcaps (*Sylvia atricapilla*): a contribution to parasite island syndromes. *Journal of Parasitology* 101, 252-254. (11.TA10)
- Little AEF & CR Currie. 2007. Symbiotic complexity: discovery of a fifth symbiont in the attine ant-microbe symbiosis. *Biology Letters* 3, 501-504. (Bevezetés II)
- Little AEF és mtsai. 2006. Defending against parasites: fungus-growing ants combine specialized behaviours and microbial symbionts to protect their fungus gardens. *Biology Letters* 2, 12-16. (Bevezetés II)
- Lively CM. 2006. The ecology of virulence. *Ecology Letters* 9, 1089-1095. (11.TA8)
- Lively CM & MF Dybdahl. 2000. Parasite adaptation to locally common host genotypes. *Nature* 405, 679-681. (11.TA12)
- Livio M. 2003. The Golden Ration. The Story of Phi, the World's Most Astonishing Number. Broadway Books, New York. (21.3.1)
- Lloyd M & HS Dybas. 1966a. The periodical cicada problem. I. Population ecology. *Evolution* 20, 133-149. (3.TA2)
- Lloyd M & HS Dybas. 1966b. The periodical cicada problem. II. Evolution. *Evolution* 20, 466-505. (3.TA2)
- Lobel PS & JC Ogden. 1981. Foraging by the herbivorous parrotfish *Sparisoma radians*. *Marine Biology* 64, 173-183. (10.TA6)
- Loeulle N. 2009. Evolution of communities and ecosystems. In: Levin SA (ed). The Princeton Guide to Ecology. Princeton Univ. Press, Princeton & Oxford. (Bevezetés III.8)
- Lohman DJ és mtsai. 2006. Convergence of chemical mimicry in a guild of aphid predators. *Ecological Entomology* 31, 41-51. (15.3.2)
- Lohmann KJ és mtsai. 2004. Geomagnetic map used in sea-turtle navigation. *Nature* 428, 909-910. (6.1.2)
- Lomolino MV. 1985. Body size of mammals on islands: the island rule reexamined. *The American Naturalist* 125, 310-316. (23.TA11)
- Lomolino MV. 2000. Ecology's most general, yet protean pattern: the species-area relationship. *Journal of Biogeography* 27, 17-26. (23.TA4)
- Lomolino MV. 2001. The species-area relationship: new challenges for an old pattern. *Progress in Physical Geography* 25, 1-21. (23.TA4)
- Lomolino MV & MD Weiser. 2001. Towards a more general species-area relationship: diversity on all islands, great and small. *Journal of Biogeography* 28, 431-446. (23.A)
- Long AJ és mtsai. 1996. Towards a global map of biodiversity: patterns in the distribution of restricted-range birds. *Global Ecology and Biogeography Letters* 5, 281-304. (26.2.1)
- Long SP és mtsai. 1994. Photoinhibition of photosynthesis in nature. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 45, 633-662. (1.4.5)
- Long ZT & I Karel. 2002. Resource specialization determines whether history influences community structure. *Oikos* 96, 62-69. (20.5, 21.TA10)
- Lonsdale WM. 1990. The self-thinning rule: dead or alive? *Ecology* 71, 1373-1388. (4.TA5)
- Looijen RC & J van Aniel. 1999. Ecological communities: conceptual problems and definitions. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 2, 210-222. (Bevezetés III.TA1)
- Lookadoo SE & AJ Pollard. 1991. Chemical contents of stinging trichomes of *Cnidocolus texanus*. *Journal of Chemical Ecology* 17, 1909-1916. (15.3.3)
- Lopez-Vaamonde C és mtsai. 2006. Fossil-calibrated molecular phylogenies reveal that leaf-mining moths radiated millions of years after their host plants. *Journal of Evolutionary Biology* 19, 1314-1326. (17.TA2)
- Loreau M. 2010. From Populations to Ecosystems. Theoretical Foundations for a New Ecological Synthesis. Princeton Univ. Press, Princeton and London. (7.3.2, 20.3.1)
- Loreau, M és mtsai. 2001. Biodiversity and ecosystem functioning: Current knowledge and future challenges.

- Science 294, 804-808. (20.3.4, 20.TA6)
- Loreau M és mtsai. 2003. Meta-ecosystem: a theoretical framework from a spatial ecosystem ecology. *Ecology Letters* 6, 673-679. (23.3.2)
- Lorimer ND és mtsai. 1994. The fractal forest: fractal geometry and applications in forest science. USDA Forest Service, General Technical Report, NC-170, 43. (8.TA2)
- Losos JB. 2011. Convergence, adaptation, and constraint. *Evolution* 65, 1827-1840. (21.TA1)
- Losos JB & D Schluter. 2000. Analysis of an evolutionary species-area relationship. *Science* 408, 847-850. (23.2.4)
- Losos JB & RE Ricklefs. 2009. Adaptation and diversification on islands. *Nature* 457, 830-836. (23.2.4)
- Lotka AJ. 1922. Contribution to the energetics of evolution. *PNAS* 8, 147-151. (Bevezetés III.8)
- Lotka AJ. 1925. Elements of Physical Biology (reprinted as Elements of Mathematical Biology, 1956). Dover Publications, New York. (7.TA2, 8.1.2, Bevezetés III.8)
- Louda SM. 1982a. Distribution ecology – variation in plant recruitment over a gradient in relation to insect seed predation. *Ecological Monographs* 52, 25-41. (10.TA10)
- Louda SM. 1982b. Limitation of the recruitment of the shrub *Haplopappus squarrosus* (Asteraceae) by flower-feeding and seed-feeding insects. *Journal of Ecology* 70, 43-53. (10.TA10)
- Loukola OJ és mtsai. 2012. Interspecific social information use in a selection of nest site characteristics. *Animal Behaviour* 83, 629-633. (12.TA5)
- Loukola OJ és mtsai. 2013. Observed fitness may affect niche overlap in competing species via selective social information use. *The American Naturalist* 182, 474-483. (12.TA5)
- Lovell PG és mtsai. 2013. Egg-laying substrate selection for optimal camouflage by quail. *Current Biology* 23, 260-264. (15.3.2)
- Lovett GM & AE Ruesink. 1995. Carbon and nitrogen mineralization from decomposing gypsy moth frass. *Oecologia* 104, 133-138. (10.5.1, 14.6.2)
- Lovett GM és mtsai. 2006. Is net ecosystem production equal to ecosystem carbon accumulation? *Ecosystems* 9, 1-4. (24.TA3)
- Lowe VPW. 1969. Population dynamics of the Red Deer (*Cervus elaphus* L.) on Rhum. *Journal of Animal Ecology* 38, 425-457. (3.5)
- Lowry JB. 1989. Green-leaf fractionation by fruit bats: Is this feeding behaviour a unique nutritional strategy for herbivores? *Wildlife Research* 16, 203-206. (10.4.2)
- Lubchenco J. 1978. Plant species diversity in a marine intertidal community: Importance of herbivore food preference and algal competitive abilities. *The American Naturalist* 112, 23-39. (22.TA7)
- Lubchenco J és mtsai. 1991. The Sustainable Biosphere Initiative: An ecological research agenda: A report from the Ecological Society of America. *Ecology* 72, 371-412. (4.TA4, 28.3.4)
- Luczkovich JJ és mtsai. 2003. Defining and measuring trophic role similarity in food webs using regular equivalence. *Journal of Theoretical Biology* 220, 303-321. (19A)
- Ludwig F és mtsai. 2008. Impacts of savanna trees on forage quality for a large African herbivore. *Oecologia* 155, 487-496. (22.TA2)
- Ludwig W és mtsai. 1996. Predicting the oceanic input of organic carbon by continental erosion. *Global Biogeochemical Cycles* 10, 23-41. (25.3.2)
- Luiselli L. 2008. Do lizard communities partition the trophic niche? A worldwide meta-analysis using null models. *Oikos* 117, 321-330. (21.3.2)
- Lundberg A & RV Alatalo. 1992. The pied flycatcher. T&AD Poyser, London. (12.TA5)
- Lundberg H & E Ranta. 1980. Habitat and food utilization in a subarctic bumblebee community. *Oikos* 35, 303-310. (20.4.1, 21.TA10)
- Lutz RA és mtsai. 2001. Life after death in the deep sea. *American Scientist* 89, 422-431. (24.TA7)
- Lüthi D és mtsai. 2008. High-resolution carbon dioxide concentration record 650,000–800,000 years before present. *Nature* 453, 379-382. (25.4.2, 27A)
- Luyssaert S és mtsai. 2008. Old-growth forests as global carbon sinks. *Nature* 455, 213-215. (24.TA3)
- Lyon BE & JM Eadie. 2004. An obligate brood parasite trapped in the intraspecific arms race of its hosts. *Nature* 432, 390-393. (11.TA2)
- Ma BO és mtsai. 2003. Dynamic versus instantaneous models of diet choice. *The American Naturalist* 162, 668-684. (16.TA1)
- Maan ME & ME Cummings. 2012. Poison frog colors are honest signals of toxicity, particularly for bird predators. *The American Naturalist* 179, E1-E14. (15.3.3)
- MacArthur R. 1955. Fluctuations of animal populations and a measure of community stability. *Ecology* 36, 533-536. (12.6.1, 20.2, 20.3.1, 20.TA2, 20.TA3)
- MacArthur RH. 1958. Population ecology of some warblers of northeastern coniferous forests. *Ecology* 39, 599-619. (2.2.2, Bevezetés III.TA1, 20.3.1)
- MacArthur RH. 1972. *Geographical Ecology: Patterns in the Distribution of species*. Harper & Row, New York. (2.2.1, 2.3)
- MacArthur RH & JW MacArthur. 1961. On bird species diversity. *Ecology* 42, 594-598. (18.TA5)
- MacArthur RH & ER Pianka. 1966. On optimal use of a patchy environment. *The American Naturalist* 100, 603-609. (16.4.1, 29.TA4)
- MacArthur R & R Levins. 1967. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *The American Naturalist* 101, 377-385. (12.7, Bevezetés III.TA3)
- MacArthur RH & EO Wilson. 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton Univ. Press, Princeton and Oxford. (Faximile kiadás 2001-ben.) (5.5.2, 21.1, 23.1, 23.2.1, 23.2.3, 23.2.4, 23.TA2)
- MacFadden BJ. 1997. Origin and evolution of the grazing guild in New World terrestrial mammals. *TREE* 12, 182-187.

- (10.TA6, 17.2.5)
- Machado CA és mtsai. 2005. Critical review of host specificity and its coevolutionary implications in the fig/fig-wasp mutualism. PNAS 102, 6558-6565. (17.TA1)
- Mack MC & CMD'Antonio. 1998. Impacts of biological invasions on disturbance regimes. TREE 13, 195-198. (22.7.1)
- Mackey RL & DJ Currie. 2001. The diversity-disturbance relationship: is it generally strong and peaked? Ecology 82, 3479-3492. (22.5, 22.TA6)
- Mac Leod J. 1894. Over de bevruchting der bloemen in het Kempisch gedeelte van Vlaanderen. Deel II. Botanisch Jaarboek Dodonaea 6, 119-511. (5.TA11)
- Mac Nally RC & JM Doolan. 1986. An empirical approach to guild structure: habitat relationships in nine species of eastern-Australian cicadas. Oikos 47, 33-46. (21.TA5)
- Mader H-J. 1984. Animal habitat isolation by roads and agricultural fields. Biological Conservation 29, 81-96. (27.2.1)
- Mader H-J és mtsai. 1990. Linear barriers to arthropod movements in the landscape. Biological Conservation 54, 209-222. (27.2.1)
- Madritch M és mtsai. 2006. Genetic identity of *Populus tremuloides* litter influences decomposition and nutrient release in a mixed forest stand. Ecosystems 9, 528-537. (14.TA13)
- Madritch MD és mtsai. 2007. Canopy herbivory can mediate the influence of plant genotype on soil processes through frass deposition. Soil Biology and Biochemistry 39, 1192-1201. (14.6.2)
- Magnani F és mtsai. 2007. The human footprint in the carbon cycle of temperate and boreal forests. Nature 447, 848-852. (24.TA3)
- Maguire LA és mtsai. 1987. Managing critically endangered species: The Sumatran rhino as a case study. In: Soule M. (ed). Viable Populations for Conservation. Cambridge Univ. Press, Cambridge, 141-158. (27.2.2)
- Magurran AE. 1988. Ecological Diversity and Its Measurement. Princeton Univ. Press, Princeton. (2.4, 18.3, 18Á, 18.TA4, 18.TA5)
- Magurran AE. 2004. Measuring Biological Diversity. Blackwell Scientific Ltd., Malden. (2.4, 17.3.2, 18.TA1, 18.TA4, 18.TA5, 18.TA6, 18Á)
- Majer J. 2004. Bevezetés az ökológiába. Dialóg Campus Kiadó, Budapest-Pécs.
- Majerus MEN és mtsai. 2000. A bird's eye view of the peppered moth. Journal of Evolutionary Biology 13, 155-159. (15.TA3)
- Malcolm SB & MP Zalucki. 1996. Milkweed latex and cardenolide induction may resolve the lethal plant defence paradox. Entomologia experimentalis et applicata 80, 193-196. (15.3.3)
- Malhi Y & J Grace. 2000. Tropical forests and atmospheric carbon dioxide. TREE 15, 332-337. (24.4.1, 25.4.4)
- Malhi Y és mtsai. 1998. Carbon dioxide transfer over a Central Amazonian rain forest. Journal of Geophysical Research: Atmospheres 103, 31593-31612. (25.TA1)
- Malhi Y és mtsai. 2014. Tropical forests in the Anthropocene. Annual Review of Environment and Resources 39, 125-159. (27.TA3)
- Mallet J. 1999. Causes and consequences of a lack of coevolution in Müllerian mimicry. Evolutionary Ecology 13, 777-806. (17.TA1)
- Maloney DC & GA Lamberti. 1995. Rapid decomposition of summer-input leaves in a Northern Michigan stream. American Midland Naturalist 133, 184-195. (14.4.4)
- Malthus T. 1798. An Essay on the Principle of Population. An Essay on the Principle of Population, as it Affects the Future Improvement of Society with Remarks on the Speculations of Mr. Godwin, M. Condorcet, and Other Writers. Printed for J. Johnson, in St. Paul's Church-Yard, London. (3.8.1)
- Mandelbrot B. 1980. Fractal aspects of the iteration of $z \mapsto \lambda z(1-z)$ for complex λ , z . Annals of the New York Academy of Sciences 357, 249-259. (8.TA2)
- Mangel M & CW Clark. 1986. Towards a unified foraging theory. Ecology 67, 1127-38. (16.TA1)
- Manzoni S és mtsai. 2008. The global stoichiometry of litter nitrogen mineralization. Science 321, 684-686. (14.TA2)
- Marazzi B és mtsai. 2013. The diversity, ecology and evolution of extrafloral nectaries: current perspectives and future challenges. Annals of Botany 111, 1243-1250. (13.1.1)
- Marcogliese DJ & DK Cone. 1997. Food webs: a plea for parasites. TREE 12, 320-325. (19.TA5)
- Margulis L. 1996. Archaeal-eubacterial mergers in the origin of Eukarya: phylogenetic classification of life. PNAS 93, 1071-1076. (13.1, 17.1.1)
- Margulis L. 2000. Az együttélés bolygója. Az evolúció új megközelítése, Vince Kiadó Kft., Budapest (13.1)
- Maron JL & E Crone. 2006. Herbivory: effects on plant abundance, distribution and population growth. Proceedings of the Royal Society B 273, 2575-2584. (9.5.1, 10.TA10)
- Marquet PA. 2000. Invariants, scaling laws, and ecological complexity. Science 289, 1487-1488. (1.2.1)
- Martin JM és mtsai. 1999. Chemical defense in the zebra swallowtail butterfly, *Eurytides marcellus*, involving annonaceous acetogenins. Journal of Natural Products (Lloydia) 62, 2-4. (15.TA9)
- Martinez ND. 1991. Artifacts or attributes? Effects of resolution on the Little Rock Lake food web. Ecological Monographs 61, 367-392. (18.3.2)
- Martinez ND. 1992. Constant connectance in community foodwebs. The American Naturalist 139, 1208-1218. (19.4.1)
- Martorell C & RP Freckleton. 2014. Testing the roles of competition, facilitation and stochasticity on community structure in a species-rich assemblage. Journal of Ecology 102, 74-85. (20.TA6)
- Masese FO és mtsai. 2015. Are large herbivores vectors of terrestrial subsidies for riverine food webs? Ecosystems 18, 686-706. (25.3.1)
- Massey FP és mtsai. 2007. Herbivore specific induction of silica-based plant defences. Oecologia 152, 677-683.

- (15.3.3)
- Mastepanov M és mtsai. 2008. Large tundra methane burst during onset of freezing. *Nature* 456, 628-631. (25.TA7)
- Masterson J. 1994. Stomatal size in fossil plants: Evidence for polyploidy in majority of angiosperms. *Science* 264, 421-424. (17.2.5)
- Mata TM és mtsai. 2013. How invader traits interact with resident communities and resource availability to determine invasion success. *Oikos* 122, 149-160. (22.7.1)
- Mathers TC és mtsai. 2017. Rapid transcriptional plasticity of duplicated gene clusters enables a clonally reproducing aphid to colonise diverse plant species. *Genome Biology* 18, 27. (17.1)
- Matsuo T. 2008. Genes for host-plant selection in *Drosophila*. *Journal of Neurogenetics* 22, 195-210. (10.TA5)
- Mattson WJ & ND Addy. 1975. Phytophagous insects as regulators of forest primary production. *Science* 190, 515-522. (25.TA10)
- Matsuura K. 2003. Symbionts affecting termite behavior. In: Bourtzis K & TA Miller (eds). *Insect Symbiosis*. CRC Press, Boca Raton, etc. 131-143. (13.TA4)
- Mátrai K és mtsai. 1998. Seasonal diet of rabbits and their browsing effect on juniper in Bugac Juniper Forest (Hungary). *Acta Theriologica* 43, 107-112. (10.5.1)
- Mauck KE és mtsai. 2010. Deceptive chemical signals induced by a plant virus attract insect vectors to inferior hosts. *PNAS* 107, 3600-3605. (10.5.1)
- Maurer BA & BJ McGill. 2011. Measurement of species diversity. In: Magurran AE & BJ McGill (eds). *Biological Diversity. Frontiers in Measurement and Assessment*. Oxford Univ. Press, Oxford, Chap. 5, 55-65. (18.TA1)
- May RM. 1972. Will a large complex system be stable? *Nature* 238, 413-414. (20.2.1)
- May RM. 1973a. *Stability and Complexity in Model Ecosystems*. Princeton Univ. Press, Princeton. (Facsimile kiadás új előszóval.) (7.3.1, 7.TA2, 7.TA3, 12.7, 19.3.4, 19.4.1, 19.TA1, 19.TA3, 20.2.1, 21.3.1)
- May RM. 1973b. Qualitative stability in model ecosystems. *Ecology* 54, 638-641. (20.2.1)
- May RM. 1974. Biological populations with nonoverlapping generations: stable points, stable cycles, and chaos. *Science* 186, 645-647. (7.TA3)
- May RM. 1975. Some notes on estimating competition matrix, alpha. *Ecology* 56: 737-741. (2.Á)
- May RM. 1976a. Models for two interacting populations. In: May RM (ed). *Theoretical Ecology: Principles and Applications*. Saunders, Philadelphia, 49-71. (13.TA17)
- May RM. 1976b. Simple mathematical models with very complicated dynamics. *Nature* 261, 459-467. (7.TA3)
- May RM. 1981. *Theoretical Ecology*. Blackwell, Oxford. (17.2)
- May RM. 1988. How many species are there on earth? *Science* 241, 1441-1449. (8.TA2)
- May RM. 1994. Biological diversity: differences between land and sea. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 343, 105-111. (26.2.1)
- May RM. 2000. Relation between diversity and stability, in the real world. *Science* 290, 714-715. (20.2.1)
- May RM. 2001. *Stability and Complexity in Model Ecosystems. With a New Introduction by the Author*. Princeton Univ. Press, Princeton and Oxford. (20.2.1)
- May RM. 2009. Food-web assembly and collapse: mathematical models and implications for conservation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 364, 1643-1646. (20.2.1)
- May RM & RM Anderson. 1983. Parasite-host coevolution. In: Futuyma DJ & M Slatkin (eds). *Coevolution*. Sinauer Associates Inc., Publishers, Sunderland. 186-206. (11.2.2, 11.3.3, 11.TA5)
- Maynard-Smith J. 1964. Group selection and kin selection. *Nature* 201, 1145-1147. (5.TA7)
- Maynard-Smith J. 1972. *On Evolution*. Edinburgh Univ. Press, Edinburgh. (6.TA4)
- Maynard-Smith J. 1978. Optimization theory in evolution. *Annual Review of Ecology and Systematics* 9, 31-56 (16.2)
- Maynard-Smith J. 1979. *The Evolution of Sex*. Cambridge Univ. Press. (11.TA3)
- Maynard-Smith J & M Slatkin. 1973. The stability of predator-prey systems. *Ecology* 54, 384-391. (4.TA8)
- Maynard-Smith J & Szathmáry E. 1997. *Az evolúció nagy lépései*. Scientia Kiadó, Budapest. (13.1)
- McArthur C és mtsai 1993. Diet selection by a ruminant generalist browser in relation to plant chemistry. *Canadian Journal of Zoology* 71, 2236-2243. (16.TA8)
- McCann KS. 2000. The diversity-stability debate. *Nature* 405, 228-233. (20.2.1, 20.TA4)
- McCann K & A Hastings. 1997. Re-evaluating the omnivory-stability relationship in food webs. *Proceedings of the Royal Society London B* 264, 1249-1254. (20.2.4)
- McCann KS & N Rooney. 2009. The more food webs change, the more they stay the same. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 364, 1789-1801. (19.6)
- McCann K és mtsai. 1998. Weak trophic interactions and the balance of nature. *Nature* 395, 794-798. (19.4.1, 20.2.1, 20.TA1, 20.TA5)
- McCarthy MA és mtsai. 1995. Predator interference across trophic chains. *Ecology* 76, 1310-1319. (9.TA1)
- McGinley MA. 1984. Central place foraging for nonfood items: determination of the stick size-value relationship of house building materials collected by eastern woodrats. *The American Naturalist* 123, 841-853. (16.TA11)
- McGraw JB & H Caswell. 1996. Estimation of individual fitness from life-history data. *The American Naturalist* 147, 47-64. (5.3)
- McIntire EJB & DS Hik. 2002. Grazing history versus current grazing: leaf demography and compensatory growth of three alpine plants in response to a native herbivore (*Ochotona collaris*). *Journal of Ecology* 90, 348-359. (3.1)
- McKechnie AE és mtsai. 2006. Phenotypic plasticity in the scaling of avian basal metabolic rate. *Proceedings of the*

- Royal Society B 273, 931-937. (1Á)
- McKnight DM és mtsai. 2003. Trace organic moieties of dissolved organic material in natural waters. In: Findlay SEG & RL Sinsabaugh. (eds). Aquatic Ecosystems. Interactivity of Dissolved Organic Matter. Academic Press, Amsterdam, etc. 71-96. (24Á)
- McLain DK & SP Vives. 1998. Sexual selection and community structure: an island biogeographic analysis with beetles. *Oikos* 82, 271-281. (23.TA11)
- McLaughlin RL & RD Montgomerie. 1989. Brood dispersal and multiple central place foraging by Lapland longspur parents. *Behavior Ecology and Sociobiology* 25, 207-215. (16.TA11)
- McLean AHC és mtsai. 2016. Insect symbionts in food webs. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 371, 20150325. (19Á)
- McNamara JM & AI Houston. 1985. Optimal foraging and learning. *Journal of Theoretical Biology* 117, 231-249. (16.TA15)
- McNaughton SJ. 1976. Serengeti migratory wildebeest: facilitation of energy flow by grazing. *Science* 191, 92-94. (10.4.2, 10.TA6, 17.TA2)
- McNaughton SJ. 1977. Diversity and stability of ecological communities: a comment on the role of empiricism in ecology. *American Naturalist* 111, 515-525. (20.3.2)
- McNaughton SJ. 1994. Biodiversity and function of grazing ecosystems. In: Schulze E-D & HA Mooney (eds). *Biodiversity and Ecosystem Function*. Ecological Studies. Springer Verlag, Berlin, etc. 361-383. (20.2.2, 20.TA3)
- McNaughton SJ és mtsai. 1997. Promotion of the cycling of diet-enhancing nutrients by African grazers. *Science* 278, 1798-1800. (10.TA6)
- Mead CJ & JD Harrison. 1979. Sand Martin movements within Britain and Ireland. *Bird Study* 26, 73-86. (6.3)
- Mead GC & PA Barrow. 1990. *Salmonella* control in poultry by 'competitive exclusion' or immunization. *Letters in Applied Microbiology* 10, 221-227. (11.4.3)
- Medina I & NE Langmore. 2016. The evolution of host specialisation in avian brood parasites. *Ecology Letters* 19, 1110-1118. (11.TA2)
- Medina I és mtsai. 2020. From micro- to macroevolution: brood parasitism as a driver of phenotypic diversity in birds. *Current Zoology* 66, 515-526. (17.1)
- Meier CL & WD Bowman. 2008a. Links between plant litter chemistry, species diversity, and below-ground ecosystem function. *PNAS* 105, 19780-19785. (14.TA13)
- Meier CL & WD Bowman. 2008b. Phenolic-rich leaf carbon fractions differentially influence microbial respiration and plant growth. *Oecologia* 158, 95-107. (14.TA13)
- Melack JM. 2008. Saline and soda lakes. In: Jørgensen SE & BD Fath. (eds). *Encyclopedia of Ecology*. Elsevier B. V., Amsterdam, 3123-3127. (25.3.1)
- Melián CJ & J Bascompte. 2004. Food web cohesion. *Ecology* 85, 352-358. (19.TA1, 19.TA3)
- Melika és mtsai. 2016. Szelídgesztenye gubacsdarázs (*Dryocosmus kuriphilus*). *Agrofórum - A növénytermesztők és növényvédők havilapja* 27, 30-36. (29.TA5)
- Melillo JM és mtsai. 1982. Nitrogen and lignin control of hardwood leaf litter decomposition dynamics. *Ecology* 63, 621-626. (14Á)
- Mello MAR. 2009. Temporal variation in the organization of a Neotropical assemblage of leaf-nosed bats (Chiroptera: Phyllostomidae). *Acta Oecologica* 35, 280-286. (20.4.1, 21.TA10)
- Memmott J és mtsai. 2000. Predators, parasitoids and pathogens: species richness, trophic generality and body sizes in a natural food web. *Journal of Animal Ecology* 69, 1-15. (Bevezetés III.TA6, 19.TA1)
- Menge BA. 1995. Indirect effects in marine rocky intertidal interaction webs: patterns and importance. *Ecological Monographs* 65, 21-74. (9.1, 19.5)
- Menge BA és mtsai. 1994. The keystone species concept: variation in interaction strength in a rocky intertidal habitat. *Ecological Monographs* 64, 249-286. (22.4)
- Menken SBJ. 1996. Pattern and process in the evolution of insect-plant associations: *Yponomeuta* as an example. *Entomologia experimentalis et applicata* 80, 297-305. (17.1.2)
- Mereschkowsky C. 1905. Über Nature und Ursprung der Chromatophoren in Pflanzenreihe. *Biologisches Centralblatt* 25, 593-604. (Bevezetés II, 13.1)
- Merilä J & D Wiggins. 1997. Interspecific competition for nest holes causes adult mortality in the Collared Flycatcher. *The Condor* 97, 445-450. (12.3.4)
- Merkl O. 2008. A harlekinatica (*Harmonia axyridis* Pallas) Magyarországon (Coleoptera: Coccinellidae). *Növényvédelem* 44, 239-242. (29.TA3)
- Merrill RM és mtsai. 2015. The diversification of *Heliconius* butterflies: what have we learned in 150 years? *Journal of Evolutionary Biology* 28, 1417-1438. (15Á)
- Meszéna G és mtsai. 2006. Competitive exclusion and limiting similarity: a unified theory. *Theoretical Population Biology* 69, 68-87. (2.TA2)
- Metz MR és mtsai. 2010. Widespread density-dependent seedling mortality promotes species coexistence in a highly diverse Amazonian rain forest. *Ecology* 91, 3675-3685. (22.TA7)
- Méthot P-O & S Alizon. 2014. What is a pathogen? Toward a process view of host-parasite interactions. *Virulence* 5, 775-785. (11.1, 11.3.3)
- Michaelian K. 2005. Thermodynamic stability of ecosystems. *Journal of Theoretical Biology* 237, 323-335. (7.TA2, 24.TA10)
- Midgley J és mtsai. 2016. Spinescent East African savannah acacias also have thick bark, suggesting they evolved under both an intense fire and herbivory regime. *African Journal of Ecology* 54, 118-120. (22.TA2)
- Miki T és mtsai. 2010. Functional diversity of microbial decomposers facilitates plant coexistence in a plant-microbe-soil feedback model. *PNAS* 107, 14251-14256. (18.TA1)
- Mikola J & H Setälä. 1998. No evidence of trophic cascades in an experimental microbial-based soil food web. *Ecology* 79,

- 153-164. (14.TA16)
- Milcu A és mtsai. 2008. Earthworms and legumes control litter decomposition in a plant diversity gradient. *Ecology* 89, 1872-1882. (14.TA14)
- Millennium Ecosystem Assessment (Author). 2005. Ecosystems and Human Well-being: Biodiversity Synthesis. World Resources Institute, Washington, DC. (millenniumassessment.org) (28.3)
- Milinski M R Heller. 1978. Influence of a predator on the optimal foraging behaviour of sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*). *Nature* 275, 642-644. (16.TA6)
- Miller AD és mtsai. 2011. How frequency and intensity shape diversity-disturbance relationships. *PNAS* 108, 5643-5648. (22.TA6)
- Miller GT Jr. 1988. Environmental Science. Wadsworth, Belmont, 2nd ed. (29.3)
- Miller NG és mtsai. 2012. Migratory connectivity of the monarch butterfly (*Danaus plexippus*): patterns of spring re-colonization in Eastern North America. *PLoS ONE* 7, e31891. (6.2.5)
- Miller RB. 1957. Have the genetic patterns of fishes been altered by introductions or by selective fishing? *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 14, 797-806. (28.TA2)
- Mills LS és mtsai. 1993. The keystone species concept in ecology and conservation. *BioScience* 43, 219-224. (22.4)
- Mills NJ & I Lacan. 2004. Ratio dependence in the functional response of insect parasitoids: evidence from *Trichogramma minutum* foraging for eggs in small host patches. *Ecological Entomology* 29, 208-216. (9.TA1)
- Milner-Gulland EJ és mtsai. 2003. Reproductive collapse in saiga antelope harems. *Nature* 422, 135. (7.TA5)
- Milo R és mtsai. 2002. Network motifs: simple building blocks of complex networks. *Science* 298, 824-827. (19.TA2)
- Minot EO. 1981. Effects of interspecific competition for food in breeding blue and great tits. *Journal of Animal Ecology* 50, 375-386. (12.6.1)
- Mishler B D és mtsai. 2014. Phylogenetic measures of biodiversity and neo- and paleo-endemism in Australian *Acacia*. *Nature Communications* 5, 4473. (26.2.1)
- Mitscherlich EA. 1919. Das Gesetz des Pflanzenwachstums. *Landwirtschaftliche Jahrbücher* 53, 167-182. (4.3.1)
- Mittelbach GG és mtsai. 2001. What is the observed relationship between species richness and productivity? *Ecology* 82, 2381-2396. (8.2, 20.TA4)
- Mitterwallner P és JS Shima. 2022. The relative influence of environmental cues on reproductive allocation of a highly iteroparous coral reef fish. *Coral Reefs* 41, 1323-1335. (3.4.4)
- Mode CJ. 1958. A mathematical model for the co-evolution of obligate parasites and their hosts. *Evolution* 12, 158-165. (17.1, 17.TA3)
- Mohammadi A és mtsai. 2016. Trophic niche partitioning between two Rock Nuthatches (*Sitta tephronota* & *Sitta neumayer*) in a contact zone in Iran. *Journal of Zoology* 299, 116-124. (12.TA3)
- Moles AT és mtsai. 2005. Factors that shape seed mass evolution. *PNAS* 102, 10540-10544. (6.TA3)
- Molino J-F & D Sabatier. 2001. Tree diversity in tropical rain forests: a validation of the intermediate disturbance hypothesis. *Science* 294, 1702-1704. (22.5)
- Molnár A és mtsai. 2012. Pollination mode predicts phenological response to climate change in terrestrial orchids: a case study from central Europe. *Journal of Ecology* 100, 1141-1152. (5.TA16)
- Mondor EB és mtsai. 2006. Extrafloral nectary phenotypic plasticity is damage- and resource-dependent in *Vicia faba*. *Biology Letters* 2, 583-585. (13.1.1)
- Monod J. 1972. Chance and Necessity. Vintage Books, New York. (Bevezetés III.2)
- Montagnini F & CF Jordan. 2005. Tropical Forest Ecology. The Basis for Conservation and Management. Springer Verlag, Berlin and Heidelberg. (22.3.5)
- Montoya JM. 2007. Evolution within food webs: the possible and the actual. *Heredity* 99, 477-478. (19.TA16)
- Montoya JM & RV Solé. 2003. Topological properties of food webs: from real data to community assembly models. *Oikos* 102, 614-622. (19.TA1)
- Montoya JM & G Yvon-Durocher. 2007. Ecological networks: information theory meets Darwin's entangled bank. *Current Biology* 17, R128-R130. (Bevezetés III.5)
- Montzka SA és mtsai. 2011. Non-CO₂ greenhouse gases and climate change. *Nature* 476, 43-50. (25.TA7)
- Moore J. 2002. Parasites and the Behavior of Animals. Oxford Univ. Press, Inc., Oxford, New York, etc. (11.TA3)
- Moore JC & PC de Ruiter. 1997. Compartmentalization of resource utilization within soil ecosystems. In: Gange AC & VK Brown (eds). *Multitrophic Interactions in Terrestrial Systems*. Blackwell Science Publishing, Oxford, 375-394. (19.3.4)
- Moore JC és mtsai. 2003. Top-down is bottom-up: does predation in rhizosphere regulate aboveground dynamics? *Ecology* 84, 846-857. (19.TA12)
- Moore JC és mtsai. 2004. Detritus, trophic dynamics and biodiversity. *Ecology Letters* 7, 584-600. (14.Á)
- Mooshammer M és mtsai. 2012. Stoichiometric controls of nitrogen and phosphorus cycling in decomposing beech leaf litter. *Ecology* 93, 770-782. (14.4.2)
- Mora C és mtsai. 2011. How many species are there on Earth and in the ocean? *PLoS Biol* 9, e1001127. (26.1)
- Morais HC és mtsai. 2011. Host plant specialization and species turnover of caterpillars among hosts in the Brazilian Cerrado. *Biotropica* 43, 467-472. (10.TA5)
- Morales MA és mtsai. 2008. Acoustic alarm signalling facilitates predation protection of tree hoppers by mutualist and bodyguards. *Proceedings of the Royal Society B* 275, 1935-1941. (13.TA4)
- Moran MA. 2015. The global ocean microbiome. *Science* 350,

- aac8455. (24.4.2)
- Moran MD & LE Hurd. 1998. A trophic cascade in a diverse arthropod community caused by a generalist arthropod predator. *Oecologia* 113, 126-132. (19.5)
- Moran NA. 2002. Microbial minimalism: genome reduction in bacterial pathogens. *Cell* 108, 583-586. (11.5)
- Moran PAP. 1953. The statistical analysis of the Canadian lynx cycle. II. Synchronization and meteorology. *Australian Journal of Zoology* 1, 291-298. (6.TA5)
- Moran VC. 1980. Interactions between phytophagous insects and their *Opuntia* hosts. *Ecological Monographs* 5, 153-164. (23.TA1)
- Moran VC & TRE Southwood. 1982. The guild composition of arthropod communities in trees. *Journal of Animal Ecology* 51, 289-306. (Bevezetés III.3, 21.TA5)
- Morand S & J Deter. 2008. Parasitism and regulation of the host population. In: Thomas F, J-F Guégan & F Renaud (eds). *Ecology and Evolution of Parasitism*. Oxford Univ. Press, Oxford. 83-106. (11.1, 11.4.1, 11.TA3)
- Morel FMM & NM Price. 2003. The biogeochemical cycles of trace metals in the oceans. *Science* 300, 944-947. (25.3.2)
- Moreno J és mtsai. 1991. The cost of incubation in relation to clutch size in the Collared Flycatcher *Ficedula albicollis*. *Ibis* 133, 186-193. (5.4)
- Morens DM & AS Fauci. 2013. Emerging infectious diseases: threats to human health and global stability. *Plos Pathogens* 9, e1003467. (11.TA3)
- Morgan AD és mtsai. 2005. The effect of migration on local adaptation in a coevolving host-parasite system. *Nature* 437, 253-256. (11.TA12)
- Morgan TD és mtsai. 2003. Metals in mandibles of stored product insects: do zinc and manganese enhance the ability of larvae to infest seeds? *Journal of Stored Products Research* 39, 65-76. (15.3.3)
- Morin PJ. 2011. *Community Ecology*. Wiley-Blackwell Science, Inc., Oxford. (19Á)
- Morisita M. 1959. Measuring of interspecific association and similarity between communities. *Memoirs of the Faculty of Science, Kyushu Univ., Ser. E (Biol.)* 3, 65-80. (18.TA1)
- Morris RF. 1959. Single-factor analysis in population dynamics. *Ecology* 40, 580-588. (4.4)
- Morris RJ és mtsai. 2005. Apparent competition and insect community structure: towards a spatial perspective. *Annales Zoologici Fennici* 42, 449-462. (22.3.1)
- Morse DR és mtsai. 1985. Fractal dimension of arthropod body length. *Nature* 314, 731-733. (8.TA2)
- Moshgani M és mtsai. 2014. Pronounced effects of slug herbivory on seedling recruitment of *Brassica* cultivars and accessions, especially those with low levels of aliphatic glucosinolates. *Basic and Applied Ecology* 15, 607-615. (9.5.2)
- Moskát C és mtsai. 2010. Discordancy or learning? Dissecting the cognitive basis of the recognition of foreign eggs in hosts of avian brood parasites. *Journal of Experimental Biology* 213, 1976-1983. (11.TA2)
- Motomura I. 1932. On the statistical treatment of communities. *Zological Magazine, Tokyo* 44, 379-383. (18.5.2)
- Mouillot D és mtsai. 2008. Connectance and parasite diet breadth in flea-mammal webs. *Ecography* 31, 16-20. (11.TA10, 20Á)
- Mouquet N és mtsai. 2013. Extending the concept of keystone species to communities and ecosystems. *Ecology Letters* 16, 1-8. (22.TA12)
- Moyes K és mtsai. 2009. Exploring individual quality in a wild population of red deer. *Journal of Animal Ecology* 78, 406-413. (5.TA8)
- Møller AP. 1995. Bumblebee preference for symmetrical flowers. *PNAS* 92, 2288-2292. (13.TA11)
- Møller AP & L Rózsa. 2005. Parasite biodiversity and host defenses: chewing lice and immune response of their avian hosts. *Oecologia* 142, 169-176. (11.TA3)
- Møller AP és mtsai. 2020. Interaction of climate change with effects of conspecific and heterospecific density on reproduction. *Oikos* 129, 1807-1819. (12.8, 12.TA4)
- MTA Ökológiai Bizottságának (1987) állásfoglalása az ökológia néhány fogalmának definíciójáról. *Természet Világa* 9, 372-374. (2.2, 2.TA1)
- Muchhala, N. 2006. Nectar bat stows huge tongue in its rib cage. *Nature* 444, 701-702. (13.1)
- Mucina L & S Bartha. 1999. Variance in species richness and guild proportionality in two contrasting dry grassland communities. *Biologia, Bratislava* 54, 67-75. (21.TA5)
- Mulder CPH és mtsai. 1999. Insects affect relationships between plant species richness and ecosystem processes. *Ecology Letters* 2, 237-246. (20.3.2)
- Mueller KE és mtsai. 2012. Do evergreen and deciduous trees have different effects on net N mineralization in soil? *Ecology* 93, 1463-1472. (14.TA15)
- Mulholland PJ és mtsai. 2008. Stream denitrification across biomes and its response to anthropogenic nitrate loading. *Nature* 452, 202-206. (25.4.2)
- Müller JK és mtsai. 1990. Intraspecific brood parasitism in the burying beetle, *Necrophorus vespilloides* (Coleoptera: Silphidae). *Animal Behaviour* 40, 491-499. (11.TA2)
- Mumby PJ & A Hastings. 2008. The impact of ecosystem connectivity on coral reef resilience. *Journal of Applied Ecology* 45, 854-862. (20.TA3)
- Munday PL. 2004. Competitive coexistence of coral-dwelling fishes: the lottery hypothesis revisited. *Ecology* 85, 623-628. (22.TA9)
- Munger JC & JH Brown. 1981. Competition in desert rodents: an experiment with semipermeable exclosures. *Science* 211, 510-512. (21.3.1)
- Murdoch WW. 1966. „Community structure, population control, and competition”-A critique. *The American Naturalist* 100, 219-226. (19Á)
- Murdoch WW. 1994. Population regulation in theory and

- practice. *Ecology* 75, 271-287. (4.TA2)
- Murdoch WW & A Oaten. 1975. Predation and population stability. In: *Advances in ecological research* Vol. 9. Academic Press, New York, 1-131. (16.TA3)
- Murdoch W és mtsai. 2005. Host suppression and stability in a parasitoid-host system: experimental demonstration. *Science* 309, 610-613. (9.4.2)
- Murphy EJ és mtsai. 2017. Restricted regions of enhanced growth of Antarctic krill in the circumpolar Southern Ocean. *Scientific Reports* 7, 6963. (8Á)
- Murray DL és mtsai. 2006. Pathogens, nutritional deficiency, and climate influences on a declining moose population. *Wildlife Monographs* 166, 1-30. (22.3.3)
- Murray JD. 2002. *Mathematical Biology. I. An Introduction*. 3rd ed. Springer Verlag, Berlin & Heidelberg. (7.TA4)
- Murray BG. 1994. On density dependence. *Oikos* 69, 520-523. (4.2.1)
- Mutch RW. 1970. Wildland fires and ecosystems -A hypothesis. *Ecology* 51, 1046-1051. (22.TA3)
- Mutshinda CM & RB O'Hara. 2011. Integrating the niche and neutral perspectives on community structure and dynamics. *Oecologia* 166, 241-251. (21.TA3)
- Myers J és mtsai. 1981. Egg clumping, host plant selection and population regulation in *Cactoblastis cactorum* (Lepidoptera). *Oecologia* 51, 7-13. (9.4.2)
- Myers N. 1988. Threatened biotas: „Hot spots” in tropical forests. *Environmentalist* 8, 187-208. (27.TA9)
- Myers N. 1990. The biodiversity challenge: Expanded hot-spots analysis. *Environmentalist* 10, 243-256. (27.TA9)
- Myers N és mtsai. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403, 853-858. (27.TA9)
- Mykra H és mtsai. 2011. The stability-diversity relationship in stream macroinvertebrates: influences of sampling effects and habitat complexity. *Freshwater Biology* 56, 1122-1132. (20.3.2)
- Nadeau NJ és mtsai. 2016. The gene cortex controls mimicry and crypsis in butterflies and moths. *Nature* 534, 106-110. (15.TA3)
- Nadelhoffer KJ és mtsai. 1999. Nitrogen deposition makes a minor contribution to carbon sequestration in temperate forests. *Nature* 398, 145-148. (25.4.2)
- Naeem S. 1998. Species redundancy and ecosystem reliability. *Conservation Biology* 12, 39-45. (20.3.1)
- Naeem S & SB Li. 1997. Biodiversity enhances ecosystem reliability. *Nature* 390, 507-509. (20.2.3, 20.3.3)
- Naeem S és mtsai. 1994. Declining biodiversity can alter the performance of ecosystems. *Nature* 368, 734-737. (20.3.2)
- Naeem S és mtsai. 2000. Plant diversity increases resistance to invasion in the absence of covarying extrinsic factors. *Oikos* 91, 97-108. (18.1.2)
- Nagel E. 1961. *The structure of science. Problems in the Logic of Scientific Explanation*. Harcourt, Brace & World, New York. (Bevezetés III.TA1)
- Nagle DG és mtsai. 1998. Dietary preferences of the opisthobranch mollusc *Stylocheilus longicauda* for secondary metabolites produced by the tropical cyanobacterium *Lyngbya majuscula*. *Marine Biology* 132, 267-273. (15.TA9)
- Narasimhan S & E Fikrig. 2015. Tick microbiome: the force within. *Trends in Parasitology* 31, 315-323. (11.TA3)
- Näsholm T és mtsai. 1998. Boreal forest plants take up organic nitrogen. *Nature* 392, 914-917. (14.TA2)
- Nasto MK és mtsai. 2014. Interactions among nitrogen fixation and soil phosphorus acquisition strategies in lowland tropical rain forests. *Ecology Letters* 17, 1282-1289. (14.TA4, 24.5)
- Nathan R. 2006. Long-distance dispersal of plants. *Science* 313, 786-788. (6.TA6)
- Nathan R & R Casagrandi. 2004. A simple mechanistic model of seed dispersal, predation and plant establishment: Janzen-Connell and beyond. *Journal of Ecology* 92, 733-746. (6.TA1, 6.TA3)
- Navarrete SA & EL Berlow. 2006. Variable interaction strengths stabilize marine community pattern. *Ecology Letters* 9, 526-536. (20.2.1)
- Navarrete SA és mtsai. 2000. Species interactions in intertidal food webs: prey or predation regulation of intermediate predators? *Ecology* 81, 2264-2277. (19Á)
- Naylor R & M Begon. 1982. Variations within and between populations of *Littorina nigrolineata* Gray on Holy Island, Anglesey. *Journal of Conchology* 31, 17-30 (5.TA12)
- Nei M. 1973. Analysis of gene diversity in subdivided populations. *PNAS* 70, 3321-3323. (18.1.1)
- Nekaris KAI és mtsai. 2019. Venom in furs: Facial masks as aposematic signals in a venomous mammal. *Toxins* 11, 93. (15.3.3)
- Nelson JA és mtsai. 2013. Biomass transfer subsidizes nitrogen to offshore food webs. *Ecosystems* 16, 1130-1138. (24.4.3)
- Nelson MB és mtsai. 2016. Global biogeography of microbial nitrogen-cycling traits in soil. *PNAS* 113, 8033-8040. (25.TA3)
- Neubert MG és mtsai. 2000. Body size and food web structure: testing the equiprobability assumption of the cascade model. *Oecologia* 123, 241-251. (19.TA4)
- Neumann K. és N Pinter-Wollman. 2022. The effect of resource availability on interspecific competition between a native and an invasive ant. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 377, 20210146. (12.8)
- Neutel A-M és mtsai. 2002. Stability in real food webs: weak links in long loops. *Science* 296, 1120-1123. (19.TA8, 20.2.1)
- Neutel A-M és mtsai. 2007. Reconciling complexity with stability in naturally assembling food webs. *Nature* 449, 599-603. (20.2.2)
- Nguyen BT & J Lehmann. 2009. Black carbon decomposition under varying water regimes. *Organic Geochemistry* 40, 846-853. (25.4.4)
- Ngo KS és mtsai. 2021. Experimental manipulation of body size alters life history in hydra. *Ecology Letters* 27, 728-738. (5.2.2)
- Nicholson AJ. 1927. A new theory of mimicry in insects.

- Australian Zoology 5, 10-104. (17.TA1)
- Nicholson AJ. 1933. The balance of animal populations. *Journal of Animal Ecology* 2, 132-178. (7.TA2)
- Nicholson AJ. 1954. An outline of the dynamics of animal populations. *Australian Journal of Zoology* 2, 9-65. (4.2, 7.TA2, 28.3.1)
- Nicholson AJ & VA Bailey. 1935. The balance of animal populations. Part 1. *Proceedings of the Zoological Society London* 3, 551-598. (4.2.1, 9.TA4, 9.TA11)
- Nicolson SW & RW Thornburg. 2007. Nectar chemistry. In: Nicolson SW és mtsai (eds). *Nectaries and Nectar*. Springer, Dordrecht. 215-264. (13.1.4)
- Nieberding CM & I Olivieri. 2007. Parasites: proxies for host genealogy and ecology? *TREE* 22, 156-165. (11.3.2)
- Nielsen J és mtsai. 2016. Eye lens radiocarbon reveals centuries of longevity in the Greenland shark (*Somniosus microcephalus*). *Science* 353, 702-704. (5.TA17)
- Nilsson SG és mtsai. 1988. Habitat diversity or area per se? Species richness of woody plants, carabid beetles and land snails on islands. *Journal of Animal Ecology* 57, 685-704. (23.TA6)
- Noda T. 2004. Spatial hierarchy approach in community ecology: a way beyond high context-dependency and low predictability in local phenomena. *Population Ecology* 46, 105-117. (8.A)
- Noë R & P Hammerstein. 1994. Biological markets: supply and demand determine the effect of partner choice in cooperation, mutualism and mating. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 35, 1-11. (13.TA12)
- Norambuena H & GL Piper. 2000. Impact of *Apion ulicis* Forster on *Ulex europaeus* L. seed dispersal. *Biological Control* 17, 267-271. (9.TA8)
- Northup RR és mtsai. 1995. Polyphenol control of nitrogen release from pine litter. *Nature* 377, 227-229. (25.6)
- Northup RR és mtsai. 1999. Effect of plant polyphenols on nutrient cycling and implications for community structure. In: Inderjit és mtsai (eds). *Principles and Practices in Plant Ecology. Allelochemical Interactions*. CRC Press, Boca Raton, 369-380. (25.6)
- Nosil P. 2002. Transition rates between specialization and generalization in phytophagous insects. *Evolution* 56, 1701-1706. (17.TA2)
- Nosil P. 2012. *Ecological Speciation*. Oxford Univ. Press Inc., Oxford. (10.TA5, 18.1.2)
- Novotny V és mtsai. 2002. Low host specificity of herbivorous insects in a tropical forest. *Nature* 416, 841-844. (10.TA5, 18.1.2, 21.TA4)
- Novotny V és mtsai. 2006. Why are there so many species of herbivorous insects in tropical rainforests? *Science* 313, 1115-1118. (10.TA5)
- Novotny V és mtsai. 2007. Low beta diversity of herbivorous insects in tropical forests. *Nature* 448, 692-U698. (18.1.2)
- Novotny V és mtsai. 2012. Insects on plants: Explaining the paradox of low diversity within specialist herbivore guilds. *The American Naturalist* 179, 351-362. (Bevezetés III.TA3)
- Nunes CA és mtsai. 2022. Linking land-use and land-cover transitions to their ecological impact in the Amazon. *PNAS* 119, e2202310119. (27.TA3)
- Nur N. 1988. The cost of reproduction in birds: An examination of the evidence. *Ardea* 76, 155-168. (5.TA6)
- Nylin S & N Wahlberg. 2008. Does plasticity drive speciation? Host-plant shifts and diversification in nymphaline butterflies (Lepidoptera: Nymphalidae) during the tertiary. *Biological Journal of the Linnean Society* 94, 115-130. (17.TA2)
- Nylin S és mtsai. 2014. Host plant utilization, host range oscillations and diversification in nymphalid butterflies: a phylogenetic investigation. *Evolution* 68, 105-124. (11.TA2)
- Nyström M és mtsai. 2000. Coral reef disturbance and resilience in a human-dominated environment. *TREE* 15, 413-417. (7.3.2)
- O'Brien CM és mtsai. 2000. Climate variability and North Sea cod. *Nature* 404, 142. (28.3.3)
- O'Brien WJ és mtsai. 1976. Apparent size as the determinant of prey selection by bluegill sunfish (*Lepomis macrochirus*). *Ecology* 57, 1304-1310. (16.4.1)
- O'Callaghan KM és mtsai. 2014. Interference competition in entomopathogenic nematodes: male *Steinernema* kill members of their own and other species. *International Journal for Parasitology* 44, 1009-1017. (11.4.3)
- O'Connor TG és mtsai. 2010. Aspects of the seed ecology of *Acacia karroo* in the Eastern Cape, South Africa. *African Journal of Range & Forage Science* 27, 77-87. (22.2.1)
- Oborny B. 2010. A növények növekedési stratégiáinak evolúciója. *Magyar Tudomány* 4, 413-424. (3.1)
- Oborny B és mtsai. 2007. Survival of species in patchy landscapes: percolation in space and time. In: Storch D, PA Marquet & JH Brown. (eds). *Scaling Biodiversity*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, 409-440. (22.TA4)
- O'Dowd DJ & RW Pemberton. 1994. Leaf domatia in Korean plants: floristics, frequency, and biogeography. *Vegetatio* 114, 137-148. (13.1.3)
- O'Donoghue M és mtsai. 1998. Functional responses of coyotes and lynx to the snowshoe hare cycle. *Ecology* 79, 1193-1208. (9.TA10)
- Odum E. 1969. The strategy of ecosystem development. *Science* 164, 262-270. (24.TA3, 24.TA10)
- Odum EP. 1953. *Fundamentals of Ecology*. Saunders, Philadelphia. (20.2)
- Odum EP. 1971. *Fundamentals of Ecology*. 3rd ed. Saunders, Philadelphia. (2.TA1)
- Odum HT. 1957. Trophic structure and productivity of Silver Springs, Florida. *Ecological Monographs* 27, 55-112. (24.1)
- Oelbermann K és mtsai. 2008. Utilization of prey from the decomposer system by generalist predators of grassland. *Oecologia* 155, 605-617. (19.TA5)
- O'Gorman EJ és mtsai. 2010. Interaction strength, food web topology and the relative importance of species in food

- webs. *Journal of Animal Ecology* 79, 682-692. (20.2.1)
- O'Grady SP és mtsai. 2005. Correlating diet and digestive tract specialization: examples from the lizard family Liolaemidae. *Zoology* 108, 201-210. (10.TA6)
- Ohgushi T. 2008. Herbivore-induced indirect interaction webs on terrestrial plants: the importance of non-trophic, indirect, and facilitative interactions. *Entomologia experimentalis et applicata* 128, 217-229. (18.Á)
- Ohgushi T és mtsai (eds). 2007. *Ecological Communities. Plant Mediation in Indirect Interaction Webs*. Cambridge Univ. Press, Cambridge. (Bevezetés III.5, 19.6)
- Ohtsuka T és mtsai. 2014. Role of coarse woody debris in the carbon cycle of Takayama forest, central Japan. *Ecological Research* 29, 91-101. (24.4.1)
- Ojeda F és mtsai. 2010. Soil shapes community structure through fire. *Oecologia* 163,729-735. (22.2.1)
- Oksanen J. 1996. Is the humped relationship between species richness and biomass an artefact due to plot size? *Journal of Ecology* 84, 293-296. (20.TA4)
- Oksanen L és mtsai. 1981. Exploitation ecosystems in gradients of primary productivity. *The American Naturalist* 118, 240-261. (19.3.3, 25.TA10)
- Oksanen L és mtsai. 1997. Outlines of food webs in a low arctic tundra landscape in relation to three theories on trophic dynamics. In: Gange AC & VK Brown (eds). *Multitrophic Interactions in Terrestrial Systems*. Blackwell Science Publishing, Oxford, 351-373. (19.TA5)
- Olesen JM & P Jordano. 2002. Geographic patterns in plant-pollinator mutualistic networks. *Ecology* 83, 2416-2424. (13.3, 13.TA8)
- Olesen JM & A Valido. 2003. Lizards as pollinators and seed dispersers: an island phenomenon. *TREE* 18, 177-181. (10.TA6)
- Olf H & ME Ritchie. 1998. Effects of herbivores on grassland plant diversity. *TREE* 13, 261-265. (22.Á)
- Oliver F és mtsai. 1991. Contact urticaria due to the common stinging nettle (*Urtica dioica*) —histological, ultrastructural and pharmacological studies. *Clinical and Experimental Dermatology* 16, 1-7. (15.3.3)
- Oliver KM és mtsai. 2009. Bacteriophages encode factors required for protection in a symbiotic mutualism. *Science* 325, 992-994. (13.1.3)
- Oliver TH és mtsai. 2008. Macroevolutionary patterns in the origin of mutualisms involving ants. *Journal of Evolutionary Biology* 21, 1597-1608. (13.Á)
- Ollerton J. 1998. Pollination: Sunbird surprise for syndromes. *Nature* 394, 726-727. (13.TA8)
- Ollerton J & L Cranmer. 2002. Latitudinal trends in plant-pollinator interactions: are tropical plants more specialized? *Oikos* 98, 340-350. (13.TA8)
- Olofsson H és mtsai. 2009. Bet-hedging as an evolutionary game: the trade-off between egg size and number. *Proceedings of the Royal Society B* 276, 2963-2969. (5.TA14)
- O'Neill RV. 1989. Perspectives in hierarchy and scale. In: Roughgarden J, RM May & SA Levin (eds). *Perspectives in Ecological Theory*. Princeton Univ. Press, Princeton, 140-156. (8.5, 24.TA10)
- O'Neill RV & AW King. 1998. Homage to St. Michael: or, why are there so many books on scale? In: Peterson DL & VT Parker (eds). *Ecological scale: Theory and Applications*. Columbia Univ. Press, New York, 3-15. (8.1.1, 8.6)
- O'Riain MJ és mtsai. 2000. Morphological castes in a vertebrate. *PNAS* 97, 13194-13197. (6.3.1)
- Orians CM és mtsai. 2011. Herbivore-induced resource sequestration in plants: why bother? *Oecologia* 167, 1-9. (10.5.1)
- Orians G & RT Paine. 1983. Convergent evolution at the community level. In: Futuyama DJ & M Slatkin (eds). *Coevolution*. Sinauer Associates Inc., Publishers, Sunderland, 431-458. (Bevezetés III.7)
- Orians GHNE Pearson. 1979. On the theory of central place foraging. In: Horn DJ és mtsai.(eds). *Analysis of Ecological Systems*. Ohio State Univ. Press, Columbus, 155-177. (16.4, 16.TA11)
- Orr HA. 1998. The population genetics of adaptation: The distribution of factors fixed during adaptive evolution. *Evolution* 52, 935-949. (17.Á)
- Oshima K és mtsai. 2011. Dramatic transcriptional changes in an intracellular parasite enable host switching between plant and insect. *PloS ONE* 6, e23242. (17.1)
- Osman RW. 2008. Intermediate disturbance hypothesis. In: Jørgensen SE & BD Fath. (eds). *Encyclopedia of Ecology*. Elsevier B. V., Amsterdam. (22.Á)
- Osnas EE & CD Ankney. 2003. Null models of North American prairie duck communities: local habitat conditions and temporal scale influence community patterns. *Evolutionary Ecology Research* 5, 913-932. (21.TA2)
- Osnas EE és mtsai. 2015. Evolution of pathogen virulence across space during an epidemic. *The American Naturalist* 185, 332-342. (11.TA1)
- Ostfeld RS és mtsai. 1993. Intrinsic density-dependent regulation of vole populations. *Nature* 366, 259-261. (4.TA7)
- Ostertag R és mtsai. 2022. Litter decomposition rates across tropical montane and lowland forests are controlled foremost by climate. *Biotropica* 54, 309-326. (14.TA7)
- Ostfeld RS és mtsai. 2006. Community ecology meets epidemiology: the case of Lyme disease. In: Collinge SK & C Ray (eds). *Disease Ecology. Community Structure and Pathogen Dynamics*. Oxford Univ. Press, Oxford. 28-40. (11.3.1)
- Owen-Smith N. 1993a. Assessing constraints for optimal diet models. *Evolutionary Ecology* 7, 530-531. (16.4.1)
- Owen-Smith, N. 1993b. Evaluating optimal diet models for an African browsing ruminant, the kudu: how constraining are the assumed constraints? *Evolutionary Ecology* 7, 499-524. (16.4.1)
- Ozanne CMP és mtsai. 2003. Biodiversity meets the atmosphere: A global view of forest canopies. *Science* 301, 183-186. (24.Á)
- Ozgo M. 2012. Shell polymorphism in the land-snail *Cepaea nemoralis* (L.) along a West-East transect in continental

- Europe. *Folia Malacologica* 20, 181-253. (15.TA3)
- Ødegaard F. 2006. Host specificity, alpha- and beta-diversity of phytophagous beetles in two tropical forests in Panama. In: Hawksworth DL & AT Bull (eds). *Arthropod Diversity and Conservation*. Topics in Biodiversity and Conservation. Springer, Dordrecht, 69-91. (18.TA4)
- Pace ML és mtsai. 2004. Whole-lake carbon-13 additions reveal terrestrial support of aquatic food webs. *Nature* 427, 240-243. (19.TA5)
- Padayachee K és mtsai. 2023. A global review of the temporal and spatial patterns of DDT and dieldrin monitoring in raptors. *Science of the Total Environment* 858, 159734. (27.TA10)
- Page RDM és mtsai. 1998. A different tempo of mitochondrial DNA evolution in birds and their parasitic lice. *Molecular Phylogeny and Evolution* 9, 276-293. (17.2.3)
- Pagel M és mtsai. 2006. Large punctuational contribution of speciation to evolutionary divergence at the molecular level. *Science* 314, 119-121. (17.2)
- Paine CET & H Beck. 2007. Seed predation by neotropical rain forest mammals increases diversity in seedling recruitment. *Ecology* 88, 3076-3087. (22.TA7)
- Paine RT. 1966. Food web complexity and species diversity. *The American Naturalist* 100, 65-75. (22.4)
- Paine RT. 1992. Food-web analysis through field measurement of *per capita* interaction strength. *Nature* 355, 73-75. (19.4.1)
- Painter RH. 1951. *Insect Resistance in Crop Plants*. Univ. Press Kansas, Lawrence. (15.2)
- Palmer MW & PS White. 1994. On the existence of ecological communities. *Journal of Vegetation Science* 5, 279-282. (Bevezetés III.2)
- Palmer TM és mtsai. 2008. Breakdown of an ant-plant mutualism follows the loss of large herbivores from an African savanna. *Science* 319, 192-195. (13.3)
- Palmisano S & LR Fox. 1997. Effects of mammal and insect herbivory on population dynamics of a native Californian thistle, *Cirsium occidentale*. *Oecologia* 111, 413-421. (10.TA10)
- Papaj DR & RJ Prokopy. 1989. Ecological and evolutionary aspects of learning in phytophagous insects. *Annual Review of Entomology* 34, 315-350. (10.TA1)
- Papp L & J Izsák. 1997. Bimodality in occurrence classes: a direct consequence of lognormal or logarithmic series distribution of abundances: a numerical experimentation. *Oikos* 79, 191-194. (8.TA3)
- Park T. 1948. Experimental studies of interspecific competition. I: Competition between populations of the flour beetles, *Tribolium confusum* Duvall and *Tribolium castaneum* Herbst. *Ecological Monographs* 18, 267-307. (12.4, 12.TA1)
- Park T. 1954. Experimental studies of interspecific competition. II: Temperature, humidity, and competition in two species of *Tribolium*. *Physiological Zoology* 27, 177-238. (12.4, 12.TA1)
- Park T. 1962. Beetles, competition, and populations. *Science* 138, 1369-1375. (12.4, 12.TA1)
- Park T és mtsai. 1965. Cannibalistic predation in populations of flour beetles. *Physiological Zoology* 38, 289-321. (12.TA1)
- Parker GA J Maynard-Smith. 1990. Optimality theory in evolutionary biology. *Nature* 348, 27-33. (16.TA15)
- Parker JD és mtsai. 2010. Herbivory enhances positive effects of plant genotypic diversity. *Ecology Letters* 13, 553-563. (10.6.1)
- Parker VT. 2001. Conceptual problems and scale limitations of defining ecological communities: a critique of the CI concept (Community of Individuals). *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics* 4, 80-96. (Bevezetés III. TA1)
- Parry GD. 1981. The meanings of r- and K-selection. *Oecologia* 48, 260-264. (5.5.2, 5.TA13)
- Partsch S és mtsai. 2006. Decomposers (Lumbricidae, Collembola) affect plant performance in model grasslands of different diversity. *Ecology* 87, 2548-2558. (14.7.1)
- Pastur G. (1982) A classificatory review of mimicry systems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13, 169-199. (15.3.2, 17.TA1)
- Pastor J és mtsai. 2006. The roles of large herbivores in ecosystem nutrient cycles. In: Danell K és mtsai (eds). *Large Herbivore Ecology, Ecosystem Dynamics and Conservation*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, etc. 289-325. (10.TA6, 25.TA10)
- Pásztor E & Oborny B (szerk). 2007. *Ökológia*. Nemzeti Tankönyvkiadó, Budapest.
- Pastore AI és mtsai. 2021. The evolution of niche overlap and competitive differences. *Nature Ecology & Evolution* 5, 330-337. (12.1)
- Pastro LA és mtsai. 2014. Fire type and hemisphere determine the effects of fire on the alpha and beta diversity of vertebrates: a global meta-analysis. *Global Ecology and Biogeography* 23, 1146-1156. (22.2.1)
- Paterson AM és mtsai. 1999. How frequently do avian lice miss the boat? Implications for coevolutionary studies. *Systematic Biology* 48, 214-223. (17.2.3)
- Patten BC. 1962. Species diversity in net phytoplankton of Raritan Bay. *Journal of Marine Research* 20, 57-75. (18.TA3)
- Pausas JG & E Ribeiro. 2013. The global fire-productivity relationship. *Global Ecology and Biogeography* 22, 728-736. (22.Á)
- Pavlicek T & E Nevo. 1995. Genetic diversity and the width of the food niche of phytophagous insects. *Biologia* 50, 143-149. (10.TA5)
- Pawar S. 2014. Why are plant-pollinator networks nested? *Science* 345, 383. (13.TA14)
- Pawlik JR és mtsai. 1995. Defenses of Caribbean sponges against predatory reef fish. I. Chemical deterrence. *Marine Ecology Progress Series* 127, 183-194. (15.3.3)
- Paxton RJ & J Tengő. 2001. Doubly duped males: the sweet and the sour of the orchid's bouquet. *TREE* 16, 167-169. (13.TA11)
- Payevsky VA. 2006. Mortality rate and population density regulation in the great tit, *Parus major* L.: A review. *Russian*

- Journal of Ecology 37, 180. (3.4.3)
- Pearl R. 1928. The rate of living. Knopf, New York. (3Á)
- Pearson PN & MR Palmer. 2000. Atmospheric carbon dioxide concentrations over the past 60 million years. *Nature* 406, 695-700. (25.4.4)
- Pease CM & DJ Mattson. 1999. Demography of the Yellowstone grizzly bears. *Ecology* 80, 957-975. (3.TA2)
- Pedersen AB & A Fenton. 2007. Emphasizing the ecology in parasite community ecology. *TREE* 22, 133-139. (11.4.3)
- Peers MJL és mtsai. 2018. Quantifying fear effects on prey demography in nature. *Ecology* 99, 1716-1723. (29.TA4)
- Pellmyr O. 2002. Pollination by animals. In: Herrera CM & O Pellmyr (eds). *Plant-Animal Interactions. An Evolutionary Approach*. Blackwell Science Publ., Oxford, 157-184. (13.TA1, 13.TA12, 17.TA1)
- Pellmyr O & CJ Huth. 1994. Evolutionary stability of mutualism between yuccas and yucca moths. *Nature* 372, 257-260. (13.TA11)
- Pemberton RW. 1998. The occurrence and abundance of plants with extrafloral nectaries, the basis for antiherbivore defensive mutualism, along a latitudinal gradient in east Asia. *Journal of Biogeography* 25, 661-668. (13.1.1)
- Penn D & WK Potts. 1998. Chemical signals and parasite-mediated sexual selection. *TREE* 13, 391-396. (11.TA3)
- Pennings SC & RM Callaway. 1996. Impact of parasitic plant on the structure and dynamics of salt marsh vegetation. *Ecology* 77, 1410-1419. (22.3.3)
- Pennings SC & BR Silliman. 2005. Linking biogeography and community ecology: Latitudinal variation in plant-herbivore interaction strength. *Ecology* 86, 2310-2319. (10.TA6)
- Perreault M-C és mtsai. 2014. Impact of grazing by the sea urchin *Tetrapygus niger* on the kelp *Lessonia trabeculata* in Northern Chile. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 453, 22-27. (10.5.1)
- Perring MP és mtsai. 2008. Increased plant growth from nitrogen addition should conserve phosphorus in terrestrial ecosystems. *PNAS* 105, 1971-1976. (25.5)
- Perrins CM. 1965. Population fluctuations and clutch-size in the Great Tit, *Parus major* L. *Journal of Animal Ecology* 34, 601-647. (3Á)
- Perrins CM & D Moss. 1975. Reproductive rates in the Great Tit. *Journal of Animal Ecology* 44, 695-706. (5.TA2)
- Persson L. 1999. Trophic cascades: abiding heterogeneity and the trophic level concept at the end of the road. *Oikos* 85, 385-397. (19.3.3)
- Persson L és mtsai. 1996. Productivity and consumer regulation-concepts, patterns, and mechanisms. In: Polis GA & KO Winemiller (eds). *Food Webs. Integration of Patterns & Dynamics*. Springer Science + Business Media, Dordrecht, 396-434. (18Á)
- Pessarrodona A és mtsai. 2019. Consumptive and non-consumptive effects of predators vary with the ontogeny of their prey. *Ecology* 100, e02649. (29.TA4)
- Peterson G és mtsai. 1998. Ecological resilience, biodiversity, and scale. *Ecosystems* 1, 6-18. (20.3.1, 20.TA6)
- Petchey OL & KJ Gaston. 2002. Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters* 5, 402-411. (18.TA1)
- Petraitis PS & RE Latham. 1999. The importance of scale in testing the origins of alternative community states. *Ecology* 80, 429-442. (21.5)
- Petraitis PS & SR Dudgeon. 2004. Detection of alternative stable states in marine communities. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 300, 343-371. (21.TA9)
- Philippe RN és mtsai. 2009. Poplar defense against insects: genome analysis, full-length cDNA cloning, and transcriptome and protein analysis of the poplar Kunitz-type protease inhibitor family. *New Phytologist* 184, 865-884. (17.1.2)
- Phillips DL & DJ Shure. 1990. Patch-size effects on early succession in Southern Appalachian forests. *Ecology* 71, 204-212. (22.TA9)
- Phillips OL és mtsai. 1998. Changes in the carbon balance of tropical forests: evidence from long-term plots. *Science* 282, 439-442. (24.4.1)
- Phillipson J. 1966. *Ecological Energetics*. Edward Arnold Publ. Ltd., London. (24.1)
- Pianka ER. 1967. On lizard species diversity: North American flatland deserts. *Ecology* 48, 333-351. (26Á)
- Pianka ER. 1970. On *r*- and *k*-selection. *The American Naturalist* 104, 592-597. (5.5.2)
- Pianka ER. 1974. Niche overlap and diffuse competition. *PNAS* 71, 2141-2145. (21.TA5)
- Pianka ER. 1980. Guild structure in desert lizards. *Oikos* 35, 194-201. (21.TA5)
- Pianka ER. 1988. *Evolutionary Ecology*. 4th ed. Harper & Row, Publ., New York. (2.3, 2.TA2, 3Á, 3T, 6Á, 8.TA1, 23Á)
- Pianka ERWS Parker. 1975. Age specific reproductive tactics. *The American Naturalist* 109, 453-464. (5.4)
- Pianka ER & JJ Schall. 1981. Species diversity of Australian vertebrates. In: Keast A. (ed). *Ecological Biogeography of Australia*. Junk, The Hague, 1675-1694. (26.2.2)
- Pickett STA és mtsai. 1989. The ecological concept of disturbance and its expression at various hierarchical levels. *Oikos* 54, 129-136. (22.TA11)
- Pierce GJ & JG Olsson. 1987. Eight reasons why optimal foraging theory is a complete waste of time. *Oikos* 49, 111-118. (16.TA15)
- Pietrewicz ATAC Kamil. 1981. Search images and the detection of cryptic prey: an operant approach. In: Kamil AC TD Sargent. (eds). *Foraging Behavior: Ecological, Ethological and Psychological Approaches*. Garland STPM, New York, 311-332. (16.TA3)
- Pilson D. 1992. Insect distribution patterns and the evolution of host use. In: Fritz RS & EL Simms (eds). *Plant Resistance to Herbivores and Pathogens: Ecology, Evolution, and Genetics*. Univ. of Chicago Press, Chicago & London,

- 120-139. (10.TA3)
- Pimm SL. 1979. Complexity and stability: another look at MacArthur's original hypothesis. *Oikos* 33, 351-357. (20.2.1)
- Pimm SL. 1982. *Food Webs*. Chapman and Hall, London & New York. (20.2.1)
- Pimm S. 1988. The geometry of niches. In: Hastings A (ed). *Community Ecology*. Lecture Notes in Biomathematics. Springer-Verlag GmbH, Berlin, Heidelberg, 92-112. (19.TA1)
- Pimm SL. 1991. The Balance of Nature? Ecological issues in the conservation of species and communities. The Univ. of Chicago Press, Chicago. (4.3.4, 19.3.2, 20.TA1, 20.TA2, 21.1.1)
- Pimm SL & JH Lawton. 1977. Number of trophic levels in ecological communities. *Nature* 268, 329-331. (19.3.2, 19.4.2, 19.TA1)
- Pimm SL & JH Lawton. 1978. On feeding on more than one trophic level. *Nature* 275, 542-544. (19.TA5)
- Pimm SL & JH Lawton. 1980. Are food webs divided into compartments? *Journal of Animal Ecology* 49, 879-898. (19.3.4)
- Plowright és mtsai. 1989. Shell-dropping by Northwestern crows: a re-examination of an optimal foraging study. *Canadian Journal of Zoology* 67, 770-771. (16.TA4)
- Podani J. 1992. Space series analysis of vegetation: processes reconsidered. *Abstracta Botanica* 16, 25-29. (8.TA4)
- Podani J. 1997. Bevezetés a többváltozós biológiai adatfeltárás rejtelmeibe. Scientia Kiadó, Budapest. (Bevezetés III.TA6, 18.TA1, Utalások jegyzéke)
- Podani J & D Schmera. 2006. On dendrogram-based measures of functional diversity. *Oikos* 115, 179-185. (18.TA1)
- Podani J & D Schmera. 2011. A new conceptual and methodological framework for exploring and explaining pattern in presence – absence data. *Oikos* 120, 1625-1638. (18.TA4)
- Podani J és mtsai. 1993. Pattern, area and diversity: the importance of spatial scale in species assemblages. *Abstracta Botanica* 17, 37-51. (8.TA4, 18.6.1)
- Podgaiski LR és mtsai. 2014. Burning effects on detritivory and litter decay in Campos grasslands. *Austral Ecology* 39, 686-695. (22.3.5)
- Poisot T. 2015. When is co-phylogeny evidence of coevolution? In: Morand S és mtsai (eds). *Parasite Diversity and Diversification*. Evolutionary Ecology Meets Phylogenetics. Cambridge Univ. Press, Cambridge, 420-433. (17.1, 17.2.3)
- Poisot T és mtsai. 2013. Facultative and obligate parasite communities exhibit different network properties. *Parasitology* 140, 1340-1345. (11.4.4)
- Polis GA. 1981. The evolution and dynamics of intraspecific predation. *Annual Review of Ecology and Systematics* 12, 225-251. (9.1.1)
- Polis GA. 1991. Complex desert food webs: an empirical critique of food web theory. *The American Naturalist* 138, 123-155. (19.TA1)
- Polis GA. 1997. The quest to understand complex communities. *TREE* 12, 498-499. (20.2.1)
- Polis GA. 1998. Stability is woven by complex webs. *Nature* 395, 744-745. (19Á)
- Polis GA. 1999. Why are parts of the world green? Multiple factors control productivity and the distribution of biomass. *Oikos* 86, 3-15. (24.4.2)
- Polis GA és mtsai. 1984. A survey of intraspecific predation within the class Mammalia. *Mammal Review* 14, 187-198. (9.1.1)
- Polis GA & DR Strong. 1996. Food web complexity and community dynamics. *The American Naturalist* 147, 813-846. (10.6.1, 19.3.3, 19.TA5)
- Polis GA és mtsai. 1997. Toward an integration of landscape and food web ecology: the dynamics of spatially subsidized food webs. *Annual Review of Ecology and Systematics* 28, 289-316. (14.6.3)
- Pollard RT és mtsai. 2009. Southern Ocean deep-water carbon export enhanced by natural iron fertilization. *Nature* 457, 577-580. (25.TA6)
- Pomeroy LR és mtsai. 2007. The microbial loop. *Oceanography* 20, 28-33. (24.4.2)
- Porter SS & EL Simms. 2014. Selection for cheating across disparate environments in the legume-rhizobium mutualism. *Ecology Letters* 17, 1121-1129. (13.TA11)
- Post DM & G Takimoto. 2007. Proximate structural mechanisms for variation in food-chain length. *Oikos* 116, 775-782. (19.3.2)
- Post DM és mtsai. 2000. Ecosystem size determines food-chain length in lakes. *Nature* 405, 1047-1049. (19.4.2, 19.TA7)
- Post DM és mtsai. 2008. Intraspecific variation in a predator affects community structure and cascading trophic interactions. *Ecology* 89, 2019-2032. (19.5)
- Post E és mtsai. 2002. Phase dependence and population cycles in a large-mammal predator-prey system. *Ecology* 83, 2997-3002. (9.TA3)
- Potter MA. 1990. Movement of North Island brown kiwi (*Apteryx australis mantelli*) between forest remnants. *New Zealand Journal of Ecology* 14, 17-24. (22.6.2)
- Potts JM. 1998. An alternative asymmetric index of community similarity. *Oikos* 82, 395-396. (18.TA1)
- Potts SG és mtsai. 2003. Linking bees and flowers: how do floral communities structure pollinator communities? *Ecology* 84, 2628-2642. (13.3)
- Potts SG és mtsai. 2010. Global pollinator declines: trends, impacts and drivers. *TREE* 25, 345-353. (22.3.6)
- Poulin R. 1995a. Phylogeny, ecology, and the richness of parasite communities in vertebrates. *Ecological Monographs* 65, 283-302. (11Á)
- Poulin R. 1995b. Evolution of parasite life-history traits - myths and reality. *Parasitology Today* 11, 342-345. (11.3.1)
- Poulin R. 1999. The functional importance of parasites in animal communities: many roles at many levels? *International Journal for Parasitology* 29, 903-914. (Bevezetés III.5, 22.3.3)
- Poulin R. 2010. Parasite manipulation of host behavior: an update and frequently asked questions. *Advances in the*

- Study of Behavior 41, 151-186. (11.TA3)
- Poulin R. 2013. Explaining variability in parasite aggregation levels among host samples. *Parasitology* 140, 541-546. (11.TA4)
- Poulin R & C Combes. 1999. The concept of virulence: interpretations and implications. *Parasitology Today* 15, 474-475. (11.TA5)
- Poulin R & J-F Guégan. 2000. Nestedness, anti-nestedness, and the relationship between prevalence and intensity in ectoparasite assemblages of marine fish: a spatial model of species coexistence. *International Journal for Parasitology* 30, 1147-1152. (11.Á)
- Poulin R & S Morand. 2000. The diversity of parasites. *Quarterly Review of Biology* 75, 277-293. (11.1, 11.TA3)
- Poulin R és mtsai. 2011. Host specificity in phylogenetic and geographic space. *Trends in Parasitology* 27, 355-361. (11.3.2)
- Poulter B és mtsai. 2014. Contribution of semi-arid ecosystems to interannual variability of the global carbon cycle. *Nature* 509, 600-603. (25.4.4)
- Power ME. 2000. What enables trophic cascades? Commentary on Polis et al. *TREE* 15, 443-444. (19.TA5)
- Prasad RP & WE Snyder. 2010. A non-trophic interaction chain links predators in different spatial niches. *Oecologia* 162, 747-753. (19.TA15)
- Prasad V és mtsai. 2005. Dinosaur coprolites and the early evolution of grasses and grazers. *Science* 310, 1177-1180. (10.TA2)
- Pratt HD. 2005. *The Hawaiian Honeycreepers: Drepanididae*. Oxford Univ. Press, Oxford. (23.Á)
- Pravosudov VV. 1985. Search for and storage of food by *Parus cinctus lapponicus* and *P. montanus borealis* (Paridae). *Zoologicheskii Zhurnal* 64, 1036-1043. (16.TA9)
- Preisser E. 2008. Trophic Structure. In: Jørgensen SE & BD Fath (eds). *Encyclopedia of Ecology*. Elsevier B. V., Amsterdam, 3608-3616. (19.Á)
- Prendergast JR és mtsai. 1993. Rare species, the coincidence of diversity hotspots and conservation strategies. *Nature* 365, 335-337. (26.2.2)
- Preston FW. 1948. The commonness and rarity of species. *Ecology* 29, 254-283. (18.5.1)
- Preston DL és mtsai. 2013. Biomass and productivity of trematode parasites in pond ecosystems. *Journal of Animal Ecology* 82, 509-517. (11.1)
- Price JE & PJ Morin. 2004. Colonization history determines alternate community states in a food web of intraguild predators. *Ecology* 85, 1017-1028. (20.5, 21.TA10)
- Price MV & NM Waser. 1979. Pollen dispersal and optimal outcrossing in *Delphinium nelsoni*. *Nature* 277, 294-297. (6.Á)
- Price PW. 1975. *Insect Ecology*. John Wiley & Sons, New York. (2.2.1, 4.Á, 21.Á)
- Price PW. 1980. *Evolutionary Biology of Parasites*. Princeton Univ. Press, Princeton. (11.1)
- Price PW. 1983. Hypotheses on organization and evolution in herbivorous insect communities. In: Denno RF & MS McClure (eds). *Variable Plants and Herbivores in Natural and Managed Systems*. Academic Press, New York, 559-596. (2.2.1)
- Price PW. 1984. Communities of specialists: Vacant niches in ecological and evolutionary time. In Strong DR és mtsai (eds). *Ecological Communities: Conceptual Issues and the Evidence*. Princeton Univ. Press, Princeton, 510-523. (2.2.1)
- Price PW. 1992. The resource-based organization of communities. *Biotropica* 24, 273-282. (21.TA4)
- Price PW. 2002. Species interactions and the evolution of biodiversity. In: Herrera CM & O Pellmyr (eds). *Plant Animal Interactions: An Evolutionary Approach*. Blackwell Science, Oxford, 3-25. (10.Á)
- Price PW és mtsai. 1997. Landscape dynamics, plant architecture and demography, and the response of herbivores. In: Dettner K, G Bauer & W Volkl (eds). *Vertical Food Web Interactions. Evolutionary Patterns and Driving Forces*. Springer-Verlag, Berlin, 319-333. (3.Á)
- Price SA és mtsai. 2012. Tempo of trophic evolution and its impact on mammalian diversification. *PNAS* 109, 7008-7012. (10.TA2)
- Pringle EG. 2014. Harnessing ant defence at fruits reduces bruchid seed predation in a symbiotic ant - plant mutualism. *Proceedings of the Royal Society B* 281, 20140474. (13.1.3)
- Pringle RM és mtsai. 2010. Spatial pattern enhances ecosystem functioning in an African savanna. *PLoS Biology* 8, e1000377. (6.Á, 8.TA4)
- Prins HHT. 1996. *Ecology and Behaviour of the African Buffalo: Social Inequality and Decision Making*. Chapman & Hall, London. (10.TA6)
- Proctor MCF. 1978. Insect pollination syndromes in an evolutionary and ecosystemic context. In: Richards AJ (ed). *The Pollination of Flowers by Insects*. Academic Press, London. 105-116. (13.TA8)
- Prokopy RJ. 1977. Attraction of *Rhagoletis* flies (Diptera: Tephritidae) to red spheres of different sizes. *Canadian Entomologist* 109, 593-596. (10.3.1)
- Proulx R és mtsai. 2010. Diversity promotes temporal stability across levels of ecosystem organization in experimental grasslands. *PloS ONE* 5, e13382. (20.2.4)
- Pryor GS & KA Bjorndal. 2005. Symbiotic fermentation, digesta passage, and gastrointestinal morphology in bullfrog tadpoles (*Rana catesbeiana*). *Physiological and Biochemical Zoology* 78, 201-215. (10.4.2)
- Ptacnik R és mtsai. 2008. Diversity predicts stability and resource use efficiency in natural phytoplankton communities. *PNAS* 105, 5134-5138. (20.3.2)
- Ptacnik R és mtsai. 2010. Performance of the Redfield ratio and a family of nutrient limitation indicators as thresholds for phytoplankton N vs. P limitation. *Ecosystems* 13, 1201-1214. (1.TA3)
- Pugnaire FI (ed). 2010. *Positive Plant Interactions and Community Dynamics*. CRC Press Taylor & Francis Group/ Fundación BBVA, Boca Raton. (22.7)
- Puky M. 2005. Amphibian road kills: a global perspective. In:

- Irwin CL és mtsai (eds). Proceedings of the 2005 International Conference on Ecology and Transportation. North Carolina State Univ., Raleigh, NC, USA. 325-338. (27.2.1)
- Pulliam HR 1974. On the theory of optimal diets. *The American Naturalist* 108, 59-74. (16.4.1)
- Pulliam HR. 1988. Sources, sinks, and population regulation. *The American Naturalist* 132, 652-661. (23.3.1)
- Pulliam R. & NM Haddad. 1994. Human population growth and the carrying capacity concept. *Bulletin of the Ecological Society of America* 75, 141-157. (4.TA4)
- Pullin AS & JE Gilbert. 1989. The stinging nettle, *Urtica dioica*, increases trichome density after herbivore and mechanical damage. *Oikos* 54, 275-280. (15.3.3)
- Purvis A & A Hector. 2000. Getting the measure of biodiversity. *Nature* 405, 212-219. (18.Á, 26.Á, 27.2.1)
- Putman RJ. 1983. Carrion and Dung: The Decomposition of Animal Wastes. Edward Arnold, London. (14.TA11)
- Putman RJ. 1996. Community Ecology. Chapman & Hall, London. (19.Á, 21.Á)
- Pyke GH. 1982. Local geographic distributions of bumblebees near Crested Butte, Colorado: competition and community structure. *Ecology* 63, 555-573. (21.4.1)
- Pyke GH. 2015. Understanding movements of organisms: it's time to abandon the Lévy foraging hypothesis. *Methods in Ecology and Evolution* 6, 1-16. (16.TA10)
- Pyke GH. 2019. Optimal foraging theory: An Introduction. In: Encyclopedia of Animal Behavior. Section Foraging. 2nd Edition. Vol. 2. Elsevier, 111- 117. (16.TA15)
- Pyke GH és mtsai. 1977. Optimal foraging a selective review of theory and tests. *Quarterly Review of Biology* 52, 137-154. (16.4.3, 16.TA5)
- Quinn PK & TS Bates. 2011. The case against climate regulation via oceanic phytoplankton sulphur emissions. *Nature* 480, 51-56. (25.4.3)
- Qiu J. 2009. Tundra's burning. *Nature* 461, 34-36. (25.TA7)
- Rabenold, KN & WR Bromer. 1989. Plant communities as animal habitats: effects of primary resources on the distribution and abundance of animals. In: Abrahamson WG (ed). *Plant-Animal Interactions*. McGraw-Hill, Inc., New York, etc. 291-353. (2.Á)
- Rabinowitz A. 1981. Seven forms of rarity. In: Synge H. (ed). *The Biological Aspects of Rare Plant Conservation*. Wiley, Chichester, 205-217. (27.2.2)
- Raffaelli D. 2002. From Elton to mathematics and back again. *Science* 296, 1035-1037. (19.Á)
- Rahbek C. 1995. The elevational gradient of species richness: a uniform pattern? *Ecography* 18, 200-205. (26.2.1)
- Rahbek C és mtsai. 2019. Humboldt's enigma: What causes global patterns of mountain biodiversity? *Science* 365, 1108-1113. (26.Á)
- Raich JW & KJ Nadelhoffer. 1989. Belowground carbon allocation in forest ecosystems: Global trends. *Ecology* 70, 1346-1354. (24.TA5)
- Rajaniemi TK. 2003. Explaining productivity-diversity relationships in plants. *Oikos* 101, 449-457. (20.TA4)
- Rakonczay Z. (szerk). 1989. Vörös Könyv. Akadémiai Kiadó, Budapest. (27.TA3)
- Ramírez SR és mtsai. 2011. Asynchronous diversification in a specialized plant-pollinator mutualism. *Science* 333, 1742-1746. (17.TA1)
- Ramond JB és mtsai. 2018. Namib Desert primary productivity is driven by cryptic microbial community N-fixation. *Scientific Reports* 8, 6921. (25.TA3)
- Ramsell J és mtsai. 1993. When grazed by *Tipula paludosa*, *Lolium perenne* is a stronger competitor of *Rumex obtusifolius*. *Journal of Ecology* 81, 777-786. (22.TA7)
- Randolph SE. 1998. Mighty theories from little acorns grow: is Lyme disease risk predictable from mast-seeding by oak trees? *TREE* 13, 301-303. (11.1)
- Randolph SE & ADM Dobson. 2012. Pangloss revisited: a critique of the dilution effect and the biodiversity-buffers-disease paradigm. *Parasitology* 139, 847-863. (11.3.1)
- Ranta E & V Kaitala. 1997. Travelling waves in vole population dynamics. *Nature* 399, 456. (9.TA13)
- Rao CR. 1982. Diversity and dissimilarity coefficients - a unified approach. *Theoretical Population Biology* 21, 24-43. (18.3.1, 18.TA1)
- Rathcke B. 1983. Competition and facilitation among plants for pollination. In: Real L (ed). *Pollination Biology*. Academic Press, Inc., London, etc., 305-329. (13.1.4)
- Rathcke BJ. 1976. Competition and coexistence within a guild of herbivorous insects. *Ecology* 57, 76-87. (20.4.1, 21.TA10)
- Raunkiaer C. 1934. *The Life Forms of Plants and Statistical Geography*. Clarendon, Oxford. (21.TA6)
- Rausher MD. 1992. Natural selection and the evolution of plant-insect interactions. In: Roitberg BD & MB Isman (eds). *Insect Chemical Ecology. An Evolutionary Approach*. Chapman & Hall, New York, 20-88. (17.1.2)
- Rausher MD. 1996. Genetic analysis of coevolution between plants and their natural enemies. *Trends in Genetics* 12, 212-217. (17.TA2)
- Rausher MD. 2001. Co-evolution and plant resistance to natural enemies. *Nature* 411, 857-864. (17.1.1)
- Rautenbach A és mtsai. 2014. Diversity of rodent and shrew assemblages in different vegetation types of the savannah biome in South Africa: no evidence for nested subsets or competition. *African Journal of Ecology* 52, 30-40. (21.3.2)
- Ravasz E és mtsai. 2002. Hierarchical organization of modularity in metabolic networks. *Science* 297, 1551-1555. (19.3.3)
- Ray C & SK Collinge. 2006. Potential effects of a keystone species on the dynamics of sylvatic plague. In: Collinge SK & C Ray (eds). *Disease Ecology. Community Structure and Pathogen Dynamics*. Oxford Univ. Press, Oxford. 202-216. (11.TA7)
- Read AF & LH Taylor. 2001. The ecology of genetically diverse infections. *Science* 292, 1099-1102. (11.2, 11.4.3)
- Redfield, A. C. (1958). The biological control of chemical factors in the environment. *American Scientist* 46, 205-221.

- (1.TA3)
- Reed DL és mtsai. 2007. Pair of lice lost or parasites regained: the evolutionary history of anthropoid primate lice. *BMC Biology* 5, 7. (17Á)
- Reed TM. 1982. Interspecific territoriality in the chaffinch and great tit on islands and the mainland of Scotland: Playback and removal experiments. *Animal Behaviour* 30, 171-181. (12.2)
- Rees M és mtsai 2010. Commentary on Olofsson et al (2009) 'Bet-hedging as an evolutionary game: the trade-off between egg size and number'. *Proceedings of the Royal Society B* 277, 1149-1151. (5.TA14)
- Reese JC & MD Field. 1986. Defense against insect attack in susceptible plants: Black cutworm (Lepidoptera: Noctuidae) growth on corn seedlings and artificial diet. *Annals of the Entomological Society of America* 79, 372-376. (10Á)
- Reich PB és mtsai. 2001. Plant diversity enhances ecosystem responses to elevated CO₂ and nitrogen deposition. *Nature* 410, 809-812. (25.4.2)
- Reich PB és mtsai. 2014. Temperature drives global patterns in forest biomass distribution in leaves, stems, and roots. *PNAS* 111, 13721-13726. (24.4.1)
- Reichard M és mtsai. 2018. Avian predation mediates size-specific survival in a Neotropical annual fish: a field experiment. *Biological Journal of the Linnean Society* 20, 1-12. (5.2.2)
- Reichert MS és mtsai. 2021. Cognition and covariance in the producer–scrounger game. *Journal of Animal Ecology* 90, 2497-2509. (16.TA13)
- Reid WV. 1998. Biodiversity hotspots. *TREE* 13, 275-280. (27.TA9)
- Reithel JS & I Billick. 2006. Bottom-up mediation of an ant-membracid mutualism: Effects from different host plants. *Evolutionary Ecology* 20, 27-38. (13.2.1)
- Reiczigel J és mtsai. 2010. Biostatiztika nem statisztikusoknak. Pars Kft., Nagykovácsi. (Bevezetés III.TA6)
- Rejmánek M & P Stáry. 1979. Connectance in real biotic communities and critical values for stability in model ecosystems. *Nature* 280, 311-313. (20.2.2)
- Rejmánek M és mtsai. 1983. Increase of stability with connectance in model competition communities. *Journal of Theoretical Biology* 101, 649-656. (20.TA5)
- Rensch B. 1938. Einwirkung des Klimas bei der Ausprägung von Vogelrassen, mit besonderer Berücksichtigung der Flütigelform und der Eizahl. *Proceedings of the 8th International Ornithological Congress, Oxford. 1934*, 285-311. (5.TA19)
- Rex MA. 1981. Community structure in the deep-sea benthos. *Annual Review of Ecology and Systematics* 12, 331-353. (18.1.2)
- Rey JR. 1981. Ecological biogeography of arthropods on *Spartina* islands in Northwest Florida. *Ecological Monographs* 51, 237-265. (23.2.6)
- Reynolds AM. 2012. Truncated Levy walks are expected beyond the scale of data collection when correlated random walks embody observed movement patterns. *Journal of the Royal Society Interface* 9, 528-534. (16.TA10)
- Reynolds HL és mtsai. 2003. Grassroots ecology: Plant-microbe-soil interactions as drivers of plant community structure and dynamics. *Ecology* 84, 2281-2291. (Bevezetés III.7)
- Reznick DN. 1982. The impact of predation on life history evolution in Trinidadian guppies (*Poecilia reticulata*). *Evolution* 36, 1236-1250. (25.5.1)
- Reznick DN és mtsai. 1990. Experimentally induced life-history evolution in a natural population. *Nature* 346, 357-359. (25.5.1)
- Rényi A. 1961. On measures of entropy and information. *Proceedings, Fourth Berkeley Symposium, Vol. 1*, 547-561. (18.TA3)
- Rhoades DF & RG Cates. 1976. A general theory of plant antiherbivore chemistry. In: Wallace JW & RL Mansell (eds). *Biochemical Interaction Between Plants and Insects. Recent Advances in Phytochemistry* 10, 168-213. (15.TA5)
- Rice EL. 1974. *Allelopathy*. Academic Press, New York. (15.TA6)
- Richards OW. 1926. *Studies on the ecology of British heaths. III. Animal communities of the felling and burn successions at Oxshott Heath, Surrey*. *Journal of Ecology* 14, 244-281. (19.2)
- Richardson J és mtsai. 2021. Sex-specific associations between life-history traits and a novel reproductive polymorphism in the Pacific field cricket. *Journal of Evolutionary Biology* 34(3), 549-557. (5.TA18)
- Ricklefs RE. 1987. Community diversity: relative roles of local and regional processes. *Science* 235, 167-171. (26.2.1)
- Ricklefs RE. 2004. A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. *Ecology Letters* 7, 1-15. (Bevezetés III.4)
- Ricklefs RE. 2008. Disintegration of the ecological community. *American Naturalist* 172, 741-750. (Bevezetés III.TA1)
- Ricklefs RE & GL Miller. 2000. *Ecology*. W.H. Freeman and Company. New York, 4th ed. (5Á)
- Ricklefs RE & E Bermingham. 2001. Nonequilibrium diversity dynamics of the Lesser Antillean avifauna. *Science* 294, 1522-1524. (23.2.4)
- Ricklefs RE & M Wikelski. 2002. The physiology/life-history nexus. *TREE* 17, 462-468. (5.TA19, 5.TA20)
- Rico-Gray V. 1993. Use of plant-derived food resources by ants in the dry tropical lowlands of coastal Veracruz, Mexico. *Biotropica* 25, 301-315. (13.1.3)
- Rieseberg LH. 2001. Chromosomal rearrangements and speciation. *Trends in Ecology & Evolution* 16, 351-358. (17.2.5)
- Riess W és mtsai. 1999. Anoxic thermomineral cave waters and bacterial mats as habitat for freshwater nematodes. *Aquatic Microbial Ecology* 18, 157-164. (24.TA7)
- Rietkerk M és mtsai. 2004. Self-organized patchiness and catastrophic shifts in ecosystems. *Science* 305, 1926-1929.

- (6Á, 8.TA4, 21Á)
- Rifkin JL és mtsai. 2012. Do animals living in larger groups experience greater parasitism? A meta-analysis. *The American Naturalist* 180, 70-82. (11.3.1)
- Riipi M és mtsai. 2001. Multiple benefits of gregariousness cover detectability costs in aposematic aggregations. *Nature* 413, 512-514. (15.TA12)
- Ringel MS és mtsai. 1996. The stability and persistence of mutualisms embedded in community interactions. *Theoretical Population Biology* 50, 281-297. (13.TA3, 22.3.4)
- Rip JMK és mtsai. 2010. An experimental test of a fundamental food web motif. *Proceedings of the Royal Society B* 277, 1743-1749. (19.3.3)
- Ripa és mtsai. 2010. What is bet-hedging, really? *Proceedings of the Royal Society B* 277, 1153-1154. (5.TA14)
- Riser SC & KS Johnson. 2008. Net production of oxygen in the subtropical ocean. *Nature* 451, 323-326. (24.2)
- Ritchie H & M Roser. 2021. „Urbanization”. Online megjelenés: <https://ourworldindata.org/urbanization> (27.TA1)
- Ritchie ME. 1990. Optimal foraging and fitness in Columbian ground squirrels. *Oecologia* 82, 56-67. (16.TA7)
- Rizzolo JA és mtsai. 2017. Soluble iron nutrients in Saharan dust over the central Amazon rainforest. *Atmospheric Chemistry and Physics* 17, 2673-2687. (25.TA7)
- Robertson A. 1955. Selection in animals: Synthesis. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* 20, 225-229. (5Á)
- Robinson GE. 1984. Orchids pollinated by euglossine bees. *Bee World* 65, 68-73. (13.TA6)
- Rodgers VL és mtsai. 2008. The invasive species *Alliaria petiolata* (garlic mustard) increases soil nutrient availability in northern hardwood-conifer forests. *Oecologia* 157, 459-471. (22.7.2)
- Rodríguez DJ. 1999. A method to detect higher order interactions in ecological communities. *Ecological Modelling* 117, 81-89. (Bevezetés III.TA4)
- Roff DA. 1992. *The Evolution of Life Histories*. Chapman & Hall, New York. (5.1)
- Rogers TL és mtsai. 2022. Chaos is not rare in natural ecosystems. *Nature Ecology & Evolution* 6, 1105-1111. (7.TA3)
- Rohani P és mtsai. 1997. Spatial self-organization in ecology: pretty patterns or robust reality? *TREE* 12, 70-78. (8Á)
- Rohde K. 1992. Latitudinal gradients in species diversity: the search for the primary cause. *Oikos* 63, 514-527. (8.5.2)
- Rohde K. 2005. *Nonequilibrium Ecology*. Cambridge Univ. Press., Cambridge (6Á, 7.3.2, 11.TA3)
- Rohrlack T. 2020. The diel vertical migration of the nuisance alga *Gonyostomum semen* is controlled by temperature and by a circadian clock. *Limnologia* 80: 125746. (6.2.1)
- Rominger AJ és mtsai. 2009. Relative contributions of neutral and niche-based processes to the structure of a desert grassland grasshopper community. *Oecologia* 161, 791-800. (21.TA3)
- Romme WH. 2006. The importance of multiscale spatial heterogeneity in wildland fire management and research. In: Lovett GM és mtsai (eds). *Ecosystem Function in Heterogeneous Landscapes*. Springer Science +Business Media, Inc., New York, 353-366. (22.TA10)
- Rooney N & KS McCann. 2012. Integrating food web diversity, structure and stability. *TREE* 27, 40-46. (20.2.1)
- Rooney N és mtsai. 2006. Structural asymmetry and the stability of diverse food webs. *Nature* 442, 265-269. (19.4.1, 20.TA5)
- Root RB. 1967. The niche exploitation pattern of the Blue-Gray Gnatcatcher. *Ecological Monographs* 37, 317-350. (2.TA2, 21.4.1)
- Root RB. 1973. Organization of a plant-arthropod association in simple and diverse habitats: the fauna of collards (*Brassica oleracea*). *Ecological Monographs* 43, 95-124. (10.5.2, 21.4.1, 21.TA4)
- Root RB. 1996. Herbivore pressure of goldenrod (*Solidago altissima*): Its variation and cumulative effects. *Ecology* 77, 1074-1087. (10.6.1)
- Root T. 1988. *Atlas of Wintering Birds: An Analysis of Christmas Bird Count Data*. University of Chicago Press, Chicago. (1.2.1)
- Rosas-Guerrero V és mtsai. 2014. A quantitative review of pollination syndromes: do floral traits predict effective pollinators? *Ecology Letters* 17, 388-400. (13.TA8)
- Roscher C és mtsai. 2011. Identifying population- and community-level mechanisms of diversity-stability relationships in experimental grasslands. *Journal of Ecology* 99, 1460-1469. (20.TA3)
- Rosemond AD és mtsai. 2001. A test of top-down and bottom-up control in a detritus-based food web. *Ecology* 82, 2279-2293. (19.5)
- Rosenthal GA & MR Berenbaum. (eds). 1991. *Herbivores: Their Interactions with Secondary Plant Metabolites*. Academic Press, San Diego, etc. (10.2.3)
- Rosenzweig ML. 1971. Paradox of enrichment: destabilization of exploitation ecosystems in ecological time. *Science* 171, 385-387. (9.TA1, 9.TA6)
- Rosenzweig ML. 1977. Aspects of biological exploitation. *The Quarterly Review of Biology* 52, 371-380. (9.4.1, Utalások jegyzéke)
- Rosenzweig ML. 1999. *Species diversity in space and time*. Cambridge Univ. Press, Cambridge. (18Á, 18.TA1, 23.1, 23.TA14)
- Rosenzweig ML & RH MacArthur. 1963. Graphical representation and stability conditions of predator-prey interactions. *The American Naturalist* 97, 209-223. (9.4.1, 9.TA11)
- Rosenzweig ML & Z Abramsky. 1993. How are diversity and productivity related? In: Ricklefs RE & D Schluter (eds). *Species Diversity in Ecological Communities. Historical and Geographical Perspectives*. The Univ. of Chicago Press, Chicago and London, 52-65. (20.TA4)
- Rosin ZM és mtsai. 2013. Differential shell strength of *Cepaea nemoralis* colour morphs--implications for their anti-predator defence. *Naturwissenschaften* 100, 843-851. (15.TA3)
- Rosindell J és mtsai. 2012. The case for ecological neutral

- theory. *TREE* 27, 203-208. (21.TA7)
- Roslin T és mtsai. 2014. Species–area relationships across four trophic levels – decreasing island size truncates food chains. *Ecography* 37, 443-453. (23.TA18)
- Rossberg AG. 2008. Part-whole relations between food webs and the validity of local food-web descriptions. *Ecological Complexity* 5, 121-131. (19.TA3)
- Roth TC és mtsai. 2010. Is bigger always better? A critical appraisal of the use of volumetric analysis in the study of hippocampus. *Philosophical Transactions of the Royal Society London B* 365, 915-931. (16.TA9)
- Roth TC és mtsai. 2011. Variation in hippocampal morphology along an environmental gradient: controlling for the effects of daylength. *Proceedings of the Royal Society London B* 278, 2662-2667. (16.TA9)
- Rothman JM és mtsai. 2008. Nutritional quality of gorilla diets: consequences of age, sex, and season. *Oecologia* 155, 111-122. (10.4.2)
- Rott AS & HCJ Godfray. 2000. The structure of a leafminer-parasitoid community. *Journal of Animal Ecology* 69, 274-289. (22.3.2)
- Roughgarden J. 1983. The theory of coevolution. In: Futuyma DJ & M Slatkin (eds). *Coevolution*. Sinauer Associates Inc., Publ., Sunderland, 33-64. (17.2.2)
- Roughgarden J. 2009. Is there a general theory of community ecology? *Biology and Philosophy* 24, 521-529. (Bevezetés III.1)
- Roughgarden J & J Diamond. 1986. Overview: The role of species interactions in community ecology. In: Diamond J & TJ Case (eds). *Community Ecology*. Harper & Row, Publishers, New York, 333-343. (Bevezetés III.2, III.6)
- Roxburgh SH és mtsai. 2005. What is NPP? Inconsistent accounting of respiratory fluxes in the definition of net primary production. *Functional Ecology* 19, 378-382. (24.TA3)
- Roy BA. 2001. Patterns of association between crucifers and their flower-mimic pathogens: host jumps are more common than coevolution or cospeciation. *Evolution* 55, 41-53. (17.2.3)
- Roy BA & JW Kirchner. 2000. Evolutionary dynamics of pathogen resistance and tolerance. *Evolution* 54, 51-63. (13TA1)
- Royama T. 1970. Factors governing the hunting behaviour and selection of food by the Great Tit, *Parus major*. *J Animal Ecology* 39, 619-668. (16.4.1)
- Royama T. 1984. Population dynamics of the spruce budworm *Choristoneura fumiferana*. *Ecological Monographs* 54, 429-462. (7Á)
- Rozdilsky ID & L Stone. 2001. Complexity enhance stability in competitive systems. *Ecology Letters* 4, 397-400. (20.TA5)
- Rózsa L. 2005. Élősködés. Az állati és emberi fejlődés motorja. *Medicina*, Budapest. (11.1, 11.3.2)
- Rózsa L és mtsai. 1996. Relationship of host coloniality to the population ecology of avian lice (Insecta: Phthiraptera). *Journal of Animal Ecology* 65, 242-248. (11.3.1)
- Rózsa L és mtsai. 2000. Quantifying parasites in samples of hosts. *Journal of Parasitology* 86, 228-232. (11.2.1)
- Röhrich CR és mtsai. 2012. Harmonine, a defence compound from the harlequin ladybird, inhibits mycobacterial growth and demonstrates multi-stage antimalarial activity. *Biology Letters* 8, 308-311. (15.3.3)
- Rudd JWM. 1980. Methan oxidation in Lake Tanganyika (East- Africa). *Limnology and Oceanography* 25, 958-963. (14.TA7)
- Rudgers JA & K Clay. 2008. An invasive plant-fungal mutualism reduces arthropod diversity. *Ecology Letters* 11, 831-840. (13.1.1, 22.3.4)
- Rudman SM és mtsai. 2015. Adaptive genetic variation mediates bottom-up and top-down control in an aquatic ecosystem. *Proceedings of the Royal Society B* 282, 125-132. (19.1)
- Rugemalila DM és mtsai. 2016. Precipitation and elephants, not fire, shape tree community composition in Serengeti National Park, Tanzania. *Biotropica* 48, 476-482. (22. TA2)
- Ruimy A és mtsai. 1995. CO₂ fluxes over plant canopies and solar radiation: A review. In: Begon M & AH Fitter (eds). *Advances in Ecological Research*. Academic Press, London, etc. 1-68 (24Á)
- Ruxton GD és mtsai. 2004. Avoiding Attack: The Evolutionary Ecology of Crypsis, Warning Signals and Mimicry. Oxford Univ. Press, Oxford. (15.3.2)
- Ryan CA. 1979. Proteinase inhibitors. In: Rosenthal GA & DH Janzen (eds). *Herbivores. Their Interactions with Secondary Plant Metabolites*. Academic Press, New York, 599-618. (15.TA1)
- Rybarczyk H és mtsai. 2003. Analysis of the trophic network of a macrotidal ecosystem: the Bay of Somme (Eastern Channel). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 58, 405-421. (19Á, 24.TA6)
- Rykaczewski RR & DM Checkley Jr. 2008. Influence of ocean winds on the pelagic ecosystem in upwelling regions. *PNAS* 105, 1965-1970. (24Á)
- Sabine CL és mtsai. 2004. The oceanic sink for anthropogenic CO₂. *Science* 305, 367-371. (25.4.4)
- Saccheri I és mtsai. 1998. Inbreeding and extinction in a butterfly metapopulation. *Nature* 392, 491-494. (6.3.2, 22Á)
- Sachs JL & EL Simms. 2006. Pathways to mutualism breakdown. *TREE* 21, 585-592. (13.2.2)
- Sachs JL és mtsai. 2004. The evolution of cooperation. *Quarterly Review of Biology* 79, 135-160. (13.TA1)
- Sachtleben H. 1941. Biologische Bekämpfungsmassnahmen. *Handbuch der Pflanzenkrankheiten* 6, 1-120. (29.4)
- Sackett TE és mtsai. 2010. Linking soil food web structure to above- and belowground ecosystem processes: a meta-analysis. *Oikos* 119, 1984-1992. (19.5)
- Sætre GP és mtsai. 1997. A sexually selected character displacement in flycatchers reinforces premating isolation. *Nature* 387, 589-592. (12.TA3)
- Sagers CL és mtsai. 2000. Carbon and nitrogen isotopes trace nutrient exchange in an ant-plant mutualism. *Oecologia*

- 123, 582-586. (13.TA11)
- Sait SM és mtsai. 2000. Invasion sequence affects predator-prey dynamics in a multi-species interaction. *Nature* 405, 448-450. (9.TA14)
- Sakata H. 1994. How an ant decides to prey on or to attend aphids. *Population Ecology* 36, 45-51. (13.2.2)
- Sala OE. 1988. The effect of herbivory on vegetation structure. In: Werger MJA és mtsai (eds). *Plant Form and Vegetation Structure: Adaptation, Plasticity and Relation to Herbivory*. S.P.B. Academic Publishing b.v., The Hague, 317-330. (22.TA7)
- Sala OE és mtsai. 2000. Global Biodiversity Scenarios for the Year 2100. *Science* 287, 1770-1774. (26.TA4)
- Sale PF. 1974. Overlap in resource use and interspecific competition. *Oecologia* 17, 245-256. (21.TA1)
- Sale PF. 1975. Patterns of use of space in a guild of territorial reef fishes. *Marine Biology* 29, 89-98. (22.TA9)
- Saloniemi I. 1993. An environmental explanation for the character displacement pattern in *Hydrobia* snails. *Oikos* 67, 75-80. (12.TA2)
- Samu F és mtsai. 1999. Scale-dependent dispersal and distribution patterns of spiders in agricultural systems: a review. *The Journal of Arachnology* 27, 325-332. (6.3)
- Samuels CL & JA Drake. 1997. Divergent perspectives on community convergence. *TREE* 12, 427-433. (21.4)
- Sances FV és mtsai. 1981. Pesticides may reduce lettuce yields. *Californian Agriculture* 11-12, 4-5. (29.TA1)
- Sanchez A. 2019. Defining higher-order interactions in synthetic ecology: Lessons from physics and quantitative genetics. *Cell Systems* 9, 519-520. (Bevezetés III.6)
- Sánchez-Piñero F & GA Polis. 2000. Bottom-up dynamics of allochthonous input: direct and indirect effects of seabirds on islands. *Ecology* 81, 3117-3132. (19.TA5)
- Sanders D & C Platner. 2007. Intraguild interactions between spiders and ants and top-down control in a grassland food-web. *Oecologia* 150, 611-624. (19.5)
- Sanders NJ és mtsai. 2003. Community disassembly by an invasive species. *PNAS* 100, 2474-2477. (21.3.2)
- Sanderson JG és mtsai. 1998. Null matrices and the analysis of species co-occurrences. *Oecologia* 116, 275-283. (21.TA1)
- Sanderson MJ & MJ Donoghue. 1994. Shifts in diversification rate with the origin of angiosperms. *Science* 264, 1590-1593. (13.TA1)
- Sankaran M & DJ Augustine. 2004. Large herbivores suppress decomposer abundance in semiarid grazing ecosystem. *Ecology* 85, 1052-1061. (14.Á, 14.TA8)
- Sankaran M és mtsai. 2013. Native ungulates of diverse body sizes collectively regulate long-term woody plant demography and structure of a semi-arid savanna. *Journal of Ecology* 101, 1389-1399. (10.5.1, 22.TA2)
- Santana SE és mtsai. 2012. Adaptive evolution of facial colour patterns in Neotropical primates. *Proceedings of the Royal Society B* 279, 2204-2211. (8.Á)
- Sargent RD & DD Ackerly. 2008. Plant-pollinator interactions and the assembly of plant communities. *TREE* 23, 123-130. (21.TA6)
- Sasaki T & WK Lauenroth. 2011. Dominant species, rather than diversity, regulates temporal stability of plant communities. *Oecologia* 166, 761-768. (20.TA4)
- Sasan RK & MJ Bidochka. 2012. The insect-pathogenic fungus *Metarhizium Robertsii* (Clavicipitaceae) is also an endophyte that stimulates plant root development. *American Journal of Botany* 99, 101-107. (11.TA3)
- Saul-Gershenz LS & JG Millar. 2006. Phoretic nest parasites use sexual deception to obtain transport to their host's nest. *PNAS* 103, 14039-14044. (5.TA11)
- Sauve AMC és mtsai. 2016. How plants connect pollination and herbivory networks and their contribution to community stability. *Ecology* 97, 908-917. (20.2.3)
- Sax DF & SD Gaines. 2003. Species diversity: from global decreases to local increases. *TREE* 18, 561-566. (27.2.1)
- Sáringer G. 1964. A fotoperiódus szerepe a repcedarázs (*Athalia rosae* L.) diapauzájában. *Annales Instituti Protectionis Plantarum Hungarici* 9, 107-132. (1.TA2)
- Schaefer MB. 1954. Some aspects of the dynamics of populations important to the management of marine fisheries. *Bulletin of the Inter-American Tropical Tuna Commission* 1, 27-56. (28.3.2)
- Schaffer WM. 1974. Optimal reproductive effort in fluctuating environments. *The American Naturalist* 108, 783-790. (5.TA14)
- Schai-Braun SC és mtsai. 2015. The European hare (*Lepus europaeus*): A picky herbivore searching for plant parts rich in fat. *PLoS ONE* 10, e0134278. (10.TA6)
- Scheffer M és mtsai. 2001. Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature* 413, 591-596. (21.5, 21.TA8)
- Scheiner SM. 2003. Six types of species-area curves. *Global Ecology and Biogeography* 12, 441-448. (23.Á)
- Scheiner SM és mtsai. 2000. Species richness, species-area curves and Simpson's paradox. *Evolutionary Ecology Research* 2, 791-802. (8.1.1)
- Schemske DW & HD Bradshaw, Jr. 1999. Pollinator preference and the evolution of floral traits in monkeyflowers (*Mimulus*). *PNAS* 96, 11910-11915. (13/28. kép)
- Scheu S és mtsai. 1999. Links between the detritivore and the herbivore system: effects of earthworms and Collembola on plant growth and aphid development. *Oecologia* 119, 541-551. (14.TA8)
- Scheuring I. 1998. Kaotikus jelenségek a biológiában. *Természet világa* 129, 338-342. (7.TA3)
- Scheuring I. 2005. The iterated continuous prisoner's dilemma game cannot explain the evolution of interspecific mutualism in unstructured populations. *Journal of Theoretical Biology* 232, 99-104. (13.2.1)
- Scheuring I és mtsai. 2000. A model for resolving the plankton paradox: coexistence in open flow. *Freshwater Biology* 45, 123-133. (7.3.2)
- Schiestl FP & SD Johnson. 2013. Pollinator-mediated evolution

- of floral signals. *TREE* 28, 307-315. (17.TA1)
- Schilthuizen M & R Stouthamer. 1997. Horizontal transmission of parthenogenesis-inducing microbes in *Trichogramma* wasps. *Proceedings of the Royal Society London B* 264, 361-366. (11.1)
- Schimel DS és mtsai. 2001. Recent patterns and mechanisms of carbon exchange by terrestrial ecosystems. *Nature* 414, 169-172. (25.TA8)
- Schlesinger WH. 1977. Carbon balance in terrestrial detritus. *Annual Review of Ecology and Systematics* 8, 51-81. (14.4)
- Schlesinger WH & ES Bernhardt. 2013. *Biogeochemistry: An Analysis of Global Change*. Academic Press/Elsevier Inc., Waltham. (24.TA2, 25Á)
- Schluter D. 1984. A variance test for detecting species associations, with some example applications. *Ecology* 65, 998-1005. (21.TA2)
- Schluter D. 1996. Ecological causes of adaptive radiation. *The American Naturalist* 148, S40-S64. (17.2.1)
- Schluter D & PR Grant. 1984. Determinants of morphological patterns in communities of Darwin's finches. *The American Naturalist* 123, 175-196. (12.6.3)
- Schluter D & RE Ricklefs. 1993. Convergence and the Regional Component of Species Diversity. In: Ricklefs RE & D Schluter (eds). *Species Diversity in Ecological Communities. Historical and Geographical Perspectives*. The Univ. of Chicago Press, Chicago. 230-240. (8.2.3)
- Schluter D és mtsai. 1985. Ecological character displacement in Darwin's finches. *Science* 227, 1056-1059. (12.6.3)
- Schmid-Araya JM és mtsai. 2002a. The importance of meiofauna in food webs: evidence from an acid stream. *Ecology* 83, 1271-1285. (19T)
- Schmid-Araya JM és mtsai. 2002b. Connectance in stream food webs. *Journal of Animal Ecology* 71, 1056-1062. (18.4.1, 20.2.2)
- Schmid B. 2002. The species richness-productivity controversy. *TREE* 17, 113-114. (20.3.4)
- Schmid PE és mtsai. 2000. Relation between population density and body size in stream communities. *Science* 289, 1557-1560. (1.2.1, III.TA2)
- Schmitz OJ. 2006. Predators have large effects on ecosystem properties by changing plant diversity, not plant biomass. *Ecology* 87, 1432-1437. (22.3.6)
- Schmitz OJ és mtsai. 1997. Behaviorally mediated trophic cascades: effects of predation risk on food web interactions. *Ecology* 78, 1388-1399. (18.5, 19.TA15, 22Á)
- Schmitz OJ és mtsai. 2000. Trophic cascades in terrestrial systems: A review of the effects of carnivore removals on plants. *The American Naturalist* 155, 669-683. (19.5)
- Schoener TW. 1968. Sizes of feeding territories among birds. *Ecology* 49, 123-141. (4Á)
- Schoener TW. 1971. Theory of feeding strategies. *Annual Review of Ecology and Systematics* 2, 369-404. (16.4.1)
- Schoener TW. 1983a. Field experiments on interspecific competition. *The American Naturalist* 122, 240-285. (12.8)
- Schoener TW. 1983b. Rate of species turnover decreases from lower to higher organisms: a review of the data. *Oikos* 41, 372-377. (23.2.6)
- Schoener TW. 1989. Food webs from the small to the large. *Ecology* 70, 1559-1589. (19.4.2, 19.TA3)
- Schoonhoven LM & JAA van Loon. 2002. An inventory of taste in caterpillars: each species its own key. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* 48, 215-263. (10.3.2)
- Schoonhoven LM és mtsai. 1992. Sensory coding of feeding deterrents in phytophagous insects. In: Bernays EA (ed). *Insect-Plant Interactions*. Vol. IV, CRC Press, Boca Raton, etc., 59-80. (10.TA1)
- Schoonhoven LM és mtsai. 1998. *Insect-Plant Biology. From Physiology to Evolution*. Chapman & Hall, London. (4.6.4, 10Á, 17.1.2, 17.TA2)
- Schowalter TD. 2006. *Insect Ecology: An Ecosystem Approach*. Academic Press, Burlington. (14.6.1)
- Schrama M és mtsai. 2013. Food web assembly at the landscape scale: Using stable isotopes to reveal changes in trophic structure during succession. *Ecosystems* 16, 627-638. (21.TA6)
- Schrödinger E. 1944. *What is Life?* Cambridge Univ. Press, Cambridge. (7.TA2, 24.TA10)
- Schultheiss O & K Cheng. 2013. Finding food: outbound searching behavior in the Australian desert ant *Melophorus bagoti*. *Behavioral Ecology* 23, 128-135. (16.TA10)
- Schulz D és mtsai. 2018. Anaerobic fungi in Gorilla (*Gorilla gorilla gorilla*) feces: An adaptation to a high-fiber diet? *International Journal of Primatology* 39, 567-580. (10.4.2)
- Schulze E-D és mtsai. 2000. Managing forests after Kyoto. *Science* 289, 2058-2059. (24.TA3)
- Schuur EAG és mtsai. 2009. The effect of permafrost thaw on old carbon release and net carbon exchange from tundra. *Nature* 459, 556-559. (25.TA7)
- Schwilk DW & DD Ackerly. 2001. Flammability and serotiny as strategies: correlated evolution in pines. *Oikos* 94, 326-336. (22.2.1)
- Scott NA & D Binkley. 1997. Foliage litter quality and annual net N mineralization: comparison across North American forest sites. *Oecologia* 111, 151-159. (14.TA5)
- Scott TG és mtsai. 1959. Some effects of a field application of dieldrin on wildlife. *Journal of Wildlife Management* 23, 409-412. (29.TA2)
- Seastedt TR. 1984. The role of microarthropods in decomposition and mineralization processes. *Annual Review of Entomology* 29, 25-46. (14.4.6)
- Seidelmann K. 2021. Territoriality is just an option: allocation of a resource fundamental to the resource defense polygyny in the European wool carder bee, *Anthidium manicatum* (Hymenoptera: Megachilidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 75, 138. (4.TA1)
- Seifert RP. 1981. Biogeographic patterns among milkweed insects. In: Denno RF & H Dingle (eds). *Insect Life History Patterns: Habitat and Geographic Variation*. Springer-Verlag

- New York Inc. New York, etc. 207-220. (23.TA1)
- Seilacher A és mtsai. 2007. The parasite connections in ecosystems and macroevolution. *Naturwissenschaften* 94, 155-169. (11.1, 11.TA3)
- Selakovic S és mtsai. 2014. Infectious disease agents mediate interaction in food webs and ecosystems. *Proceedings of the Royal Society London B* 281, 20132709. (19.Á)
- Selander RK. 1985. Protein polymorphism and the genetic structure of natural populations of bacteria. In: Ohta T & K Aoki. (eds). *Population Genetics and Molecular Evolution*. Springer-Verlag, Berlin. 85-106. (26.1)
- Seligman NG & A Perevolotsky. 1994. Has intensive grazing by domestic livestock degraded Mediterranean Basin rangelands? In: Arianoutsou M & RH Groves (eds). *Plant-Animal Interactions in Mediterranean-type Ecosystems*. Tasks for vegetation science. Springer Science+Business Media, Dordrecht, 93-104. (10.TA6)
- Sellers PJ. 1987. Canopy reflectance, photosynthesis, and transpiration, II. The role of biophysics in the linearity of their interdependence. *Remote Sensing of Environment* 21, 143-183. (24.TA4)
- Seppänen J-T és mtsai. 2007. Interspecific Social Learning: novel preference can be acquired from a competing species. *Current Biology* 17, 1-5. (12.TA5)
- Seppänen J-T és mtsai. 2011. New behavioural trait adopted or rejected by observing heterospecific tutor fitness. *Proceedings of the Royal Society B* 278, 1736-1741. (12.TA5)
- Serret P és mtsai. 2015. Both respiration and photosynthesis determine the scaling of plankton metabolism in the oligotrophic ocean. *Nature Communications* 6, 6961. (24.4.2)
- Seutin G és mtsai. 1994. Historical biogeography of the bananaquit (*Coereba flaveola*) in the Caribbean Region: a mitochondrial DNA assessment. *Evolution* 48, 1041-1061. (22.2.4)
- Sezer M & RK Butlin. 1998. The genetic basis of host plant adaptation in the brown planthopper (*Nilaparvata lugens*). *Heredity* 80, 499-508. (10.TA5)
- Sfenthourakis S és mtsai. 2005. Species co-occurrence: the case of congeneric species and a causal approach to patterns of species association. *Global Ecology and Biogeography* 15, 39-49. (20.4.1, 21.TA10)
- Shade A és mtsai. 2012. Fundamentals of microbial community resistance and resilience. *Frontiers in Microbiology* 3, 417. (20.TA3)
- Shaffer SA és mtsai. 2006. Migratory shearwaters integrate oceanic resources across the Pacific Ocean in an endless summer. *PNAS* 103, 12799-12802. (6.2.3)
- Shakhova N és mtsai. 2010. Extensive methane venting to the atmosphere from sediments of the East Siberian arctic shelf. *Science* 327, 1246-1250. (25.TA7)
- Shang Y és mtsai. 2015. Fungi that infect insects: altering host behavior and beyond. *PLoS Pathogens* 11, e1005037. (11.TA3)
- Shannon CE. 1948. A mathematical theory of communications. *Bell System Technical Journal* 27, 379-423, 623-656. (18.TA5)
- Shapiro JA. 1995 Adaptive mutation: who is really in the garden? *Science* 268, 373-574. (17.TA2)
- Shariff AR és mtsai. 1994. Grazing intensity effects on litter decomposition and soil nitrogen mineralization. *Journal of Range Management* 47, 444-449. (14.TA8)
- Sharpe DMT & AP Hendry. 2009. Life history change in commercially exploited fish stocks: an analysis of trends across studies. *Evolutionary Applications* 2, 260-275. (28.TA2)
- Shea K & P Chesson. 2002. Community ecology theory as a framework for biological invasions. *TREE* 17, 170-176. (22.7.1)
- Shea K és mtsai. 2004. Moving from pattern to process: coexistence mechanisms under intermediate disturbance regimes. *Ecology Letters* 7, 491-508. (22.5)
- Sheil D & DFRP Burslem. 2013. Defining and defending Connell's intermediate disturbance hypothesis: a response to Fox. *TREE* 28, 571-572. (22.TA6)
- Shenbrot GI és mtsai. 1999. *Spatial Ecology of Desert Rodent Communities*. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg. (21.4.1)
- Sherley GH & LM Hayes. 1993. The conservation of a giant weta (*Deinacrida* n. sp. Orthoptera: Stenopelmatidae) at Mahoenui, King Country: habitat use, and other aspects of its ecology. *New Zealand Entomologist* 16, 55-68. (27.TA4)
- Sherry DF & JS Hoshoooley. 2010. Seasonal hippocampal plasticity in food-storing birds. *Philosophical Transactions of the Royal Society London B* 365, 933-943. (16.TA9)
- Sherry DF és mtsai. 1981. Memory for the location of stored food in marsh tits. *Animal Behaviour* 29, 1260-1266. (16.TA9)
- Shi DL és mtsai. 2010. Effect of ocean acidification on iron availability to marine phytoplankton. *Science* 327, 676-679. (25.4.3)
- Shimada I és mtsai. 1993. A temporal model of animal behavior based on a fractality in the feeding of *Drosophila melanogaster*. *Biological Cybernetics* 68, 477-481. (8.TA2)
- Shlesinger MF & J Klafter. 1986. Lévy walks versus Lévy flights. In: Stanley HE and N Ostrowsky. (eds). *On Growth and Form*. Nijhoff, Dordrecht, the Netherlands, 279-283. (16.TA10)
- Shlichta JG & AM Smilanich. 2012. Immune responses and their potential role in insect outbreaks. In: Barbosa P és mtsai (eds). *Insect Outbreaks Revisited*. Blackwell Publishing Ltd., Chichester, 47-70. (15.1)
- Shorrocks B. 2007. *The Biology of African Savannas*. Oxford Univ. Press Inc., Oxford. (21.3.1)
- Shorrocks B és mtsai. 1984. Interspecific competition is not a major organizing force in many insect communities. *Nature* 310, 310-312. (7.3.2)
- Shurin JB és mtsai. 2002. A cross-ecosystem comparison of the strength of trophic cascades. *Ecology Letters* 5, 785-791. (19.5)
- Shurin JB és mtsai. 2007. Diversity-stability relationship varies with latitude in zooplankton. *Ecology Letters* 10, 127-134.

- (20.TA2)
- Sibly RM és mtsai. 2005. On the regulation of populations of mammals, birds, fish, and insects. *Science* 309, 607-610. (4.TA7)
- Siemann E és mtsai. 1998. Experimental tests of the dependence of arthropod diversity on plant diversity. *The American Naturalist* 152, 738-750. (23.TA1)
- Siepielski AM & CW Benkman. 2008. A seed predator drives the evolution of a seed dispersal mutualism. *Proceedings of the Royal Society B* 275, 1917-1925. (13.2.2)
- Siepielski AM és mtsai. 2010. Experimental evidence for neutral community dynamics governing an insect assemblage. *Ecology* 91, 847-857. (21.TA3)
- Sih A. 1980. Optimal behavior: Can foragers balance two conflicting demands? *Science* 210, 1041-1043. (29.TA4)
- Sih A és mtsai. 1998. Emergent impacts of multiple predators on prey. *TREE* 13, 350-355. (9.TA14)
- Silver JJ és mtsai. 2022. Fish, people, and systems of power: understanding and disrupting feedback between colonialism and fisheries science. *The American Naturalist* 200, 168-180. (28.3.2)
- Simberloff D & T Dayan. 1991. The guild concept and the structure of ecological communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 22, 115-143. (21.TA6)
- Simberloff D. 2014. The „Balance of Nature” - evolution of a panchreston. *PLOS Biology* 12, e1001963. (7.TA1)
- Simberloff D & MD Collins. 2010. Birds of the Solomon Islands. The domain of the dynamic equilibrium theory and assembly rules, with comments on the taxon cycle. In: Losos JB & RE Ricklefs (eds). *The Theory of Island Biogeography Revisited*. Princeton Univ. Press, Princeton, 237-263. (21.TA1)
- Simberloff DS & EO Wilson. 1969. Experimental zoogeography of islands: the colonization of empty islands. *Ecology* 50, 278-296. (21.2, 23.2.4)
- Simberloff DS. 1976. Experimental zoogeography of islands: effects of island size. *Ecology* 57, 629-648. (23.2.5)
- Simberloff DS. 1983. Competition theory, hypothesis testing, and other community ecological buzzwords. *American Naturalist* 122, 626-635 (12.6.1)
- Simms EL. 1992. Costs of plant resistance to herbivory. In: Fritz RS & EL Simms (eds). *Plant Resistance to Herbivores and Pathogens: Ecology, Evolution, and Genetics*. The Univ. of Chicago Press, Chicago & London, 392-425. (10.2.3, 15Á)
- Simó R. 2001. Production of atmospheric sulfur by oceanic plankton: biogeochemical, ecological and evolutionary links. *TREE* 16, 287-294. (25.4.3)
- Simões NR és mtsai. 2013. Zooplankton species richness–productivity relationship: Confronting monotonic positive and hump-shaped models from a local perspective. *Austral Ecology* 38, 952-958. (20.2.4)
- Simon HA. 1962. The architecture of complexity. *Proceedings of the American Philosophical Society* 106, 467-482. (8.5.2)
- Simon KS és mtsai. 2004. Habitat-specific nitrogen dynamics in New Zealand streams containing native or invasive fish. *Ecosystems* 7, 1-16. (27.TA6)
- Simpson EH. 1949. Measurement of diversity. *Nature* 163, 688-688. (2.TA2)
- Sinclair ARE és mtsai. 2003. Patterns of predation in a diverse predator–prey system. *Nature* 425, 288-290. (9.1.1, 9.4, 9.TA9)
- Sitters J és mtsai. 2014. Interactions between C : N : P stoichiometry and soil macrofauna control dung decomposition of savanna herbivores. *Functional Ecology* 28, 776-786. (14.6.2)
- Sivinski J és mtsai. 1999. Kleptoparasitism and phoresy in the Diptera. *Florida Entomologist* 82, 179-197. (11.1)
- Skelton PW. (ed). (1993). *Evolution: A Biological and Palaeontological Approach*. Addison-Wesley, Wokingham. (21Á)
- Skogland T. 1983. The effects of density dependent resource limitation on size of wild reindeer. *Oecologia* 60: 156-168. (4.2.5)
- Slagsvold T & KL Wiebe. 1021. No evidence that nest site choice in Pied Flycatchers is mediated by assessing the clutch size of a heterospecific, the Great Tit. *Journal of Ornithology* 162, 997-1007. (12.TA5)
- Slatkin M & J Maynard-Smith. 1979. Models of coevolution. *The Quarterly Review of Biology* 54, 233-263. (17.TA3)
- Slobodkin LB. 2001. The good, the bad and the reified. *Evolutionary Ecology Research* 3, 1-13. (22.7)
- Smith B & JB Wilson. 1996. A consumer’s guide to evenness indices. *Oikos* 76, 70-82. (18.TA1)
- Smith FDM és mtsai. 1993. How much do we know about the current extinction rate? *TREE* 8, 375-378. (28.2)
- Smith JNM. 1974a. The food searching behaviour of two European thrushes. I. Description and analysis of search paths. *Behaviour* 48, 276-301. (16.4.3)
- Smith JNM. 1974b. The food searching behaviour of two European thrushes. II. The adaptiveness of the search patterns. *Behaviour* 49, 1-60. (16.4.3)
- Smith NG. 1968. The advantage of being parasitized. *Nature* 219, 690-694. (11.TA2)
- Smith SA és mtsai. 2010. An uncorrelated relaxed-clock analysis suggests an earlier origin for flowering plants. *PNAS* 107, 5897-5902. (17.TA2)
- Smithson A. 2006. Pollinator limitation and inbreeding depression in orchid species with and without nectar rewards. *New Phytologist* 169, 419-430. (13.1.4)
- Snyder MJ és mtsai. 1994. Metabolic fate of the allelochemical nicotine in the tobacco hornworm *Manduca sexta*. *Insect Biochemistry and Molecular Biology* 24, 837-846. (10.5.2)
- Soares AER és mtsai. 2016. Complete mitochondrial genomes of living and extinct pigeons revise the timing of the columbiform radiation. *BMC Evolutionary Biology* 16, 230. (27.TA8)
- Soares FC és mtsai. 2022. Combined effects of bird extinctions and introductions in oceanic islands: Decreased functional diversity despite increased species richness. *Global Ecology*

- and Biogeography 31, 1172-1183. (27.TA5)
- Soininen J és mtsai. 2007a. A multivariate analysis of beta diversity across organisms and environments. *Ecology* 88, 2830-2838. (18.TA4)
- Soininen J és mtsai. 2007b. The distance decay of similarity in ecological communities. *Ecography* 30, 3-12. (Bevezetés III.5)
- Solé RV & JM Montoya. 2001. Complexity and fragility in ecological networks. *Proceedings of the Royal Society B* 268, 2039-2045. (19.TA3, 22.TA12)
- Solé RV & JM Montoya. 2006. Ecological network meltdown from habitat loss and fragmentation. In: Pascual M & JA Dunne. (eds). *Ecological Networks: Linking Structure to Dynamics in Food Webs*. Oxford Univ. Press, Oxford, 305-323. (22.6.1)
- Solé RV és mtsai. 2002. Self-organized instability in complex ecosystems. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 357, 667-682. (20.TA5)
- Soler M. 2017. (ed.) *Avian Brood Parasitism*. Behavior, Ecology, Evolution and Coevolution. Springer. DOI: 10.1007/978-3-319-73138-4 (17.TA1)
- Soltis DE és mtsai. 2005. *Phylogeny and Evolution of Angiosperms*. Sinauer Associates, Inc. Publ., Sunderland. (17.2.5)
- Song C és mtsai. 2005. Self-similarity of complex networks. *Nature* 433, 392-395. (8.TA4, 19.TA3)
- Sorensen JS & MD Dearing. 2006. Efflux transporters as a novel herbivore countermechanism to plant chemical defenses. *Journal of Chemical Ecology* 32, 1181-1196. (10.TA6)
- Sorensen JS és mtsai. 2005. Plant secondary metabolites alter the feeding patterns of a mammalian herbivore (*Neotoma lepida*). *Oecologia* 146, 415-422. (10.TA6)
- Soulé ME. 1980. Thresholds for survival: Maintaining fitness and evolutionary potential. In: Soulé ME & BA Wilcox. (eds). *Conservation Biology. An Ecological-Evolutionary Perspective*. Sinauer Associates, Sunderland, 151-169. (27.2.2.)
- Sousa WP. 1979a. Disturbance in marine intertidal boulder fields: the nonequilibrium maintenance of species diversity. *Ecology* 60, 1225-1239. (22.TA5)
- Sousa WP. 1979b. Experimental investigations of disturbance and ecological succession in a rocky intertidal algal community. *Ecological Monographs* 49, 227-254. (22.TA5)
- Sousa WP. 1984. The role of disturbance in natural communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15, 353-391. (22.1)
- Southern HN. 1970. The natural control of a population of Tawny owls (*Strix aluco*). *Journal of Zoology* 162, 197-285. (20.Á)
- Southwood TRE. 1977. Habitat, the templet for ecological strategies? *Journal of Animal Ecology* 46, 337-365. (5.TA9, 15.TA5)
- Southwood TRE. 1984. *Ökológiai módszerek*. Mezőgazdasági Kiadó, Budapest. (3.2, 3.TA1, Bevezetés III.TA6)
- Southwood TRE. 1995. Ecological processes and sustainability. *International Journal of Sustainable Development and World Ecology* 2, 229-239. (7.TA3)
- Sømme L. 1995. *Invertebrates in Hot and Cold Arid Environments*. Springer-Verlag. Berlin, Heidelberg. (14.Á, Bevezetés III.TA5)
- Špaldoňová A & J Frouz. 2014. The role of *Armadillidium vulgare* (Isopoda: Oniscidea) in litter decomposition and soil organic matter stabilization. *Applied Soil Ecology* 83, 186-192. (14.6.2)
- Sperling JLH & BK Mitchell. 1991. A comparative-study of host recognition and the sense of taste in *Leptinotarsa*. *Journal of Experimental Biology* 157, 439-459. (10.TA1)
- Spohn M. 2016. Element cycling as driven by stoichiometric homeostasis of soil microorganisms. *Basic and Applied Ecology* 17, 471-478. (25.6)
- Sprugel DG. 1985. Natural disturbance and ecosystem energetics. In: Pickett STA & PS White (eds). *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. Academic Press, Inc., Orlando, etc. 335-352. (24.1, 24.TA3)
- Srygley RB és mtsai. 2005. Experimental evidence for a magnetic sense in Neotropical migrating butterflies (Lepidoptera: Pieridae). *Animal Behaviour* 71, 183-191. (6.1.2)
- Stachowicz JJ & ME Hay. 1999. Mutualism and coral persistence: the role of herbivore resistance to algal chemical defense. *Ecology* 80, 2085-2101. (13.Á)
- Stachowicz JJ és mtsai. 1999. Species diversity and invasion resistance in a marine ecosystem. *Science* 286, 1577-1579. (20.TA4, 22.7.2)
- Stahl E. 1888. Pflanzen und Schnecken. *Biologische Studie über die Schutzmittel der Pflanzen gegen Schneckenrass*. Jenaische Zeitschrift für Medizin und Wissenschaft 22, 557-684. (15.TA1)
- Stamp N. 2003. Out of the quagmire of plant defense hypotheses. *Quarterly Review of Biology* 78, 23-55. (15.TA5)
- Stantchinsky VV. 1927. Some climatic limits in the extension of birds in Eastern Europe. *Ecology* 8, 232-237. (1.2.1)
- Stanton ML & TM Palmer. 2011. The high cost of mutualism: effects of four species of East African ant symbionts on their myrmecophyte host tree. *Ecology* 92, 1073-1082. (13.TA15)
- Stanton ML és mtsai. 2002. Competition-colonization trade-offs in a guild of African *Acacia*-ants. *Ecological Monographs* 72, 347-363. (13.1.3)
- Staver AC és mtsai. 2011. Tree cover in sub-Saharan Africa: Rainfall and fire constrain forest and savanna as alternative stable states. *Ecology* 92, 1063-1072. (21.5)
- Stavert JR és mtsai. 2014. Dung beetles in an avian-dominated island ecosystem: feeding and trophic ecology. *Oecologia* 176, 259-271. (14.TA10)
- Stålnacke P és mtsai. 2014. Introduction: Nitrogen losses from agriculture in the Baltic Sea region. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 198, 1-3. (25.TA7)
- Stearns SC. 1976. Life-history tactics: A review of the ideas. *The Quarterly Review of Biology* 51, 3-47. (5.4, 5.5.2, 5.TA14)
- Stearns SC. 1977. The evolution of life history traits: a critique of the theory and a review of the data. *Annual Review of*

- Ecology and Systematics 8, 145-171. (5.5.2)
- Stearns SC. 1992. The Evolution of Life Histories. Oxford Univ. Press, Oxford. (5.1, 5.5.3)
- Stearns SC. 2000. Life history evolution: successes, limitations, and prospects. *Naturwissenschaften* 87, 476-486. (5.1)
- Stebbins GL. 1970. Adaptive radiation of reproductive characteristics in angiosperms. I. Pollination mechanisms. *Annual Review of Ecology and Systematics* 1, 307-326. (13.TA8)
- Steffan-Dewenter I & T Tscharnkte. 2000. Butterfly community structure in fragmented habitats. *Ecology Letters* 3, 449-456. (Bevezetés III.5)
- Steiner CF és mtsai. 2006. Population and community resilience in multitrophic communities. *Ecology* 87, 996-1007. (20.2.1, 20.2.2, 20.TA3)
- Stenseth NC és mtsai. 1997. Population regulation in snowshoe hare and Canadian lynx: Asymmetric food web configurations between hare and lynx. *PNAS* 94, 5147-5152. (9Á)
- Stefanovits P és mtsai. 1999. Talajtan. XMLmind XSL-FO Converter. (14Á)
- Stephens DW és mtsai (eds). 2007. Foraging. Behavior and Ecology. The Univ. of Chicago Press, Chicago & London. (10.TA9)
- Stephens DW & JR Krebs. 1987. Foraging Theory. Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey, USA. (16.TA15)
- Stepuhn A & IT Baldwin. 2007. Resistance management in a native plant: nicotine prevents herbivores from compensating for plant protease inhibitors. *Ecology Letters* 10, 499-511. (15Kép)
- Sterner RW és mtsai. 1997. The enigma of food chain length: Absence of theoretical evidence for dynamic constraints. *Ecology* 78, 2258-2262. (19.TA1)
- Stevens M & S Merilaita. 2009. Animal camouflage: current issues and new perspectives. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 364, 423-427. (15.3.2)
- Stevens RD & MR Willig. 2002. Geographical ecology at the community level: Perspectives on the diversity of New World bats. *Ecology* 83, 545-560. (18.2.1)
- Stevens RD és mtsai. 2012. Phylogenetic structure illuminates the mechanistic role of environmental heterogeneity in community organization. *Journal of Animal Ecology* 81, 455-462. (21.TA1)
- Stiles EW. 1989. Fruits, seeds, and dispersal agents. In: Abrahamson WG (ed). *Plant-Animal Interactions*. McGraw-Hill, Inc., New York, etc. 87-122. (6Á)
- Stone L & A Roberts. 1990. The checkerboard score and species distributions. *Oecologia* 85, 74-79. (21.TA2)
- Storch D & KJ Gaston. 2004. Untangling ecological complexity on different scales of space and time. *Basic and Applied Ecology* 5, 389-400. (8.TA3)
- Storch D és mtsai. 2012. Universal species-area and endemics-area relationships at continental scales. *Nature* 488, 78-82. (23.TA15)
- Storz J. 2005. Population genetics: Nonrandom dispersal and local adaptation. *Heredity* 95, 3-4. (6.3)
- Stott PA és mtsai. 2000. External control of 20th century temperature by natural and anthropogenic forcings. *Science* 290, 2133-2137. (25.4.4)
- Stouffer DB. 2010. Scaling from individuals to networks in food webs. *Functional Ecology* 24, 44-51. (19.TA4)
- Stouffer DB & J Bascompte. 2011. Compartmentalization increases food-web persistence. *PNAS* 108, 3648-3652. (19.3.4)
- Stouffer DB és mtsai. 2006. A robust measure of food web intervality. *PNAS* 103, 19015-19020. (19.TA1)
- Stouffer DB és mtsai. 2011. The role of body mass in diet contiguity and food-web structure. *Journal of Animal Ecology* 80, 632-639. (19Á)
- Stowe KA és mtsai. 2000. The evolutionary ecology of tolerance to consumer damage. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31, 565-595. (15.2)
- Strauss SY & AA Agrawal. 1999. The ecology and evolution of plant tolerance to herbivory. *TREE* 14, 179-185. (15.2, 15.TA2)
- Straw NA & AR Ludlow. 1994. Small-scale dynamics and insect diversity on plants. *Oikos* 71, 188-192. (23.TA1)
- Street LE és mtsai. 2013. The role of mosses in carbon uptake and partitioning in arctic vegetation. *New Phytologist* 199, 163-175. (24.4.1)
- Streit B. 1995. Energy flow and community structure in freshwater ecosystems. *Experientia* 51, 425-436. (14.5, 19.TA5)
- Strom SL. 2008. Microbial ecology of ocean biogeochemistry: a community perspective. *Science* 320, 1043-1045. (Bevezetés III.7, 25.4.3)
- Strong DR, Jr. 1974. Rapid asymptotic species accumulation in phytophagous insect communities: the pests of cacao. *Science* 185, 1064-1066. (23.TA1)
- Strong DR, Jr. 1982. Harmonious coexistence of hispine beetles on *Heliconia* in experimental and natural communities. *Ecology* 63, 1039-1049. (21.3.1, 21.TA4)
- Strong DR, Jr. 1984. Exorcising the ghost of competition past: phytophagous insects. In: Strong DR és mtsai (eds). *Ecological Communities. Conceptual Issues and the Evidence*. Princeton Univ. Press, Princeton, 28-41. (7.3.2)
- Strong DR. 1986. Density-vague population change. *TREE* 1, 39-42. (4.2.1, 7.4.2)
- Strong DR. 1992. Are trophic cascades all wet? Differentiation and donor-control in speciose ecosystems. *Ecology* 73, 747-754. (19.TA5)
- Strong DR és mtsai. 1984. *Insects on Plants*. Blackwell Science, Oxford. (10.6.1, 21.3.1, 23.TA1)
- Stronge DC és mtsai 1997. The foraging ecology of feral goats *Capra hircus* in the Mahoenui giant weta reserve, southern King Country, New Zealand. *New Zealand Journal of Ecology* 21, 81-88. (27.TA4)
- Stroud JT és mtsai. 2015. Is a community still a community? Reviewing definitions of key terms in community ecology.

- Ecology and Evolution 5, 4757-4765. (Bevezetés III.TA1)
- Subramaniam A és mtsai. 2008. Amazon river enhances diazotrophy and carbon sequestration in the tropical North Atlantic Ocean. PNAS 105, 10460-10465. (25.3.2)
- Sudd JH & NR Franks. 1987. The Behavioural Ecology of Ants. Blackie & Son Ltd., Glasgow, etc. (13.TA4)
- Sugihara G. 1984. Graph theory, homology and food webs. Symposia in Applied Mathematics 30, 83-101. (19.TA1)
- Sugihara G és mtsai. 1989. Scale invariance in food web properties. Science 245, 48-52. (19.2.2, 19.TA3)
- Sugihara G és mtsai. 1997. Effects of taxonomic and trophic aggregation on food web properties. Oecologia 112, 272-284. (19.2.2, 19.TA3)
- Sukhdeo MVK. 2010. Food webs for parasitologists: A review. Journal of Parasitology 96, 273-284. (19.TA5)
- Sukhdeo MVK & AD Hernandez. 2005. Food web patterns and the parasite's perspective. In: Thomas F és mtsai (eds). Parasitism and Ecosystems. Oxford Univ. Press, New York, 54-67. (11.4.4)
- Summerhayes VS & CS Elton. 1923. Contributions to the ecology of Spitsbergen and Bear Island. Journal of Ecology 11, 214-286. (19.3.4)
- Sunagawa S és mtsai. 2015. Structure and function of the global ocean microbiome. Science 348, 1261359. (24.TA11)
- Surmacki A és mtsai. 2013. Color polymorphism in a land snail *Cepaea nemoralis* (Pulmonata: Helicidae) as viewed by potential avian predators. Naturwissenschaften 100, 533-540. (15.TA3)
- Sutherland JP. 1974. Multiple stable points in natural communities. American Naturalist 108, 859-873. (21.TA9)
- Sutton SL & NM Collins. 1991. Insects and tropical forest conservation. In: Collins NM & JA Thomson. (eds). Conservation of Insects and their Habitats. Academic Press, London, 405-424. (26.2.1)
- Svirezhev Y. 2000. Stability concepts in ecology. In: Jørgensen SE & F Müller (eds). Handbook of Ecosystem Theories and Management. Lewis Publications, Boca Raton, 361-384. (20.2.1, 20.TA3)
- Swift MJ és mtsai. 1976. The decomposition of branch-wood in the canopy and floor of a mixed deciduous woodland. Oecologia 26, 139-149. (14.4)
- Swift MJ és mtsai. 1979. Decomposition in Terrestrial Ecosystems. Blackwell Scientific Publ., Oxford. (14Á)
- Sydenham MAK és mtsai. 2015. Does multi-level environmental filtering determine the functional and phylogenetic composition of wild bee species assemblages? Ecography 38, 140-153. (21.TA1)
- Syms C & GP Jones. 1999. Scale of disturbance and the structure of a temperate fish guild. Ecology 80, 921-940. (22.TA10)
- Symstad AJ. 2000. A test of the effects of functional group richness and composition on grassland invasibility. Ecology 81, 99-109. (18.TA1, 20.TA2)
- Symstad AJ & D Tilman. 2001. Diversity loss, recruitment limitation, and ecosystem functioning: lessons learned from a removal experiment. Oikos 92, 424-435. (20.TA1)
- Symstad AJ és mtsai. 1998. Species loss and ecosystem functioning: effects of species identity and community composition. Oikos 81, 389-397. (20.TA1)
- Symstad AJ és mtsai. 2000. An experimental test of the effect of plant functional group diversity on arthropod diversity. Oikos 89, 243-253. (20.TA1)
- Szelényi G. 1955. A növényvédelem biocönológiai útjain. Az MTA Agrártudományi Osztályának Közleményei 8, 27-33. (2.TA1)
- Szelényi G. 1956. Zoocönózis vagy koegzisztencia? Állattani Közlemények 45, 133-142. (14.1, Bevezetés III.2)
- Szelényi G. 2015. Az agroecológia alapvonalai. Dr. Szelényi Gusztáv Alapítvány, Budapest. (Az 1956-ban készült disszertáció könyvkiadása.) (Bevezetés)
- Szentesi Á. 1999. Predispersal seed predation of the introduced false indigo, *Amorpha fruticosa* L. in Hungary. Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae 45, 125-141. (23.TA1)
- Szentesi Á & T Jermy. 1990. The role of experience in host plant choice by phytophagous insects. In: Bernays EA (ed). Insect-Plant Interactions. Vol. 2, CRC Press, Boca Raton etc., 39-74. (10.TA1)
- Szentesi Á & M Wink. 1991. Fate of quinolizidine alkaloids through three trophic levels: *Laburnum anagyroides* (Leguminosae) and associated organisms. Journal of Chemical Ecology 17, 1557-1573. (13.2.3)
- Szentesi Á & T Jermy. 2003. Pre-dispersal seed predation and seed limitation in an annual legume. Basic and Applied Ecology 4, 207-218. (10.TA4, 10.TA10)
- Szentesi Á & D Schmera. 2011. Aphid infestation promotes survival of a seed predator: observations and experiments on a tritrophic community module. Arthropod-Plant Interactions 5, 319-330. (22Á)
- Szentesi Á és mtsai. 2002. Role of visual stimuli in host and mate location of the Colorado potato beetle. Entomologia experimentalis et applicata 105, 141-152. (10Á)
- Szentesi Á és mtsai. 2006. Spatial and temporal organisation of the pre-dispersal seed predator guild in a perennial legume, *Vicia tenuifolia*. Ecological Entomology 31, 114-122. (21.3.1, 20.4.1, 21.TA10)
- Szép T és mtsai. (szerk.). 2021. Magyarország madáratlasza. Agrárminisztérium, Magyar Madártani és Természetvédelmi Egyesület, Budapest. (8.1.1)
- Szöllősi E és mtsai. 2011. Determinants of distribution and prevalence of avian malaria in blue tit populations across Europe: separating host and parasite effects. Journal of Evolutionary Biology 24, 2014-2024. (11.TA3)
- Tabarelli M és mtsai. 1999. Effects of habitat fragmentation on plant guild structure in the montane Atlantic forest fragments. Biological Conservation 91, 119-127. (21.TA5)
- Tack AJM & M Dicke. 2013. Plant pathogens structure arthropod communities across multiple spatial and temporal scales. Functional Ecology 27, 633-645. (11.TA10)
- Tack AJM és mtsai. 2009. Competition as a structuring force in

- leaf miner communities. *Oikos* 118, 809-818. (21.TA4)
- Taiz L & E Zeiger. 2002. *Plant Physiology*. 3rd ed. Sinauer Associates, Inc., Sunderland. (1Á, 24Á)
- Takahashi T. 2004. The fate of industrial carbon dioxide. *Science* 305, 352-353. (25Á)
- Takakura K. 2002. The specialist seed predator *Bruchidius dorsalis* (Coleoptera: Bruchidae) plays a crucial role in the seed germination of its host plant, *Gleditsia japonica* (Leguminosae). *Functional Ecology* 16, 252-257. (13.TA4)
- Takimoto G & DM Post. 2013. Environmental determinants of food-chain length: a meta-analysis. *Ecological Research* 28, 675-681. (22.1)
- Takimoto G és mtsai. 2008. Ecosystem size, but not disturbance, determines food-chain length on islands of the Bahamas. *Ecology* 89, 3001-3007. (19.TA10)
- Talbot JM & AC Finzi. 2008. Differential effects of sugar maple, red oak, and hemlock tannins on carbon and nitrogen cycling in temperate forest soils. *Oecologia* 155, 583-592. (14.TA7)
- Talbot JM és mtsai. 2008. Decomposers in disguise: mycorrhizal fungi as regulators of soil C dynamics in ecosystems under global change. *Functional Ecology* 22, 955-963. (14.TA4)
- Tanabe K & T Namba. 2005. Omnivory creates chaos in simple food web models. *Ecology* 86, 3411-3414. (19.3.3)
- Tanaka Y és mtsai. 2009. Allee effect in the selection for prime-numbered cycles in periodical cicadas. *PNAS* 106, 8975-8979. (3.TA2)
- Tang J és mtsai. 2014. Steeper declines in forest photosynthesis than respiration explain age-driven decreases in forest growth. *PNAS* 111, 8856-8860. (24.TA3)
- Tansley AG. 1935. The use and abuse of vegetational concepts and terms. *Ecology* 16, 284-307. (7.3.2, Bevezetés III.TA1)
- Taper ML & TJ Case. 1985. Quantitative genetic models for the coevolution of character displacement. *Ecology* 66, 355-371. (17.TA3)
- Taylor AD. 1990. Metapopulations, dispersal, and predator-prey dynamics: an overview. *Ecology* 71, 429-433. (9.4.2, 9.TA13)
- Taylor HM és mtsai. 1974. Natural selection of life history attributes: an analytical approach. *Theoretical Population Biology* 5, 104-122. (5.3)
- Taylor LR. 1978. Bates, Williams, Hutchinson – a variety of diversities. In: Mound LA & N Waloff (eds). *Diversity of Insect Faunas*. Blackwell, Oxford, 1-18. (18.2)
- Taylor DW & LJ Hickey. (eds). 1996. *Flowering Plant. Origin, Evolution & Phylogeny*. Chapman & Hall, New York. (17.2.5)
- Teal JM. 1962. Energy flow in the salt marsh ecosystem of Georgia. *Ecology* 43, 617-624. (24.4)
- Telfer S és mtsai. 2010. Species interactions in a parasite community drive infection risk in a wildlife population. *Science* 330, 243-246. (11.4.3)
- Temesvári T & T Tél. 2006. Rendezetlenség, komplexitás és káosz: Mindennapos fogalmak a modern statisztikus fizikában. *Magyar Tudomány* 2006/5, 593-597. (7.TA3)
- Temple SA. 1977. Plant-animal mutualism: Coevolution with Dodo leads to near extinction of plant. *Science* 197, 885-886. (27.TA8)
- Terborgh J. 2012. Enemies maintain hyperdiverse tropical forests. *The American Naturalist* 179, 303-314. (22.TA7)
- Terborgh J & S Robinson. 1986. Guilds and their utility in ecology. In: Kikkawa J & DJ Anderson (eds) *Community Ecology: Pattern and Process*. Blackwell Sci., Melbourne etc., 65-90. (Bevezetés III.TA3)
- Teuben A & HA Verhoef. 1992. Direct contribution by soil arthropods to nutrient availability through body and faecal nutrient content. *Biology and Fertility of Soils* 14, 71-75. (14.4.6)
- Thaler JS. 1999. Jasmonate-inducible plant defences cause increased parasitism of herbivores. *Nature* 399, 686-688. (15.TA1)
- Thanos CA. 1994. Aristotle and Theophrastus on plant-animal interactions. In: Arianoutsou M & RH Groves (eds). *Plant-Animal Interactions in Mediterranean-type Ecosystems. Tasks for vegetation science*. Springer Science+Business Media, Dordrecht, 3-14. (10.TA2)
- Thébault E & C Fontaine. 2010. Stability of ecological communities and the architecture of mutualistic and trophic networks. *Science* 329, 853-856. (19.TA6)
- Theimer TC és mtsai. 2011. Terrestrial vertebrates alter seedling composition and richness but not diversity in an Australian tropical rain forest. *Ecology* 92, 1637-1647. (22.TA7)
- Thibaut LM & SR Connolly. 2013. Understanding diversity-stability relationships: towards a unified model of portfolio effects. *Ecology Letters* 16, 140-150. (20.TA4)
- Thibaut LM és mtsai. 2012. Diversity and stability of herbivorous fishes on coral reefs. *Ecology* 93, 891-901. (20.TA4)
- Thienemann A. 1918. *Lebensgemeinschaft und Lebensraum*. *Naturwissenschaftliche Wochenschrift*, N.F. 17, 281-290, és 17, 297-303 ugyanazzal a címmel. (24.TA10)
- Thienemann A. 1939. *Grundzüge einer allgemeinen Ökologie*. *Archiv für Hydrobiologie* 35, 237-285. (Bevezetés III.2)
- Thiéry JM és mtsai. 1995. A model simulating the genesis of banded vegetation patterns in Niger. *Journal of Ecology* 83, 497-507. (8Á)
- Tholt G és mtsai. 2018. Could vectors' fear of predators reduce the spread of plant diseases? *Scientific Reports* 8, 8705. (29.TA4)
- Thomas CD & WE Kunin. 1999. The spatial structure of populations. *Journal of Animal Ecology* 68, 647-657. (8.1.1)
- Thomas JA és mtsai. 2005. Specializations and host associations of social parasites of ants. In: Fellowes MDE és mtsai (eds). *Insect Evolutionary Ecology*. CABI Publishing, Wallingford, 479-518. (15.3.2)
- Thompson JN. 1994. *The Coevolutionary Process*. The Univ. Press of Chicago, Chicago. (15.TA12, 17.1, 17.1.2)
- Thompson JN. 1999a. What we know and do not know about coevolution: insect herbivores and plants as a test case. In: Olff H és mtsai (eds). *Herbivores: between Plants and Predators*. Blackwell Science, Oxford, 7-30. (17.1.1)
- Thompson JN. 1999b. The raw material for coevolution. *Oikos*

- 84, 5-16. (17.1.2)
- Thompson JN. 2005. The Geographic Mosaic of Coevolution. Univ. of Chicago Press, Chicago. (17.1.2, 17.2.5)
- Thompson RM & CR Townsend. 2005. Food-web topology varies with spatial scale in a patchy environment. *Ecology* 86, 1916-1925. (8.TA4)
- Thompson RM és mtsai. 2013. Resource tracking in marine parasites: going with the flow? *Oikos* 122, 1187-1194. (11.TA10)
- Thorington G & L Margulis. 1981. *Hydra viridis*: transfer of metabolites between hydra and symbiotic algae. *Biological Bulletin* 160, 175-188. (13.1.2)
- Thornton B és mtsai. 2000. Reserve formation and recycling of carbon and nitrogen during regrowth of defoliated plants. In: Lemaire G és mtsai (eds). *Grassland Ecophysiology and Grazing Ecology*. CABI Publishing, Wallingford, 85-100. (10.5.1)
- Thorpe H. 1978. The man-land relationship through time. In: Hawkes JG. (ed). *Agriculture and Conservation*, Duckworth, London. (22Á)
- Thrall PH & JJ Burdon. 1997. Host-pathogen dynamics in a metapopulation context: the ecological and evolutionary consequences of being spatial. *Journal of Ecology* 85, 743-753. (11.4.2)
- Tilman D. 1988. Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities. *Monographs in population biology* 26. Princeton Univ. Press, Princeton. (1.4.5)
- Tilman D. 1996. Biodiversity: population versus ecosystem stability. *Ecology* 77, 350-363. (20.TA3)
- Tilman D. 1999a. The ecological consequences of changes in biodiversity: a search for general principles. *Ecology* 80, 1455-1474. (20.TA3, 20.TA4)
- Tilman D. 1999b. Diversity and production in European grasslands. *Science* 286, 1099-1100. (20.TA4)
- Tilman D. 1999c. Diversity by default. *Science* 283, 495-496. (22.5)
- Tilman D. 2013. Functional diversity. In: Levin S (ed). *Encyclopedia of Biodiversity*. Vol. 3. 2nd ed. Elsevier, Inc., Amsterdam, etc. 587-596. (18.TA1)
- Tilman D & S Pacala. 1993. The maintenance of species richness in plant communities. In: Ricklefs RE & D Schluter (eds). *Species Diversity in Ecological Communities. Historical and Geographical Perspectives*. The Univ. of Chicago Press, Chicago & London, 13-25. (20.TA4)
- Tilman D & JA Downing. 1994. Biodiversity and stability in grasslands. *Nature* 367, 363-365. (20.3.1)
- Tilman D & C Lehman. 2002. Biodiversity, composition, and ecosystem processes: theory and concepts. In: Kinzig AP és mtsai (eds). *The Functional Consequences of Biodiversity. Empirical Progress and Theoretical Extensions*. *Monographs in Population Biology*, 33. Princeton Univ. Press, Princeton and Oxford, 9-41. (18Á, 20.TA4)
- Tilman D és mtsai. 1996. Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. *Nature* 379, 718-720. (20Á)
- Tilman D és mtsai. 1997a. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science* 277, 1300-1302. (18.TA1, 20.3.1)
- Tilman D és mtsai. 1997b. Plant diversity and ecosystem productivity: Theoretical considerations. *PNAS* 94, 1857-1861. (14.TA14, 20.3.1)
- Tilman D és mtsai. 1998. Diversity-stability relationships: Statistical inevitability or ecological consequence? *American Naturalist* 152, 277-282. (20.TA4)
- Tilman D és mtsai. 2006. Biodiversity and ecosystem stability in a decade-long grassland experiment. *Nature* 441, 629-632. (20.TA3)
- Tinbergen L. 1960. The natural control of insects in pinewoods. I. Factors influencing the intensity of predation by songbirds. *Archives Néerlandaises de Zoologie* 13, 265-343. (16.TA3)
- Tinbergen JM. 1981. Foraging decisions in starlings (*Sturnus vulgaris* L.). *Ardea* 69, 1-67. (16.4.1)
- Tinbergen N. 1976. *Az ösztönről*. Gondolat Könyvkiadó, Budapest. (10.TA1)
- Toft CA. 1986. Communities of species with parasitic lifestyles. In: Diamond J & TJ Case (eds). *Community Ecology*. Harper & Row, New York, 445-463. (11.4.1)
- Toft CA. 1991. An ecological perspective: the population and community consequences of parasitism. In: Toft CA és mtsai (eds). *Parasite-Host Associations. Coexistence or conflict?* Oxford Univ. Press, Oxford, 319-343. (11.1)
- Tokeshi M. 1990. Niche apportionment or random assortment: species abundance patterns revisited. *Journal of Animal Ecology* 59, 1129-1146. (18.TA2)
- Tokeshi M. 1993. Species abundance patterns and community structure. In: Begon M & AH Fitter (eds). *Advances in Ecological Research* 24. Academic Press, Ltd., London, 111-186. (18.TA2)
- Tokeshi M. 1999. *Species Coexistence. Ecological and Evolutionary Perspectives*. Blackwell Science, Oxford. (18.5, 18.5.2, 18.TA6)
- Torquenaga Y & K Fujii. 1990. Contest and scramble competition in two bruchid species, *Callosobruchus analis* and *C. phaseoli* (Coleoptera: Bruchidae) I. Larval competition curves and interference mechanisms. *Research on Population Ecology* 32, 349-363. (4.2)
- Tóthmérész B. 1997. *Diverzitási rendezések*. Scientia Kiadó, Budapest. (Bevezetés III.TA6, 18.TA3)
- Tóthmérész B. 2011. *Diverzitás és mérése*. Debreceni Egyetemi Kiadó, Debrecen. (Bevezetés III.TA6, 18.3)
- Tovée MJ. 1995. Ultra-violet photoreceptors in the animal kingdom – their distribution and function. *TREE* 10, 455-460. (6.1.2)
- Townsend AR és mtsai. 2007. Controls over foliar N:P ratios in tropical rain forests. *Ecology* 88, 107-118. (14.4.1)
- Townsend CR. 2003. Individual, population, community and ecosystem consequences of a fish invader in New Zealand

- streams. *Conservation Biology* 17, 38-47. (27.TA6)
- Townsend CR & P Calow. 1981. *Physiological Ecology: An Evolutionary Approach*. Blackwell Sci. Publ., London. (16.3, 16.TA5)
- Townsend CR & TA Crowl. 1991. Fragmented population structure in a native New Zealand fish: An effect of introduced brown trout? *Oikos* 61, 347-354. (27.TA6)
- Townsend CR és mtsai. 2000. *Essentials of Ecology*. Blackwell Science, Inc., Oxford. (27.1)
- Török J. 1986. Food segregation in three hole-nesting bird species during the breeding season. *Ardea* 74, 129-136. (12.TA5)
- Török J. 1990. Resource partitioning among three woodpecker species *Dendrocopos* spp. during the breeding season. *Holarctic Ecology* 13, 257-264. (2.2.2)
- Török J. 2002: A szaporodás költsége. In: Barta Z és mtsai. (eds) *Viselkedésökológia*. Osiris Kiadó, Budapest, 125-151. (5.TA3)
- Török J & K Szlávecz 1986. Táplálkozási stratégiák az állatvilágban. In: Csaba Gy. (ed.) *A Biológia Aktuális Problémái* Vol. 34. Medicina Kiadó, Budapest, 193-259. (16.4.2)
- Török J & L Tóth. 1988. Density dependence in reproduction of the collared flycatcher (*Ficedula albicollis*) at high population levels. *Journal of Animal Ecology* 57, 251-258. (4.2.1)
- Török J & L Tóth. 1999. Asymmetric competition between two tit species: a reciprocal removal experiment. *Journal of Animal Ecology* 68, 338-345. (12.3.4, 12.6.1)
- Török J & Á Szentesi. 2002. A természetvédelmi biológia ökológiai alapjai. In: Török K & L Fodor (eds). *Tanulmányok Magyarország és az Európai Unió természetvédelméről*. Vol.2. A természetes életközösségek megóvásának és monitorozásának aktuális problémái, ökológiai alapja, a természetvédelem feladatai. ELTE-SZIE-KÖM, Gödöllő, 13-136. (27Á)
- Török J és mtsai. 2004. Unpredictable food supply modifies costs of reproduction and hampers individual optimization. *Oecologia* 141, 432-443. (5.TA2)
- Török JK és mtsai. 2008. First evidence of bacterial endocytobionts in the lobose testate amoeba *Arvella* (Amoebozoa, Arcellinida). *Protistology* 5, 303-312. (13.1)
- Tracy FB & AD Frank. 1998. Herbivore influence on soil microbial biomass and nitrogen mineralization in a northern grassland ecosystem: Yellowstone National Park. *Oecologia* 114, 556-562. (14.TA8)
- Tregenza T & RK Butlin. 1999. Genetic diversity: do marker genes tell us the whole story? In: Magurran AE & RM May (eds). *Evolution of Biological Diversity*. Oxford Univ. Press, Oxford, 37-55. (18.1.1)
- Treseder KK és mtsai. 1995. Absorption of ant-provided carbon dioxide and nitrogen by a tropical epiphyte. *Nature* 375, 137-139. (13.TA5)
- Trick CG és mtsai. 2010. Iron enrichment stimulates toxic diatom production in high-nitrate, low-chlorophyll areas. *PNAS* 107, 5887-5892. (25.4.5)
- Triantis KA és mtsai. 2012. The island species-area relationship: biology and statistics. *Journal of Biogeography* 39, 215-231. (23Á)
- Triska FJ és mtsai. 1989. Retention and transport of nutrients in a third-order stream in Northwestern California: Hyporheic processes. *Ecology* 70, 1893-1905. (25Á)
- Trivers RL. 1971. The evolution of reciprocal altruism. *Quarterly Review of Biology* 46, 35-57. (13.1, 17.2.4)
- Trojelsgaard K és mtsai. 2013. Island biogeography of mutualistic interaction networks. *Journal of Biogeography* 40, 2020-2031. (23.TA17)
- Tscharntke T és mtsai. 2002. Contribution of small habitat fragments to conservation of insect communities of grassland-cropland landscapes. *Ecological Applications* 12, 354-363. (22.6.1)
- Tsuchida T és mtsai. 2004. Host plant specialization governed by facultative symbiont. *Science* 303, 1989. (10.TA5)
- Tsuda A és mtsai. 2003. A mesoscale iron enrichment in western subarctic Pacific induces a large centric diatom bloom. *Science* 300, 958-961. (25.TA6)
- Tucker GM & ME Heath. 1994. *Birds in Europe: their Conservation Status*. Bird Life International, Cambridge. (27.2.1)
- Tuomi J. 1992. Toward integration of plant defence theories. *TREE* 7, 365-368. (15.TA5)
- Tuomi J és mtsai. 1994. A dilemma of plant defences: Is it really worth killing the herbivore? *Journal of Theoretical Biology* 170, 427-430. (15.TA12)
- Tuomisto H. 2010. A consistent terminology for quantifying species diversity? Yes, it does exist. *Oecologia* 164, 853-860. (18.2, 18.2.1)
- Turchin P és mtsai. 1999. Dynamical role of predators in population cycles of a forest insect: an experimental test. *Science* 285, 1068-1071. (9.4)
- Turchin P és mtsai. 2000. Are lemmings prey or predators? *Nature* 405, 562-565. (9.4)
- Turcotte MM és mtsai. 2012. Adaptive evolution in ecological communities. *PLOS Biology* 10, e1001332. (Bevezetés III.8)
- Turk D és mtsai. 2015. Community metabolism in shallow coral reef and seagrass ecosystems, lower Florida Keys. *Marine Ecology Progress Series* 538, 35-52. (24.TA3)
- Turley NE és mtsai. 2013. Contemporary evolution of plant growth rate following experimental removal of herbivores. *The American Naturalist* 181, S21-S34. (8.3)
- Turner GF. 1999. Explosive speciation of African cichlid fishes. In: Magurran AE & RM May (eds). *Evolution of Biological Diversity*. Oxford Univ. Press, Oxford, 113-129. (17.2)
- Turner JRG. 1977. Butterfly mimicry: the genetical evolution of an adaptation. *Evolutionary Biology* 10, 163-206. (17.TA1)
- Turner JRG. 2004. Explaining the global biodiversity gradient: energy, area, history and natural selection. *Basic and Applied Ecology* 5, 435-443. (18Á)
- Turner MG és mtsai. 2001. *Landscape Ecology in Theory and Practice: Pattern and Process*. Springer Science +Business

- media, New York. (22.TA4)
- Udvardy M. 1983. Dinamikus állatföldrajz. Tankönyvkiadó Váll., Budapest. (26.2.1)
- Uematsu K és mtsai. 2007. Altruistic defenders in a Japanese gall-forming aphid, *Quadartus yoshinomiyai* (Homoptera: Aphididae: Hormaphidinae). Sociobiology 50, 1-14. (5K)
- Ulanowicz RE. 1986. Growth and Development: Ecosystems Phenomenology. Springer, New York. (24.TA6)
- Ulrich W. 2004. Species co-occurrences and neutral models: reassessing J. M. Diamond's assembly rules. Oikos 107, 603-609. (21.TA1)
- Ulrich W & NJ Gotelli. 2010. Null model analysis of species associations using abundance data. Ecology 91, 3384-3397. (21.TA2)
- Underwood T. 1986. The analysis of competition by field experiments. In: Kikkawa J & DJ Anderson (eds) Community Ecology: Pattern and Process. Blackwell Scientific, Melbourne etc., 240-268. (12.6.1)
- United Nations, Dept. for Policy Coordination and Sustainable Development (Author). 1997. Critical Trends: Global Change & Sustainable Development. Commission on Sustainable Development, 5th session, pp 76. (28.3.4)
- Utida S. 1957. Cyclic fluctuation of population density intrinsic to the host-parasite system. Ecology 38, 442-449. (9.4.1, 20.TA6)
- Valcu M és mtsai. 2014. Global gradients of avian longevity support the classic evolutionary theory of ageing. Ecography 37, 930-938. (5.2.6)
- Valentine JW. 1976. Genetic strategies of adaptation. In: Ayala FJ (ed). Molecular Evolution. Sinauer, Sunderland, 78-94. (8.1.1, 8.TA1)
- Valdovinos FS és mtsai. 2010. Consequences of adaptive behaviour for the structure and dynamics of food webs. Ecology Letters 13, 1546-1559. (19.6)
- Vallin A és mtsai. 2006. Crypsis versus intimidation – anti-predation defence in three closely related butterflies. Behavioral Ecology and Sociobiology 59, 455-459. (15.3.3)
- Vamosi SM és mtsai. 2009. Emerging patterns in the comparative analysis of phylogenetic community structure. Molecular Ecology 18, 572-592. (21.TA1)
- van Alstyne KL. 2008. Ecological and physiological roles of dimethylsulfonio-propionate and its products in marine macroalgae. In: Amsler CD. (ed). Algal Chemical Ecology. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg. 173-194. (25.4.3)
- van Beest FM és mtsai. 2010. Forage quantity, quality and depletion as scale-dependent mechanisms driving habitat selection of a large browsing herbivore. Journal of Animal Ecology 79, 910-922. (10.TA9)
- van Beneden PJ. 1873. Un mot sur la vie sociale des animaux inférieurs. Bulletin de l'Académie Royale de Belgique 2, 779-796. (13.1)
- van Damme R. 1999. Evolution of herbivory in lacertid lizards: effects of insularity and body size. Journal of Herpetology 33, 663-687. (10.TA6)
- van der Krift TAJ és mtsai. 2002. The effect of living plants on root decomposition of four grass species. Oikos 96, 36-45. (14.TA13)
- van der Werf GR és mtsai. 2008a. Climate controls on the variability of fires in the tropics and subtropics. Global Biogeochemical Cycles 22, G-3028. (22.TA2)
- van der Werf GR és mtsai. 2008b. Climate regulation of fire emissions and deforestation in equatorial Asia. PNAS 105, 20350-20355. (27.TA3)
- Vandermeer J és mtsai. 2004. Multiple basins of attraction in a tropical forest: evidence for nonequilibrium community structure. Ecology 85, 575-579. (7.3.2)
- van der Putten WH és mtsai. 1993. Plant-specific, soil-borne diseases contribute to succession in foredune vegetation. Nature 362, 53-56. (11.TA10)
- Vander Wall SB. 1990. Food hoarding in animals. Chicago Univ. Press. Chicago, IL, USA. (16.TA9)
- Vander Wall SB. 2001. The evolutionary ecology of nut dispersal. The Botanical Review 67, 74-117. (6.TA3)
- Vander Zanden MJ & Y Vadeboncoeur. 2002. Fishes as integrators of benthic and pelagic food webs in lakes. Ecology 83, 2152-2161. (19.5)
- van der Wal R és mtsai. 2000. On facilitation between herbivores: how brent geese profit from brown hares. Ecology 81, 969-980. (10.TA6)
- van Donk E és mtsai. 1999. Consumer-induced changes in phytoplankton: inducibility, costs, benefits, and the impact on grazers. In: Tollrian R & CD Harvell (eds). Ecology and Evolution of Inducible Defenses. Princeton Univ. Press, Princeton, 89-103. (15.TA10)
- van Engeland T és mtsai. 2013. Dissolved organic matter uptake in a temperate seagrass ecosystem. Marine Ecology Progress Series 478, 87-100. (24.TA9)
- Van Gils JA és mtsai. 2007. Avian herbivory: an experiment, a field test, and an allometric comparison with mammals. Ecology 88, 2926-2935. (10.TA6)
- Van Ginneken VJT. 2006. Simulated migration of European eel (*Anguilla anguilla*, Linnaeus 1758). PhD Thesis, Wageningen Univ., The Netherlands. (6Á)
- van Hengstum T és mtsai. 2014. Impact of plant invasions on local arthropod communities: a meta-analysis. Journal of Ecology 102, 4-11. (22.7.2)
- van Langevelde F és mtsai. 2003. Effects of fire and herbivory on the stability of forest ecosystems. Ecology 84, 337-350. (21.5)
- van Mooy BAS és mtsai. 2015. Major role of planktonic phosphate reduction in the marine phosphorus redox cycle. Science 348, 783-785. (25.TA4)
- Vanni MJ. 2002. Nutrient cycling by animals in freshwater ecosystems. Annual Review of Ecology and Systematics 33, 341-370. (25.6)
- van Noordwijk AJG de Jong. 1986. Acquisition and allocation of resources: their influence on variation in life history tactics.

- The American Naturalist 128, 137-142. (5.4)
- van Noort S & SG Compton. 1996. Convergent evolution of agaonine and sycoecine (Agaonidae, Chalcidoidea) head shape in response to the constraints of host fig morphology. *Journal of Biogeography* 23, 415-424. (13/46. kép)
- van Straalen NM. 1988. Production and biomass turnover in 2 populations of forest floor Collembola. *Netherlands Journal of Zoology* 39, 156-168. (14.4.6, 23.7)
- Vantaux A és mtsai. 2015. The cost of ant attendance and melezitose secretion in the black bean aphid *Aphis fabae*. *Ecological Entomology* 40, 511-517. (13.2.3)
- van't Hof AE és mtsai. 2016. The industrial melanism mutation in British peppered moths is a transposable element. *Nature* 534, 102-105. (15.TA3)
- van Veen FJF. 2015. Plant-modified trophic interactions. *Current Opinion in Insect Science* 8, 29-33. (Bevezetés III.5)
- Van Valkenburgh B & CM Janis. 1993. Historical diversity patterns in North American large herbivores and carnivores. In: Ricklefs RE & D Schluter. (eds). *Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives*. Chicago Univ. Press, Chicago, 330-340. (26.Á)
- van Vuren D. 1998. Mammalian dispersal and reserve design. In: Caro T. ed. *Behavioral Ecology and Conservation Biology*. Oxford Univ. Press, New York, Oxford, 369-393. (6.Á)
- van Zandt PA & S Mopper. 1998. A meta-analysis of adaptive deme formation in phytophagous insect populations. *American Naturalist* 152, 595-604. (10.4.1)
- Varga Z. 2018. Állatvilág. In: Kocsis K. (főszerk.). *Magyarország Nemzeti Atlasza – Természeti környezet*. Budapest, MTA CSFK Földrajztudományi Intézet, 42-57. (26.TA3)
- Varga Z és mtsai. 2021. Zootaxonómia. Az állatvilág sokfélesége. Pars Szoftverház Kft., Nagykovácsi. (26.1, 26.2.1)
- Varley GC és mtsai. 1973. *Insect Population Ecology*. Blackwell Scientific Publ., Oxford. (4.4)
- Vasseur DA & JW Fox. 2009. Phase-locking and environmental fluctuations generate synchrony in a predator-prey community. *Nature* 460, 1007-1011. (6.TA5)
- Vaurie C. 1951. Adaptive differences between two sympatric species of nuthatches (*Sitta*). *Proceedings of the International Ornithological Congress* 19, 163-166. (12.TA3)
- Veldhuis MP és mtsai. 2018. Spatial redistribution of nutrients by large herbivores and dung beetles in a savanna ecosystem. *Journal of Ecology* 106, 422-433. (10.TA6)
- Vellend M. 2010. Conceptual synthesis in community ecology. *The Quarterly Review of Biology* 85, 183-206. (Bevezetés III.1)
- Venail P és mtsai. 2015. Species richness, but not phylogenetic diversity, influences community biomass production and temporal stability in a re-examination of 16 grassland biodiversity studies. *Functional Ecology* 29, 615-626. (20.3.1)
- Veracx A & D Raoult. 2012. Biology and genetics of human head and body lice. *Trends in Parasitology* 28, 563-571. (11.3.2)
- Verheyden-Tixier H & P Duncan. 2000. Selection for small amounts of hydrolysable tannins by a concentrate-selecting mammalian herbivore. *Journal of Chemical Ecology* 26(2), 351-358. (10.TA6)
- Verhulst PF. 1838. Notice sur la loi que la population suit dans son accroissement. *Correspondance Mathématique et Physique* 10, 113-21. (9.TA11)
- Vermaat JE és mtsai. 2009. Major dimensions in food-web structure properties. *Ecology* 90, 278-282. (19.TA3)
- Vermeij GJ. 1994. The evolutionary interaction among species: selection, escalation, and coevolution. *Annual Review of Ecology and Systematics* 25, 219-236. (17.2.2)
- Vernadsky VI. 1926. *The Biosphere*. Scientific Chemicotechnical Publishing, Leningrad. (Angol fordítás.) (25.1)
- Verschoor AM és mtsai. 2004. Inducible defences prevent strong population fluctuations in bi- and tritrophic food chains. *Ecology Letters* 7, 1143-1148. (15.TA1)
- Violle C és mtsai. 2011. Phylogenetic limiting similarity and competitive exclusion. *Ecology Letters* 14, 782-787. (Bevezetés III.8)
- Viswanathan GM és mtsai. 1999. Optimizing the success of random searches. *Nature* 401, 911-914. (16.TA10)
- Vitousek PM. 1985. Community turnover and ecosystem nutrient dynamics. In: Pickett STA & PS White. (eds). *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. Academic Press, Inc., New York, 325-334. (25.4.2)
- Vitousek PM & RL Sanford Jr. 1986. Nutrient cycling in moist tropical forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17, 137-167. (24.5, 25.Á)
- Vizentin-Bugoni J és mtsai. 2018. Plant-pollinator networks in the tropics: A review. In: Dáttilo W & V Rico-Gray (eds). *Ecological Networks in the Tropics: An Integrative Overview of Species Interactions from Some of the Most Species-rich Habitats on Earth*. Springer International Publishing, Cham, 73-91. (8.5.2)
- Vogel G. 2006. Tackling neglected diseases could offer more bang for the buck. *Science* 311, 592-593. (11.Á)
- Vogel S. 1954. *Blütenbiologische Typen als Elemente der Sippengliederung*. Fischer Verlag, Jena. (13.TA8)
- Volterra V. 1926. Variations and fluctuations of the numbers of individuals in animal species living together. Újra nyomva. In: Chapman RN. 1931. *Animal Ecology*. McGraw-Hill, New York. (7.TA2, 8.1.2)
- von Bertalanffy L. 1932. *Theoretische Biologie*. Springer, Berlin. (7.3.2)
- von Bertalanffy L. 1957. Quantitative laws in metabolism and growth. *Quarterly Reviews of Biology* 32, 217-231. (5.TA13)
- von Linné C. 1735. *Systema Naturae*. Leiden (7.TA1)
- von Linné C. 1758. *Systema naturæ per regna tria naturæ, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*. Tomus I. Editio decima, reformata. – pp. [1-4], 1-824. Holmiæ. (Salvus),

- Stockholm. (26.1)
- von Seth J és mtsai. 2021. Genomic insights into the conservation status of the world's last remaining Sumatran rhinoceros populations. *Nature Communications* 12, 2393. (27.2.2)
- Vorobyev M & D Osorio. 1998. Receptor noise as a determinant of colour thresholds. *Proceedings of the Royal Society London B* 265, 351-358. (15.TA3)
- Vorobyev M és mtsai. 1998. Tetrachromacy, oil droplets and bird plumage colours. *Journal of Comparative Physiology A* 183, 621-633. (15.TA3)
- Voss M & JP Montoya. 2009. Oceans apart. *Nature* 461, 49-50. (25.TA3)
- Vörös J és mtsai. 2018. *Batrachochytrium dendrobatidis* in Hungary: an overview of recent and historical occurrence. *Acta Herpetologica* 13, 125-140. (11.5)
- Vucetich JA és mtsai. 2002. The effect of prey and predator densities on wolf predation. *Ecology* 83, 3003-3013. (9.TA3)
- Waage JK 1979. Foraging for patchily-distributed hosts by the parasitoid, *Nemeritis canescens* (Grav.). *J Animal Ecology* 48, 353-371. (16.4.2)
- Wäckers FL és mtsai. 2001. The effect of herbivory on temporal and spatial dynamics of foliar nectar production in cotton and castor. *Annals of Botany* 87, 365-370. (10.5.1)
- Waddington KD & B Heinrich. 1981. Patterns of movement and floral choice by foraging bees. In: Kamil AC & TD Sargent (eds). *Foraging Behavior*. Garland STPM Press, New York. 215-230. (16.4.3)
- Wagner SM és mtsai. 2015. Facultative endosymbionts mediate dietary breadth in a polyphagous herbivore. *Functional Ecology* 29, 1402-1410. (10.TA5)
- Waide RB és mtsai. 1999. The relationship between productivity and species richness. *Annual Review of Ecology and Systematics* 30, 257-300. (26.2.2)
- Waldbauer GP & S Friedman. 1991. Self-selection of optimal diets by insects. *Annual Review of Entomology* 36, 43-64. (10.TA6)
- Waldie PA és mtsai. 2011. Long-term effects of the cleaner fish *Labroides dimidiatus* on coral reef fish communities. *PloS ONE* 6, e21201. (13.TA11)
- Walker BH. 1992. Biodiversity and ecological redundancy. *Conservation Biology* 6, 18-23. (20.3.1, 20.3.3)
- Wallace AR. 1876. *The geographic distribution of animals*. 2 vols. Harper, New York. Reprinted in 1962 by Hafner, New York and London. (18.1)
- Wallace JB és mtsai. 1997. Multiple trophic levels of a forest stream linked to terrestrial litter inputs. *Science* 277, 102-104. (19.TA5)
- WallisDeVries MF és mtsai. 1999. The importance of scale of patchiness for selectivity in grazing herbivores. *Oecologia* 121, 355-363. (10.TA6)
- Waloff N. 1968. Studies on the insect fauna on Scotch broom *Sarothamnus scoparius* (L.) Wimmer. *Advances in Ecological Research* 5, 87-208. (Bevezetés III.TA6)
- Walter GH. 2008. Individuals, populations and the balance of nature: the question of persistence in ecology. *Biology and Philosophy* 23, 417-438. (7.2.3)
- Walther G-T és mtsai. 2002. Ecological responses to recent climate change. *Nature* 416, 389-395. (25A)
- Wang RJ és mtsai. 2021. Human generation times across the past 250,000 years. bioRxiv, preprint, <https://www.biorxiv.org/content/10.1101/2021.09.07.459333v1> (3.4.4)
- Ward BB és mtsai. 2009. Denitrification as the dominant nitrogen loss process in the Arabian Sea. *Nature* 461, 78-82. (25.TA3)
- Ward D. 1993. Foraging theory, like all other fields of science, needs multiple working hypotheses. *Oikos* 67, 376-378. (16.4.1)
- Ward SA & IWB Thornton. 2000. Chance and determinism in the development of isolated communities. *Global Ecology and Biogeography* 9, 7-18. (23.TA18)
- Wardle DA és mtsai. 1998. An ecosystem-level perspective of allelopathy. *Biological Review of the Cambridge Philosophical Society* 73, 305-319. (Bevezetés III.5, 21.TA4)
- Wardle DA és mtsai. 2000. Stability of ecosystem properties in response to above-ground functional group richness and composition. *Oikos* 89, 11-23. (20.3.1)
- Wardle DA és mtsai. 2004. Ecological linkages between aboveground and belowground biota. *Science* 304, 1629-1633. (Bevezetés III.TA5, 18.5)
- Wardwell DA és mtsai. 2008. A test of the cross-scale resilience model: functional richness in Mediterranean-climate ecosystems. *Ecological Complexity* 5, 165-182. (20.TA6)
- Waring RH & WH Schlesinger. 1985. *Forest Ecosystems. Concepts and Management*. Academic Press, Orlando. (14.3.1, 14.6.2)
- Warner RR & PL Chesson. 1985. Coexistence mediated by recruitment fluctuations: a field guide to storage effect. *The American Naturalist* 125, 769-789. (22.TA1)
- Warren RJ és mtsai. 2014. Competition as a mechanism structuring mutualisms. *Journal of Ecology* 102, 486-495. (13.3)
- Warwick RM és mtsai. 2008. k -Dominance curves. In: Jørgensen SE (ed.). *Encyclopedia of Ecology*. Elsevier, Amsterdam, etc. 2055-2057. (18A)
- Waser NM. 1978. Competition for hummingbird pollination and sequential flowering in 2 Colorado wildflowers. *Ecology* 59, 934-944. (13.TA7)
- Waser NM & MV Price 1983. Optimal and actual outcrossing in plants, and the nature of plant-pollinator interaction. In: Jones CE & RJ Little (eds). *Handbook of Experimental Pollination Biology*. Nostrand Reinhold, New York, 341-359. (13.1.4)
- Waser NM és mtsai. 1996. Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology* 77, 1043-1060. (13. TA6, 13.TA8)
- Waser PM & C Strobeck. 1998. Genetic signatures of interpopulation dispersal. *TREE* 13, 43-45. (6.TA2)
- Wasmund K és mtsai. 2017. The life sulfuric: microbial ecology of sulfur cycling in marine sediments. *Environmental*

- Microbiology Reports 9, 323-344. (25.TA5)
- Wasserthal LT. 1997. The pollinators of the Malagasy star orchids *Angraecum sesquipedale*, *A. sororium* and *A. compactum* and the evolution of extremely long spurs by pollinator shift. *Botanica Acta* 110, 343-359. (13.1, 17Á)
- Watkins-Brandt KS és mtsai. 2011. Addition of inorganic or organic phosphorus enhances nitrogen and carbon fixation in the oligotrophic North Pacific. *Marine Ecology Progress Series* 432, 17-29. (25.TA4)
- Watson DM & J Rawsthorne. 2013. Mistletoe specialist frugivores: latterday 'Johnny Appleseeds' or self-serving market gardeners? *Oecologia* 172, 925-932. (13.TA9)
- Watson GE. 1964. Ecology and evolution of passerine birds on the islands of the Aegean Sea. PhD Thesis, Yale Univ. (23.TA4)
- Watson HC. 1835. Remarks on the geographical distribution of British plants. Longman, London. (23.1)
- Watt AS. 1947. Pattern and process in the plant community. *Journal of Ecology* 35, 1-22. (8.1.4)
- Watts C & D Thornburrow. 2009. Where have all the weta gone? Results after two decades of transferring a threatened New Zealand giant weta, *Deinacrida maboenui*. *Journal of Insect Conservation* 13, 287-295. (27.TA4)
- Watts DJ & SH Strogatz. 1998. Collective dynamics of „small-world” networks. *Nature* 393, 440-442. (19.TA3)
- Watts JG és mtsai. 1982. Rangeland entomology. *Annual Review of Entomology* 27, 283-311. (10.4)
- Wauters LA és mtsai. 2019. Interspecific competition affects the expression of personality-traits in natural populations. *Scientific Reports* 9, 11189. (12.TA6)
- Weaver PL. 1986. Hurricane damage and recovery in the montane forests of the Luquillo Mountains of Puerto Rico. *Caribbean Journal of Sciences* 22, 53-70. (18.1.2)
- Webb CO és mtsai. 2002. Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33, 475-505. (21.TA1)
- Weber DC & DN Ferro. 1994. Movement of overwintered Colorado potato beetles in the field. *Journal of Agricultural Entomology* 11, 17-28. (6.2.2)
- Weber TS & C Deutsch. 2010. Ocean nutrient ratios governed by plankton biogeography. *Nature* 467, 550-554. (24.TA12)
- Webster MM és mtsai. 2009. Individual boldness affects interspecific interactions in sticklebacks. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 63, 511-520. (12.TA6)
- Weckstein JD. 2004. Biogeography explains cophylogenetic patterns in toucan chewing lice. *Systematic Biology* 53, 154-164. (17.2.3)
- Wedin DA & D Tilman. 1996. Influence of nitrogen loading and species composition on the carbon balance of grasslands. *Science* 274, 1720-1723. (25.4.2)
- Wehner R & M Müller. 2006. The significance of direct sunlight and polarized skylight in the ant's celestial system of navigation. *PNAS* 103, 12575-12579. (6.1.2)
- Wei S-G és mtsai. 2014. Which models are appropriate for six subtropical forests: species-area and species-abundance models. *PloS ONE* 9, e95890. (23.TA4)
- Weiblen GD & GL Bush. 2002. Speciation in fig pollinators. *Molecular Ecology* 11, 1573-1578. (17Á)
- Weiher E. 2011. A primer of trait or functional diversity. In: Magurran AE & BJ McGill (eds). *Biological Diversity. Frontiers in Measurement and Assessment*. Oxford Univ. Press, Oxford, Chap. 13., 175-193. (18.TA1)
- Weiher E & PA Keddy. 1995. The assembly of experimental wetland plant communities. *Oikos* 73, 323-335. (21.1.1)
- Weiher E és mtsai. 2011. Advances, challenges and a developing synthesis of ecological community assembly theory. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 366, 2403-2413. (21.1.1)
- Weil RR & NC Brady. 2017. *The Nature and Properties of Soil*. Pearson, Harlow. (14.TA3)
- Weinig C és mtsai. 2003. Evolutionary genetics of resistance and tolerance to natural herbivory in *Arabidopsis thaliana*. *Evolution* 57, 1270-1280. (15.TA2)
- Weldon SR és mtsai. 2013. Phage loss and the breakdown of a defensive symbiosis in aphids. *Proceedings of the Royal Society B* 280, 20122103. (15.3.3)
- Weller DE. 1987. A reevaluation of the -3/2 power rule of plant self-thinning. *Ecological Monographs* 57, 23-43. (4.TA5)
- Werner EE & DJ Hall. 1974. Optimal foraging and size selection of prey by the bluegill sunfish (*Lepomis macrochirus*). *Ecology* 55, 1042-1052. (16.4.1)
- Werner EE és mtsai. 1983. An experimental test of the effects of predation risk on habitat use in fish. *Ecology* 64, 1540-1548. (16.TA6)
- Wesolowska W & T Wesolowski. 2014. Do *Leucochloridium* sporocysts manipulate the behaviour of their snail hosts? *Journal of Zoology* 292, 151-155. (11.TA3)
- West-Eberhard MJ. 2005. Developmental plasticity and the origin of species differences. *PNAS* 102, 6543-6549. (17.1)
- Wetterer JK. 1989. Central place foraging theory: when load size affects travel time. *Theoretical Population Biology* 36, 267-280. (16.TA11)
- Wheat CW és mtsai. 2007. The genetic basis of a plant-insect coevolutionary key innovation. *PNAS* 104, 20427-20431. (17.TA2)
- Whicker AD & JK Detling. 1988. Modification of vegetation structure and ecosystem processes by North American grassland mammals. In: Werger MJA és mtsai (eds). *Plant Form and Vegetation Structure: Adaptation, Plasticity and Relation to Herbivory*. S.P.B. Academic Publishing b.v., The Hague, 301-316. (10.6.1)
- White EP és mtsai. 2007. Relationships between body size and abundance in ecology. *TREE* 22, 323-330. (1.2.1, Bevezetés III.TA2)
- White PS & STA Pickett. 1985. Natural disturbance and patch dynamics: An introduction. In: Pickett STA & PS White (eds). *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. Academic Press, Inc., Orlando, etc.,

- 3-13. (22.1)
- White TCR. 2001. Opposing paradigms: regulation or limitation of populations? *Oikos* 93, 148-152. (4.TA2)
- White TCR. 2004. Limitation of populations by weather-driven changes in food: a challenge to density-dependent regulation. *Oikos* 105, 664-666. (4.TA2)
- White TCR. 2008. The role of food, weather and climate in limiting the abundance of animals. *Biological Reviews* 83, 227-248. (4.TA2)
- Whitham TG és mtsai. 2006. A framework for community and ecosystem genetics: from genes to ecosystems. *Nature Reviews Genetics* 7, 510-523. (14.Á)
- Whitham TG és mtsai. 2008. Extending genomics to natural communities and ecosystems. *Science* 320, 492-495. (10.5.2, Bevezetés III.8)
- Whittaker RH. 1960. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs* 30, 279-338. (18.TA4)
- Whittaker RH. 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* 21, 213-251. (18.2.1, 18.TA4)
- Whittaker RH. 1977. Evolution of species diversity in land communities. In: M. K. Hecht WC (eds). *Evolutionary Biology* 10, 1-67. (17.2)
- Whittaker RH & GM Woodwell. 1968. Dimension and production relations of trees and shrubs in the Brookhaven Forest, New York. *Journal of Ecology* 56, 1-25. (24.Á)
- Whittaker RH & GM Woodwell. 1969. Structure production and diversity of the oak-pine forest at Brookhaven, New York. *Journal of Ecology* 57, 157-176. (24.Á)
- Whittaker RH & PP Feeny. 1971. Allelochemicals: Chemical interactions between species. *Science* 171, 757-770. (15.2)
- Whittaker RJ. 1992. Ecological aspects of plant colonisation of the Krakatau Islands. *GeoJournal* 28, 201-211. (23.TA12)
- Whittaker RJ. 1998. *Island Biogeography. Ecology, Evolution, and Conservation.* Oxford Univ. Press, Oxford, etc. (23.1)
- Whittaker RJ & M Fernández-Palacios. 2007. *Island Biogeography: Ecology, Evolution, and Conservation.* Oxford, New York, Oxford Univ. Press Inc. (23.1, 23.2.4, 23.TA12, 22.Á)
- Whittall JB & SA Hodges. 2007. Pollinator shifts drive increasingly long nectar spurs in columbine flowers. *Nature* 447, 706-710. (17.TA1)
- Wiebe WJ. 1988. Coral reef energetics. In: Pomeroy LR & JJ Alberts. (eds). *Concepts of Ecosystem Ecology. A Comparative View.* Springer-Verlag, New York, 231-246. (24.4.2)
- Wiens D. 1978. Mimicry in Plants. In: Hecht MK és mtsai (eds). *Evolutionary Biology* 11, 365-404. (15.3.2)
- Wiens JA. 1984. On understanding a non-equilibrium world: myth and reality in community patterns and processes. In: Strong DR és mtsai (eds). *Ecological Communities. Conceptual Issues and the Evidence.* Princeton Univ. Press, Princeton, 439-457. (7.3.2, 7.4.1, 7.4.2)
- Wiens JA. 1986. Spatial scale and temporal variation in studies of shrubsteppe birds. In: Diamond J & TJ Case (eds). *Community Ecology.* Harper & Row, Publ., New York, 154-172. (8.2)
- Wiens JA. 1989. Spatial scaling in ecology. *Functional Ecology* 3, 385-397. (8.6)
- Wiens JA. 1990. On the use of grain and grain size in ecology. *Functional Ecology* 4, 720. (8.TA1)
- Wiens JA. 1992. *The Ecology of Bird Communities. Vol 1. Foundations and Patterns.* Cambridge Univ. Press, Cambridge. (12.6.1, 18.TA5)
- Wiens JA. 2001. The landscape context of dispersal. In: Clobert J és mtsai (eds). *Dispersal.* Oxford Univ. Press, Oxford, 96-109. (6.4)
- Wiens JA és mtsai. 1986. Overview: The importance of spatial and temporal scale in ecological investigations. In: Diamond J & TJ Case (eds). *Community Ecology.* Harper & Row, Publ., New York, 145-153. (8.2)
- Wiens JJ. & MJ Donoghue. 2004. Historical biogeography, ecology and species richness. *TREE* 19, 639-644. (26.2.3)
- Wiesenfeld SL. 1967. Sickle-cell trait in human biological and cultural evolution. *Science* 157, 1134-1140. (11.TA11)
- Wiggins NL és mtsai. 2006. Spatial scale of the patchiness of plant poisons: a critical influence on foraging efficiency. *Ecology* 87, 2236-2243. (10.TA6)
- Wikelski M. & S Cooke. 2006. Conservation physiology. *TREE* 21, 38-46. (27.TA10)
- Wikelski M és mtsai. 2003. Costs of migration in free-flying songbirds. *Nature* 423, 704. (6.4)
- Wikelski M és mtsai. 2003. Slow pace of life in tropical sedentary birds: a common-garden experiment on four stonechat populations from different latitudes. *Proceedings: Biological Sciences* 270, 2383-2388. (5.TA20)
- Wikelski M és mtsai. 2006. Simple rules guide dragonfly migration. *Biology Letters* 2, 325-329. (6.TA2)
- Wiklund C. 1975. The evolutionary relationship between adult oviposition preference and larval host plant range in *Papilio machaon* L. *Oecologia* 18, 185-197. (10.TA3)
- Wiklund C. 1981. Generalist vs. specialist oviposition behaviour in *Papilio machaon* (Lepidoptera) and functional aspects on the hierarchy of oviposition preferences. *Oikos* 36, 163-170. (10.TA3)
- Wiklund C és mtsai. 2018. Local monophagy and between-site diversity in host use in the European swallowtail butterfly, *Papilio machaon*. *Biological Journal of the Linnean Society* 123, 179-190. (10.TA3)
- Wikström N és mtsai. 2001. Evolution of the angiosperms: calibrating the family tree. *Proceeding of the Royal Society London B* 268, 2211-2220. (17.TA2)
- Williams KS & C Simon. 1995. The ecology, behavior, and evolution of periodical cicadas. *Annual Review of Entomology* 40, 269-295. (3.TA2)
- Williams PH és mtsai. 1997. Mapping biodiversity value worldwide: combining higher-taxon richness from different groups. *Proceedings of the Royal Society of London B* 264,

- 141-148. (26.2.2)
- Williams PJ le B és mtsai. 2013. The oligotrophic ocean is autotrophic. *Annual Review of Marine Science* 5, 535-549. (24.2)
- Williams RJ & ND Martinez. 2000. Simple rules yield complex foodwebs. *Nature* 404, 180-183. (19.TA4)
- Williams RJ és mtsai. 2002. Two degrees of separation in complex food webs. *PNAS* 99, 12913-12916. (19.TA1)
- Williams RT. 1974. Inter-species variations in the metabolism of xenobiotics. *Biochemical Society Transactions* 2, 359-377. (10Á)
- Williamson GB. 1982. Plant mimicry: evolutionary constraints. *Biological Journal of the Linnean Society* 18, 49-58. (15.3.2)
- Williams GC. 1966. *Adaptation and Natural Selection. A critique of some current evolutionary thought.* Princeton Univ. Press, Princeton. (5.3, 5.4)
- Williamson MH. 1988. Relationship of species number to area, distance and other variables. In: Myers AA & PS Giller (eds). *Analytical Biogeography. An Integrated Approach to the Study of Animal and Plant Distributions.* Chapman & Hall, London, 91-115. (23.TA14)
- Williamson M. 1996. *Biological invasions.* Chapman & Hall, London, etc. (22.7)
- Willig MR és mtsai. 2003. Latitudinal gradients of biodiversity: pattern, process, scale, and synthesis. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 34, 273-309. (18.1.2, 18.2.1)
- Willis KJ & JC McElwain. 2002. *The Evolution of Plants.* Oxford Univ. Press, Oxford. (17.2.5)
- Willis KJ & RJ Whittaker. 2002. Species diversity - scale matters. *Science* 295, 1245-1248. (8.2, 8.3)
- Wilsey BJ & C Potvin. 2000. Biodiversity and ecosystem functioning: importance of species evenness in an old field. *Ecology* 81, 887-892. (20.TA4)
- Wilson AJ & DH Nussey. 2010. What is individual quality? An evolutionary perspective. *TREE* 25, 207-214. (5.TA8)
- Wilson EO. 1975. *Sociobiology: The New Synthesis.* Belknap Press, Cambridge, Ma. (13.1)
- Wilson EO (ed). 1988. *Biodiversity.* National Academy Press, Washington, DC. (18.1)
- Wilson EO. 2010. Island biogeography in the 1960s. Theory and experiment. In: Losos JB & RE Ricklefs (eds). *The Theory of Island Biogeography Revisited.* Princeton Univ. Press, Princeton. 1-12. (23Á)
- Wilson JB. 1989. A null model of guild proportionality, applied to stratification of a New Zealand temperate rain forest. *Oecologia* 80, 263-267. (21.TA5)
- Wilson JB. 1994. The „intermediate disturbance hypothesis” of species coexistence is based on patch dynamics. *New Zealand Journal of Ecology* 18, 176-181. (22.5)
- Wilson JB. 1999. Assembly rules in plant communities. In: Weiher E & P Keddy (eds). *Ecological Assembly Rules. Perspectives, Advances, and Retreats.* Cambridge Univ. Press, Cambridge, 130-164. (21.1.1)
- Wilson JB. 2003. The deductive method in community ecology. *Oikos* 101, 216-218. (Bevezetés III.1)
- Wilson JB és mtsai. 1995. An assembly rule in the ground and herbaceous strata of a New Zealand rain forest. *Functional Ecology* 9, 61-64. (21.TA5)
- Wilson K. 1988. The evolution of oviposition behaviour in the bruchid *Callosobruchus maculatus*. Doctoral thesis. Univ. of Sheffield. 1-320. (5.TA6)
- Winemiller KO & CA Layman. 2005. Food web science: moving on the path from abstraction to prediction. In: de Ruiter PC és mtsai (eds). *Dynamic Food Webs. Multispecies Assemblages, Ecosystem Development and Environmental Change.* Academic Press-Elsevier, Amsterdam etc., 10-23. (19.3.1)
- Winemiller KO és mtsai. 2001. Food web laws or niche theory? Six independent empirical tests. *The American Naturalist* 158, 193-199. (18.4.1)
- Wink M & L Witte. 1985. Quinolizidine alkaloids as nitrogen source for lupin seedlings and cell cultures. *Zeitschrift für Naturforschung* 40, 767-775. (10.2.3)
- Winkler IS és mtsai. 2009. Repeated climate-linked host shifts have promoted diversification in a temperate clade of leaf-mining flies. *PNAS* 106, 18103-18108. (17.1.1)
- Wise MJ & JB Hébert. 2010. Herbivores affect natural selection for floral-sex ratio in a field population of horsenettle, *Solanum carolinense*. *Ecology* 91, 937-943. (10.4)
- Witman JD és mtsai. 2008. The relation between productivity and species diversity in temperate-arctic marine ecosystems. *Ecology* 89, S66-S80. (20.TA4, 20.TA6)
- Witmer MC & AS Cheke. 1991. The dodo and the tambalacoque tree: an obligate mutualism reconsidered. *Oikos* 61, 133-137. (27.TA8)
- Woiwod IP és mtsai. 2001. Introduction and Overview. In: Woiwod IP és mtsai (eds). *Insect Movement. Mechanisms and Consequences.* CABI Publishing, Wallingford. 1-18. (6.1)
- Wolda H. 1978. Fluctuations in abundance of tropical insects. *The American Naturalist* 112, 1017-1045. (20.2)
- Wolda H. 1983. „Long-term” stability of tropical insect populations. *Researches on Population Ecology* 25, 112-126. (20.2)
- Wolfe GW és mtsai. 1997. Grazing-activated chemical defence in an unicellular marine alga. *Nature* 387, 894-897. (15.1)
- Wolin CL. 1985. The population dynamics of mutualistic systems. In: Boucher DH (ed). *The Biology of Mutualism. Ecology and Evolution.* Croom Helm, London and Sydney, 248-269. (13.TA17)
- Wollenberg KC és mtsai. 2014. Expanding the understanding of local community assembly in adaptive radiations. *Ecology and Evolution* 4, 174-185. (21.TA1)
- Wood CL és mtsai. 2007. Parasites alter community structure. *PNAS* 104, 9335-9339. (22.3.3)
- Woodward G és mtsai. 2005a. Quantification and resolution of a complex, size-structured food web. In: Caswell H (ed). *Food Webs: From Connectivity to Energetics.* Advances in

- Ecological Research 36, 85-135. (19Á)
- Woodward G és mtsai. 2005b. Body size in ecological networks. *TREE* 20, 402-409. (19.TA9)
- Woodward G és mtsai. 2008. Trophic trickles and cascades in a complex food web: impacts of a keystone predator on stream community. *Oikos* 117, 683-692. (19.TA3)
- Wootton JT. 2005. Field parametrization and experimental test of the neutral theory of biodiversity. *Nature* 433, 309-312. (21.TA7)
- Wootton JT & M Emmerson. 2005. Measurement of interaction strength in nature. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 36, 419-444. (19.TA9)
- World Resources Institute. 2005. Millennium Ecosystem Assessment. Ecosystems and Human Well-Being: Biodiversity Synthesis (World Resources Institute, 2005) <https://www.wri.org/research/millennium-ecosystem-assessment-ecosystems-and-human-well-being> (27.2.1, 28.2)
- Worm B & JE Duffy. 2003. Biodiversity, productivity and stability in real food webs. *TREE* 18, 628-633. (20.3.4, 20.TA6)
- Worm B & RA Myers. 2003. Meta-analysis of cod-shrimp interactions reveals top-down control in oceanic food webs. *Ecology* 84, 162-173. (19.5)
- Wray GA és mtsai. 2014. Does evolutionary theory need a rethink? - Counterpoint: No, all is well. *Nature* 514, 161-164. (17.2)
- Wright DH és mtsai. 1993. Energy supply and patterns of species richness on local and regional scales. In: Ricklefs RE & D Schluter. (eds). *Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives*. Chicago Univ. Press, Chicago, 66-74. (26.2.2)
- Wright S. 1932. The roles of mutation, inbreeding, crossbreeding and selection in evolution. In: Jones DF (ed). *Proceedings of the Sixth International Congress of Genetics*. Brooklyn Botanic Garden, Menasha, 356-366. (6.4, 15.TA12)
- Wright S és mtsai. 2006. The road from Santa Rosalia: A faster tempo of evolution in tropical climates. *PNAS* 103, 7718-7722. (15.TA4)
- Wright SJ. 2002. Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia* 130, 1-14. (22.TA7)
- Wu GR és mtsai. 1994. Wing dimorphism and migration in the brown planthopper, *Nilaparvata lugens* Stål. In: Danks HV (ed). *Insect Life-Cycle Polymorphism: Theory, Evolution and Ecological Consequences for Seasonality and Diapause Control*. Springer Science + Business Media, Dordrecht, 263-275. (6.2.2)
- Wu J. 1999. Hierarchy and scaling: extrapolating information along a scaling ladder. *Canadian Journal of Remote Sensing* 25, 367-380. (8.TA4)
- Wu J. 2004. Effects of changing scale on landscape pattern analysis: scaling relations. *Landscape Ecology* 19, 125-138. (8.TA4)
- Wu J. 2009. Ecological dynamics in fragmented landscapes. In: Levin SA (ed). *The Princeton Guide to Ecology*. Princeton Univ. Press, Princeton & Oxford, 438-444. (22.6)
- Wu J és mtsai. 2015. Testing biodiversity-ecosystem functioning relationship in the world's largest grassland: overview of the IMGRE project. *Landscape Ecology* 30, 1723-1736. (20.TA3, 20.TA4)
- Wu JG & OL Loucks. 1995. From balance of nature to hierarchical patch dynamics: a paradigm shift in ecology. *Quarterly Review of Biology* 70, 439-466. (7.4.2, 7.TA1, 7.TA2)
- Wuebbles DJ. 2010. Oxygen cycle. In: Jørgensen SE (ed). *Global Ecology. A Derivative of Encyclopedia of Ecology*. Elsevier B.V., Amsterdam, etc., 197-204. (24.TA2)
- Wurst S. 2013. Plant-mediated links between detritivores and aboveground herbivores. *Frontiers in Plant Science* 4, 380. (14.TA8)
- Wynne-Edwards VC. 1962. *Animal Dispersion in Relation to Social Behaviour*. Oliver & Boyd, Edinburgh. (5.TA7, Utalások jegyzéke)
- Xu S és mtsai. 2012. Pollinator-driven speciation in sexually deceptive orchids. *International Journal of Ecology* 9, 285081. (13.TA1)
- Xu X és mtsai. 2013. A global analysis of soil microbial biomass carbon, nitrogen and phosphorus in terrestrial ecosystems. *Global Ecology and Biogeography* 22, 737-749. (14.4.7, 14.TA6, 24Á)
- Yaacobi G és mtsai. 2007. Habitat fragmentation may not matter to species diversity. *Proceedings of the Royal Society B* 274, 2409-2412. (22.6.1)
- Yachi S & M Loreau. 1999. Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: The insurance hypothesis. *PNAS* 96, 1463-1468. (20.TA4)
- Yamada A és mtsai. 2006. Nitrogen fixation by termites in tropical forests, Thailand. *Ecosystems* 9, 75-83. (13.1.1)
- Yamamoto S-I. 2000. Forest gap dynamics and tree regeneration. *Journal of Forest Research* 5, 223-229. (22.TA9)
- Yang C és mtsai. 2010. Coevolution in action: disruptive selection on egg colour in an avian brood parasite and its host. *PLoS ONE* 5, e10816. (17.1.2)
- Yano K és mtsai. 2007. Distribution, reproduction and feeding of the Greenland shark *Somniosus (Somniosus) microcephalus*, with notes on two other sleeper sharks, *Somniosus (Somniosus) pacificus* and *Somniosus (Somniosus) antarcticus*. *Journal of Fish Biology* 70, 374-390. (5.TA17)
- Yanoviak SP és mtsai. 2008. Parasite-induced fruit mimicry in a tropical canopy ant. *The American Naturalist* 171, 536-544. (11.TA3)
- Yessoufou K és mtsai. 2013. Large herbivores favour species diversity but have mixed impacts on phylogenetic community structure in an African savanna ecosystem. *Journal of Ecology* 101, 614-625. (22.TA2)
- Ylänne H és mtsai. 2018. Consequences of grazer-induced vegetation transitions on ecosystem carbon storage in the tundra. *Functional Ecology* 32, 1091-1102. (25.6)
- Yoder JB & SL Nuismer. 2010. When does coevolution promote diversification? *The American Naturalist* 176, 802-817.

- (17.1.2)
- Yoder JB és mtsai. 2010a. How to become a yucca moth: minimal trait evolution needed to establish the obligate pollination mutualism. *Biological Journal of the Linnean Society* 100, 847-855. (13.TA1)
- Yoder JB és mtsai. 2010b. Ecological opportunity and the origin of adaptive radiations. *Journal of Evolutionary Biology* 23, 1581-1596. (23.2.4)
- Yodzis P. 1979. Competition for Space and the Structure of Ecological Communities. Springer-Verlag, Berlin, etc. (22.TA9)
- Yodzis P. 1981. The stability of real ecosystems. *Nature* 289, 674-676. (20.2.1)
- Yodzis P. 1986. Competition, mortality, and community structure. In: Diamond J & TJ Case (eds). *Community Ecology*. Harper & Row, Publ., New York, 480-491. (22.TA9)
- Yodzis P & KO Winemiller. 1999. In search of operational trophospecies in a tropical aquatic food web. *Oikos* 87, 327-340. (19.TA5)
- Young HS és mtsai. 2013. The roles of productivity and ecosystem size in determining food chain length in tropical terrestrial ecosystems. *Ecology* 94, 692-701. (19.4.2)
- Young KE és mtsai. 1993. Infestation of Northern Spotted Owls by hippoboscids (Diptera) flies in Northwestern California. *Journal of Wildlife Diseases* 29, 278-283. (11.TA3)
- Young TP & BD Okello. 1998. Relaxation of an induced defense after exclusion of herbivores: spines of *Acacia drepanolobium*. *Oecologia* 115, 508-513. (15.3.3)
- Yvon-Durocher G és mtsai. 2008. Macroecological patterns and niche structure in a new marine food web. *Central European Journal of Biology* 3, 91-103. (19Á)
- Zach R. 1979. Shell dropping: decision making and optimal foraging in Northwestern Crows. *Behaviour* 58, 106-117. (16.TA4)
- Zach RJNM Smith. 1980. Optimal foraging in wild birds? In: Kamil AGTD Sargent. (eds). *Foraging Behavior. Ecological, Ethological and Psychological Approaches*. Garland STPM, New York, 95-110. (16.TA15)
- Zak DR és mtsai. 2003. Plant diversity, soil microbial communities, and ecosystem function: are there any links? *Ecology* 84, 2042-2050. (Bevezetés III.7)
- Zarowiecki M & M Berriman. 2015. What helminth genomes have taught us about parasite evolution. *Parasitology* 142, S85-S97. (11.5)
- Zavaleta ES és mtsai. 2010. Sustaining multiple ecosystem functions in grassland communities requires higher biodiversity. *PNAS* 107, 1443-1446. (20.TA4)
- Zechmeister-Boltenstern S és mtsai. 2015. The application of ecological stoichiometry to plant-microbial-soil organic matter transformations. *Ecological Monographs* 85, 133-155. (14.4.1, 14.TA6)
- Zeevalking HJ & LFM Fresco. 1977. Rabbit grazing and species diversity in a dune area. *Vegetatio* 35, 193-196. (22Á)
- Zelmer DA. 2014. Size, time, and asynchrony matter: the species-area relationship for parasites of freshwater fishes. *Journal of Parasitology* 100, 561-568. (11.TA6, 11.TA10)
- Zhang D és mtsai. 2008. Rates of litter decomposition in terrestrial ecosystems: global patterns and controlling factors. *Journal of Plant Ecology* 1, 85-93. (14.TA6)
- Zhang Y és mtsai. 2015. Scale dependence of the beta diversity-scale relationship. *Community Ecology* 16, 39-47. (18.6.1)
- Zheng Z és mtsai. 2006. Litter decomposition and nutrient release in a tropical seasonal rain forest of Xishuangbanna, Southwest China. *Biotropica* 38, 342-347. (14Á)
- Zhou SR & DY Zhang. 2006. Allee effects and the neutral theory of biodiversity. *Functional Ecology* 20, 509-513. (21.TA7)
- Zicsi A. 1974. A struktúra és funkció kapcsolata teresztrikus ökoszisztémák földigilisztáinak tevékenysége tükrében. Akadémiai doktori értekezés, Budapest. (14.TA12)
- Zicsi A. 1977. Néhány földigiliszta faj szerepe az avarlebontásban. *MTA Biológiai Osztályának Közleményei* 20, 237-243. (14.TA12)
- Zicsi A. 1983. Earthworm ecology in deciduous forests in central and Southeast Europe. In: Satchell JE. (ed). *Earthworm Ecology: From Darwin to Vermiculture*. Chapman & Hall, London, 171-177. (14.TA12)
- Zimov SA és mtsai. 1995. Steppe-tundra transition: A herbivore-driven biome shift at the end of the Pleistocene. *American Naturalist* 146, 765-794. (10.6.1)
- Zimov SA és mtsai. 2006. Permafrost and the global carbon budget. *Science* 312, 1612-1613. (25.TA7)
- Zlotin RI & KS Khodashova. 1980. The Role of Animals in Biological Cycling of Forest-Steppe Ecosystems. Hutchinson and Ross Inc. Stroudsburg. (14.TA1)
- Zobel M & M Pärtel. 2008. What determines the relationship between plant diversity and habitat productivity? *Global Ecology and Biogeography* 17, 679-684. (20.TA4)
- Zubkov MV & GA Tarran. 2008. High bacterivory by the smallest phytoplankton in the North Atlantic Ocean. *Nature* 455, 224-226. (24.4.2)
- Zuk M & KA McKean. 1996. Sex differences in parasite infections: patterns and processes. *International Journal of Parasitology* 26, 1009-1023. (11.TA3)
- Zuk M és mtsai. 2006. Silent night: Adaptive disappearance of a sexual signal in a parasitized population of field crickets. *Biology Letters* 2, 521-524. (5K).
- Zwölfer H. 1980. Distelblütenköpfe als ökologische Kleinsysteme: Konkurrenz und Koexistenz in Phytophagenkomplexen. *Mitteilungen der Deutschen Gesellschaft für Allgemeine und Angewandte Entomologie* 2, 21-37. (21.TA4)
- Zwölfer H & B Stadler. 2004. The organization of phytophagous guilds in Cardueae flower heads: conclusions from null models. *Evolutionary Ecology Research* 6, 1201-1218. (21.4.1)

A képek forrása

(List of copyright permissions of pictures in the Animal Ecology textbook)

1. fejezet

- 1/1. kép. © Olei, CC BY-SA 2,5
 1/2. kép. © Csóka György
 1/3. kép. © Rutgers Barendse, CC BY-NC-SA,
<http://www.freenatureimages.eu/plants/Flora%20J-N/Juncus%20squarrosus/index.html#>
 1/4. kép. © J.M. Garg, CC BY-SA 3.0
 1/5. kép. © Katja Schulz, CC BY 2.0
 1/6. kép. © Alpsdake, Public Domain
 1/7. kép. © Csörgő Tibor
 1/8. kép. © Dodoni, CC BY-SA 3.0
 1/9. kép. © Martin Harvey/AfriPics,
 doi: 10.1007/s10098-013-0645-z
 1/10. kép. © Paul Harrison, CC BY-SA 4.0
 1/11. kép. © Hans Hillewaert, CC BY-SA 4.0
 1/12. kép. © Nortodefeis, CC BY-SA 4.0
 1/13. kép. © Qwert1234, CC BY-SA 4.0
 1/14. kép. © entomart.de/INS-2867.html
 1/15. kép. © J. Holopainen, CC BY-SA 4.0, 3.0 Unported,
 2.5 Generic, 2.0 Generic and 1.0 Generic
 1/16. kép. © Csóka György
 1/17. kép. © Deli Tamás
 1/18. kép. © P. Garlick, CC-BY-SA 4.0
 1/19. kép. © Daniel Schwen, CC BY-SA 4.0

2. fejezet

- 2/1. kép. © unknown, Public domain
 2/2. kép. © Jaksic és Castro (2021),
 doi: 10.1007/978-3-030-56379-0
 2/3. kép. © limnology.org
 2/4. kép. © Wikipedia
 2/5. kép. © Fabelfroh, CC BY-SA 3.0
 2/6. kép. © Rasbak, CC BY-SA 3.0
 2/7. kép. © Francesco Veronesi, CC BY-SA 2.0
 2/8. kép. © Zaltys, CC BY-SA 3.0
 2/9. kép. © Török Miklós
 2/10. kép. © Török Miklós
 2/11. kép. © Wikipedia
 2/12. kép. © Siga, CC BY-SA 3.0, 2.5 Generic,
 2.0 Generic and 1.0 Generic
 2/13. kép. © J. Thomson, Public Domain
 2/14. kép. © Susan T. Cook, Channel City Camera Club, CC BY 2.0

3. fejezet

- 3/1. kép. © dr.scott.mills, CC BY-SA 2.0
 3/2. kép. © Eulalia Rubio, <https://www.projectnoah.org>
 3/3. kép. © Bernard Picton, CC BY 4.0
 3/4. kép. © Jacob W. Frank, CC BY 2.0
 3/5. kép. © Szentesi Árpád
 3/6. kép. © H. Zell, CC BY-SA 3.0
 3/7. kép. © Csóka György

- 3/8. kép. © Szövényi Gergely
 3/9. kép. © Pauline Walsh Jacobson, CC BY 4.0
 3/10. kép. © J.J. Harrison, CC BY-SA 3.0
 3/11. kép. © Philippe Bourjon, CC BY-SA 3.0
 3/12. kép. © Szövényi Gergely
 3/13. kép. © Olaf Leillinger, CC BY-SA 2.5
 3/14. kép. © Clemson University - USDA Cooperative
 Extension Slide Series, CC BY 3.0 United States
 3/15. kép. © Wikipedia, Public Domain
 3/16. kép. © Fontaine K és mtsai (2007),
 doi: 10.1371/journal.pone.0000892
 3/17. kép. © Richard Sniezko, Public Domain
 3/18. kép. © Stefan.lefnaer, CC BY-SA 4.0
 3/19. kép. © Estormiz, Public Domain
 3/20. kép. © L Balogh, <https://segits.be/allathatarozo/>
 3/21. kép. Lazac (Salmo salar, Salmonidae) © Timothy Knepp,
 Public Domain

4. fejezet

- 4/1. kép. © Yus-Ramos R és mtsai (2014),
 doi: 10.11646/zootaxa.3826.3.1
 4/2. kép. © Yus-Ramos R és mtsai (2014),
 doi: 10.11646/zootaxa.3826.3.1
 4/3. kép. © Andrea Moro, CC BY-SA 4.0
 4/4. kép. © Csóka György
 4/5. kép. © Klein Ákos
 4/6. kép. © Török János
 4/7. kép. © Bruce Marlin, CC BY-SA 2.5
 4/8. kép. © Larry Lamsa, CC BY 2.0
 4/9. kép. © Jon Nickles, Public Domain
 4/10. kép. © Nem ismert, Public Domain
 4/11. kép. © http://www.fs.usda.gov/Internet/FSEMEDIA/fsm9_025739.jpg, Public Domain
 4/12. kép. © Csóka György
 4/13. kép. © Janet Graham, CC BY 2.0
 4/14. kép. © Zbyszek Boratynski, CC BY 3.0
 4/15. kép. © John J. Mosesso, Public Domain

5. fejezet

- 5/1. kép. © DickDaniels, CC BY-SA 3.0
 5/2. kép. ©Máté Palaga, izeltlabuak.hu, CC BY 4.0
 5/3. kép. © Török János
 5/4. kép. © Alandmanson, CC BY 4.0
 5/5. kép. © Uoaci1, CC BY-SA 4.0
 5/6. kép. © Laczi Miklós
 5/7. kép. © Laczi Miklós
 5/8. kép. © Deli Tamás
 5/9. kép. © Inklein, CC BY-SA 3.0
 5/10. kép. © NOAA Okeanos Explorer Program,
 Public Domain
 5/11. kép. © Andreas Trepte, CC BY-SA 2.5
 5/12. kép. © KeresH, CC BY-SA 4.0

- 5/13. kép. © Laczi Miklós
 5/14. kép. © Quarl, CC BY-SA 3.0
 5/15. kép. © Török János
 5/16. kép. © Forrási Csaba
 5/17. kép. © Laczi Miklós
 5/18. kép. © Gustavo Perez, CC BY-SA 3.0
 5/19. kép. © Uematsu K et al. (2007), Sociobiology 50, 1-14.
 5/20. kép. © Wikipedia/arjecahn
 5/21. kép. © USDA en.wiki, Public Domain
 5/22. kép. © Anna Guerrero, Embryo Project Encyclopedia, CC BY-NC-SA 3.0
 5/23. kép. © Máté Palaga, izeltlabuak.hu, licenc: CC BY 4.0
 5/24. kép. © Dartington Trust
 5/25. kép. © limbatus, CC BY 2.0
 5/26. kép. © J. Rotenberry

6. fejezet

- 6/1. kép. © Kenneth Dwain Harrelson, CC BY-SA 3.0, 2.5 Generic, 2.0 Generic and 1.0 Generic
 6/2. kép. © Didier Descouens, CC BY-SA 3.0
 6/3. kép. © Bernard Dupont, CC BY-SA 2.0
 6/4. kép. © Timer, Public Domain
 6/5. kép. © Kratas Ward
 6/6. kép. © pestnet.org
 6/7. kép. © US Fish and Wildlife Service Southeast Region, CC BY 2.0
 6/8. kép. © J.J. Harrison, CC BY-SA 3.0
 6/9. kép. © Szentesi Árpád
 6/10. kép. © Deli Tamás
 6/11. kép. © Deli Tamás
 6/12. kép. © Yathin S. Krishnappa, CC BY-SA 3.0
 6/13. kép. © Natural History Museum, London, ESCCAP UK & Ireland
 6/14. kép. © Pedro Lastra, CC BY-SA 2.0
 6/15. kép. © L. Shyamal
 6/16. kép. © Szép Tibor
 6/17. kép. © Adrian Valenzuela, CC BY 2.0
 6/18. kép. © Spedona, CC BY-SA 4.0, 3.0 Unported, 2.5 Generic, 2.0 Generic and 1.0 Generic
 6/19. kép. © Kárpáti Marcell, izeltlabuak.hu, CC BY 4.0
 6/20. kép. © Wofl~commons wiki, CC BY-SA 3.0 de
 6/21. kép. © Roman Klementsitz, CC BY-SA 3.0
 6/22. kép. © Górád Ádám, izeltlabuak.hu, CC BY 4.0
 6/23. kép. © VJAnderson, CC BY-SA 4.0
 6/24. kép. © Szentesi Árpád
 6/25. kép. © Lorch és Gwynne (2000), doi: 10.1007/s001140050743
 6/26. kép. © Christian Ziegler, doi: 10.1098/rsbl.2006.0487
 6/27. kép. © Szentesi Árpád
 6/28. kép. © Didier Descouens, CC BY-SA 4.0
 6/29. kép. © S. Paton, STRI, 01)02329-1
 6/30. kép. © Kwan Han, <https://www.natureloveyou.sg/>

- 6/31. kép. © Török János
 6/32. kép. © Charles J. Sharp, CC BY-SA 4.0
 6/33. kép. © C Delnatte, https://inpn.mnhn.fr/espece/cd_nom/629126/
 6/34. kép. © Wouter Hagens, Public Domain
 6/35. kép. © JJ Harrison, CC BY-SA 4.0
 6/36. kép. © Alan Vernon, CC BY 2.0
 6/37. kép. © GreyStork, CC BY-SA 3.0
 6/38. kép. © Philipp Hoenle, CC0 1.0
 6/39. kép. © J O'Hanlon, <https://www.abc.net.au/listen/programs/scienceshow/ants---the-gardeners-of-the-forest/11443796>
 6/40. kép. © Johnath, CC BY-SA 3.0

7. fejezet

- 7/1. kép. © Tom Murray, CC BY-ND-NC 1.0
 7/2. kép. © Sumper, M. and Brunner, E. (2008), Silica Biomineralisation in Diatoms: The Model Organism *Thalassiosira pseudonana*. ChemBioChem, 9: 1187-1194. <https://doi.org/10.1002/cbic.200700764>
 7/3. kép. © Durak et al. (2016), doi: 10.1038/ncomms10543
 7/4. kép. © Wikipedia, Public Domain
 7/5. kép. © The Royal Society
 7/6. kép. © Department of Conservation (image ref: 10036011) by Don Merton
 7/7. kép. © Charles J. Sharp, CC BY-SA 4.0

8. fejezet

- 8/1. kép. © Wikipedia, GNU FDL
 8/2. kép. © Wikiwand, NOAA, Public Domain
 8/3. kép. © Pestinfo-wiki, CC BY-SA 4.0
 8/4. kép. © Lisjók D et al. (2015), doi: 10.14798/73.2.824
 8/5. ábra képéhez: © Krill666.jpg-Uwe Kils, CC BY-SA 3.0
 8/5. kép. © Lengyel Attila hozzájárulásával (<https://lengyel-attila.blogspot.com/2014/09/xxii-meta-tura-vajdasag-es-kelet-szerbia.html>)
 8/6. kép. © Dieter TD, CC BY-SA 3.0
 8/7. kép. © Saxifraga, Rudmer Zwerver CreativeNature.nl, CC BY-NC-SA
 8/8. kép. © Veldshop.nl
 8/9. kép. © JMK, CC BY-SA 4.0

9. fejezet

- 9/1. kép. © Miller AL et al. (2014), doi: 10.1016/j.ympev.2013.11.005
 9/2. kép. © Listverse, NC State Extension (<https://growingsmallfarms.ces.ncsu.edu/growingsmallfarms-biocontrollinks/>)

- 9/3. kép. © Wikipedia
 9/4. kép. © Csóka György
 9/5. kép. © Csóka György
 9/6. kép. © Csóka György
 9/7. kép. © Wikipedia
 9/8. kép. © Gerald J. Lenhard, Louisiana State University, Bugwood.org
 9/9. kép. © tidcf.nrcan.gc.ca
 9/10. kép. © Lakkahillo, CC BY-SA 3.0
 9/11. kép. © Derek Ramsey, CC BY-SA 2.5
 9/12. kép. © Nyúl Nóra
 9/13. kép. © Krun, CC BY-SA 3.0
 9/14. kép. © Alsjif, CC BY-SA 4.0
 9/15. kép. © zhibao.yuanlin.com
 9/16. kép. © Csóka György
 9/17. kép. © commons.wikimedia.org
 9/18. kép. © www.rbgzyd.nsw.gov.au
 9/19. kép. © www.bugsforbugs.com.au
 9/20. kép. © UC Statewide IPM Project 2000 Regents, University of California
 9/21. kép. © Denali National Park and Preserve, Public Domain
 9/22. kép. © D. Gordon E. Robertson, CC BY-SA 3.0
 9/23. kép. © F.E. Skinner (*Hilgardia* 27, 344-383, 1958)
 9/24. kép. © jenny.tfrec.wsu.edu
 9/25. kép. © californiagriculture.ucanr.org
 9/26. kép. © Tony Wills, CC BY-SA 3.0
 9/27. kép. © Mick E. Talbot, CC BY 2.0
 9/28. kép. © Charles J. Sharp, CC BY-SA 4.0
 9/29. kép. © Török János
 9/30. kép. not known
 9.TA8/1. ábra inszert képe: © Quartl, CC BY-SA 3.0

10. fejezet

- 10/1. kép. © Csóka György
 10/2. kép. © Reichman, O.J. és E.W. Seabloom (2002), doi: 10.1016/S0169-5347(01)02329-1
 10/3. kép. © Christiaan Kooyman, Wikipedia
 10/4. kép. © Csóka György
 10/5. kép. © H-C Liu (Ng, P.K.L. és Hsi-Te Shih. 2014. *Raffles Bulletin of Zoology Suppl.* 30, 109-135.)
 10/6. kép. © Carl D. Howe, CC BY-SA 2.5
 10/7. kép. © RAF-YYC, CC BY-SA 2.0
 10/8. kép. © Andreas Trepte, CC BY-SA 2.5
 10/9. kép. © Török János
 10/10. kép. © Daniel Aufgang, CC BY 3.0
 10/11. kép. © Ramos Keith, U.S. Fish and Wildlife Service, Public Domain
 10/12. kép. © Rachel Kramer, CC BY-SA 3.0
 10/13. kép. © Stein Fredriksen (Norderhaug KM et al. 2021. doi: 10.1007/s13280-020-01362-4)
 10/14. kép. © böhringer friedrich, CC BY-SA 2.5

- 10/15. kép. © Paxson Woelber, CC BY-SA 4.0
 10/16. kép. © Gazdagh András
 10/17. kép. © Filander Z. és C.L. Griffith. 2014. *Afr. nat. Hist.* 10, 57-56., CC BY 4.0
 10/18. kép. © Dick Culbert, CC BY 2.0
 10/19. kép. © Michl Gábor
 10/20. kép. © J Alberti, doi: 10.1890/07-0045.1
 10/21. kép. © Nortondefeis, CC BY-SA 4.0
 10/22. kép. (a) © Varga András, (b) © Turóci Ágnes
 10/23. kép. © AA Agrawal
 10/24. kép. not known
 10/25. kép. not known
 10/26. kép. © Steve Polkinghorne, CC BY 2.0
 10/27. kép. © Alan D. Wilson, CC BY-SA 3.0
 10/28. kép. © Carson WP and RB Root (2000), doi: 10.1890/0012-9615(2000)070[0073:HAPSCC]2.0.CO;2
 10/29. kép. © ArtMechanic, CC BY-SA 3.0
 10/30. kép. © Patrick Greany
 10/31. kép. © Erich Städler
 10/32. kép. © Wally M. Blaney
 10/33. kép. © Szentesi Árpád
 10/34. kép. © Jacob Jilg, CC BY-SA 4.0
 10/35. kép. © Univ. Massachusetts, USA
 10/36. kép. © AfroBrazilian, CC BY-SA 3.0
 10/37. kép. © Scott Bauer, ARS, Public Domain
 10/38. kép. © Wilfredor, CC-BY-SA-2.5
 10/39. kép. © Tigerhawkvok, CC BY-SA 3.0
 10/40. kép. © מִרְפָּן הַיָּרֵחַ, CC BY-SA 3.0
 10/41. kép. © Bill Bouton, CC-BY-SA-2.0
 10/42. kép. © Bureau of Land Management, Public Domain
 10/43. kép. © Jules Jardinier, CC BY-SA 4.0
 10/44. kép. © Paul Asman és Jill Lenoble, CC-BY-2.0
 10/45. kép. © USFWSmidwest, Public Domain
 10/46. kép. © Feitosa J.L and BP Ferreira (2014), doi: 10.1111/maec.12154
 10/47. kép. © Maren Gaulke (In: Koch A et al. 2013. *Herpet. Conserv. Biol* 8 (Monograph 3):1-62.)
 10/48. kép. © Csóka György
 10/49. kép. © Csóka György
 10/50. kép. © Varerii Glazunov, CC BY 4.0
 10/51. kép. © Tracey Burton, In: de Kock W et al. 2016. Poster at the New Zealand Marine Science Society Conference, Wellington, New Zealand
 10/52. kép. © Wikipedia (unknown author), Public Domain

11. fejezet

- 11/1. kép. © Luke Triton, CC BY-SA 4.0
 11/2. kép. © CDC-PHIL-6631, Public Domain
 11/3. kép. © Török János
 11/4. kép. © Laczi Miklós
 11/5. kép. © Hans Hillewaert, CC BY-SA 4.0
 11/6. kép. © Nina E. Fatouros

- 11/7. kép. © Scott Bauer, Public Domain
 11/8. kép. © diseasespictures.com
 11/9. kép. © Axel Mauruszat, Free usage
 11/10. kép. © Török János
 11/11. kép. © Cisco Guasch, Biodiversidad Virtual
 11/12. kép. © Gary Nafis, www.CaliforniaHerps.com, CC BY-NC-ND 3.0
 11/13. kép. © Michl Gábor
 11/14. kép. © Török Miklós
 11/15. kép. © M. Honza, doi: 10.1371/journal.pone.0007725.g001
 11/16. kép. © Charles J. Sharp, CC BY-SA 4.0
 11/17. kép. © Török János
 11/18. kép. © Claire N. Spottiswoode, doi: 10.1126/science.1247758
 11/19. kép. © Alina Zienowicz, CC BY-SA 3.0
 11/20. kép. © John Van Doorn, eBird S31519193, Macaulay Library ML 35118991, <https://ebird.org/>
 11/21. kép. © C.N. Spottiswoode és J. Koorevaar (2011), doi:10.1098/rsbl.2011.0739
 11/22. kép. © Justin G. Schuetz (2005), doi:10.1016/j.anbehav.2005.01.007
 11/23. kép. © Jack & Holly Bartholmai, eBird S42423037 Macaulay Library ML 84247171 <https://ebird.org/>
 11/24. kép. © Burton K. Lim (Lim BK et al. (2016) Chap. 4, 103-118. In: Alonso, L.E., J. Persaud and A. Williams (eds). Biodiversity Assessment Survey of the South Rupununi Savannah, Guyana. BAT Survey Report No. 1. WWF-Guianas, Guyana Office. Georgetown, Guyana.)
 11/25. kép. © D. Playle
 11/26. kép. © W. Samuel
 11/27. kép. © Stephen P. Yanoviak, doi:10.1086/528968
 11/28. kép. © Daniel Winker, doi: 10.1371/journal.ppat.1005037.g001
 11/29. kép. © Hans Hillewaert, CC BY-SA 4.0
 11/30. kép. © Michl Gábor
 11/31. kép. © de Roode és mtsai (2008), doi: 10.1073/pnas.0710909105
 11/32. kép. © Yoav Motro, CC BY-SA 4.0
 11/33. kép. © Michl Gábor
 11/34. kép. © creativecommons.org
 11.TA3/1. kép. © [Vogel (2006)], doi: 10.2307/3843478

12. fejezet

- 12/1. kép. © Wikipedia
 12/2. kép. © Wikipedia
 12/3. kép. © Török Miklós
 12/4. kép. unknown
 12/5. kép. © Martin Talbot, CC BY 2.0
 12/6. kép. © Fredlyfish4, CC BY-SA 3.0
 12/7. kép. © Greg Schechter, CC BY 2.0

- 12/8. kép. © Steve Lonhart /NOAA MBNMS, <https://sanctuariesimon.org/dbtools/photo-library/id/3012>, Terms of use were not declared
 12/9. kép. © National Science Foundation (author and terms of use were not declared)
 12/10. kép. © Török Miklós
 12/11. kép. © Sarefo, CC BY-SA 3.0
 12/12. kép. © Sarefo, CC BY-SA 3.0
 12/13. kép. © H. Zell, CC BY-SA 3.0
 12/14. kép. © H. Zell, CC BY-SA 3.0
 12/15. kép. © Laczi Miklós
 12/16. kép. © Jesse Hickman, CC BY-SA 2.5
 12/17. kép. © Török János
 12/18. kép. © Piet Spaans, Public Domain
 12/19. kép. © William H. Majoros, CC BY-SA 3.0
 12/20. kép. © mtheriot, CC BY 2.0

13. fejezet

- 13/1. kép. © Francesco Veronesi CC BY-SA 2.0
 13/2. kép. © L. T. Wasserthal, Bot. Acta 101, 34-59 (1997)
 13/3. kép. © N. Muchhala, doi:10.1038/444701a
 13/4. kép. © arcella.nl
 13/5. kép. © NOAA Okeanos Explorer Program, Galapagos Rift Expedition 2011
 13/6. kép. © en.wikipedia.org
 13/7. kép. © RevolverOcelot, CC BY-SA
 13/8. kép. © Habetha és mtsai (2003), doi: 10.1078/0944-2006-00104
 13/9. kép. © C.C. Lee doi: 10.1371/journal.pone.0021114.g001
 13/10. kép. © Walter Siegmund, CC BY 2.5
 13/11. kép. © Kwan Han
 13/12. kép. A. © Maximilian Paradiz, CC BY 2.0. B. © Marting P et al. (1018), doi: 10.1038/s41598-018-36399-9
 13/13. kép. © Blatrix R és mtsai (2012), doi: 10.1093/aob/mcs164
 13/14. kép. © Amer. J. Bot. 85(1), 70-78 (1998)
 13/15. kép. © Heil M és mtsai (2004), doi: 10.1007/s00049-009-0036-4
 13/16. kép. © John T. Longino, <https://ants.biology.utah.edu/ANTPLANTS/CORDIA/Cordia.html>
 13/17. kép. © Shipher Wu, CC BY 2.5
 13/18. kép. © N Vereecken, <https://blogs.ethz.ch/osmiini/palaeartic-species/osmia/pyrosmia/>
 13/19. kép. © Knudsen és Tollsten (1993), doi: 10.1111/j.1095-8339.1993.tb00340.x
 13/20. kép. © Olesen and Valido (2003), doi: 10.1016/S0169-5347(03)00004-1
 13/21. kép. © Johnson and Pauw (2014), doi: 10.1093/aob/mcu015
 13/22. kép. © Lu'u Ly, CC BY-SA 4.0
 13/23. kép. © Daniel Gutiérrez, <https://www.biodiversidadvirtual.org>
 13/24. kép. © LL Harrison, CC BY-SA 3.0

- 13/25. kép. © Gorb and Gorb (2003),
doi: 10.1007/978-94-017-0173-0
- 13/26. kép. © B. Guénard, doi: 10.1093/acprof:oso/
9780199544639.003.0006
- 13/27. kép. © Csorba Gábor
- 13/28. kép. © Schemske and Bradshaw (1999),
doi: 10.1073/pnas.96.21.11910
- 13/29. kép. © Gerhard Koller, CC BY-SA 3.0
- 13/30. kép. © Dan Davison, CC BY 2.0
- 13/31. kép. © Zeynel Cebeci, CC BY-SA 4.0
- 13/32. kép. © Pete Withers, Butterfly Conservation
- 13/33. kép. © Jürgen Herler hozzájárulásával (courtesy of)
- 13/34. kép. © Flávio Mendes, CC BY-NC 4.0
- 13/35. kép. © Erik Schlogl / iNaturalist.org., CC BY NC
- 13/36. kép. © M Mehrparvar,
doi: 10.1093/biolinnean/blz194/5727668
- 13/37. kép. © Barry Rice 2009, CC-BY-NC-SA-3.0
- 13/38. kép. © T Rebelo, CC BY-SA 4.0
- 13/39. kép. © Bodor János
- 13/40. kép. © STRI,
<https://www.dicyt.com/viewItem.php?itemId=30681>
- 13/41. kép. © Eframgoldberg, CC BY-SA 3.0
- 13/42. kép. © MtBotany, CC BY-SA 4.0
- 13/43. kép. © Walter Siegmund, CC BY-SA 3.0
- 13/44. kép. © Ulf Sundberg, CC BY-SA 4.0
- 13/45. kép. A (© R. Ahlman), B (© P. Menkhorst), C
(© K. Blachowiak), D (© C. Tzaros), E (© E.R. Wilson),
F (© D. Sanches) (Watson és Rawsthorne 2013, doi:
10.1007/s00442-013-2693-9)
- 13/46. kép.. © Van Noort and Compton (1996),
doi: 10.1111/j.1365-2699.1996.tb00003.x
- 13/47. kép. J.-Y. Rasplus, doi:10.1016/S0169-5347(03)00062-4
- 13/48. kép. © Pellmyr and Krenn (2002),
doi: 10.1073/pnas.072588699
- 13/49. kép. © [http://www.lekermeur.net/~jmlucas/pages/
ophrys_sphegodes.htm](http://www.lekermeur.net/~jmlucas/pages/ophrys_sphegodes.htm) (a képhez is vezet + video)
- 13/50. kép. © Csóka György
- 13/51. kép. © Korda Márton
- 13/52. kép. © Milan Kořínek hozzájárulásával (courtesy of)
- 13/53. kép. © Boxshall G (2005) In: Rohde K. (ed). *Marine Parasitology*

14. fejezet

- 14/1. kép. © Gilles San Martin, CC BY-SA 2.0
- 14/2. kép. © André Karwath, CC BY-SA 2.5
- 14/3. kép. © André Karwath, CC BY-SA 2.5
- 14/4. kép. © T Barbin
- 14/5. kép. © Dózsa-Farkas Klára
- 14/6. kép. © M Shepherd
- 14/7. kép. © Deli Tamás
- 14/8. kép. © Deli Tamás

- 14/9. kép. © Flora.cyberia, Online Virtual Flora of Wisconsin.
2023. <http://wisflora.herbarium.wisc.edu/index.php>
- 14/10. kép. © Wlodzimierz, CC BY-SA 4.0
- 14/11. kép. © Deli Tamás
- 14/12. kép. © Peter Pfeiffer, CC BY-SA 4.0
- 14/13. kép. © J Sabino, doi: 10.1016/j.ympev.2016.05.037
- 14/14. kép. © Geir Johnson, doi: 10.1126/science.351.6276.90
- 14/15. kép. © Udo Schmidt, CC BY-SA 2.0
- 14/16. kép. © AfroBrazilian, CC BY-SA 3.0
- 14/17. kép. © Ragnar1904, CC BY-SA 4.0
- 14/18. kép. © Török János
- 14/19. kép. © Malcolm Storey, www.discoverlife.org
- 14/20. kép. © A.H. Baas (Bellinger PF et al. 1996-2023.)
Checklist of the Collembola of the World.
<http://www.collembola.org>
- 14/21. kép. © User:Roepers at nl.wikipedia, CC BY-SA 3.0
- 14/22. kép. © Elizabeth Bush, Virginia Polytechnic Institute
and State University, Bugwood.org, CC BY 3.0 US
- 14/23. kép. © David Cappaert, Bugwood.org, CC BY-NC 3.0 US
- 14/24. kép. © Török János
- 14/25. kép. © Nick Goodrum, CC BY 2.0
- 14/26. kép. © B. Ratcliffe,
doi: 10.1590/S1519-566X2008000600003
- 14/27. kép. © böhringer friedrich, CC BY-SA 2.5
- 14/28. kép. © Emily Campbell
- 14/29. kép. © B. Frank, Jacksonville, [https://idtools.org/
mollusk/index.cfm?packageID=1178&entityID=8238](https://idtools.org/mollusk/index.cfm?packageID=1178&entityID=8238)
- 14.TA10/1. kép. © J. Aben in [Jacobs és mtsai (2008)].
- 14.TA10/2. kép. © J. Aben in [Jacobs és mtsai (2008)].
- 14.TA11/1. kép. © doi: 10.1098/rspb.2017.2096

15. fejezet

- 15/1. kép. © Stefan.lefnaer, CC-BY-SA 4.0
- 15/2. kép. © doi: 10.1002/ece3.1736
- 15/3. kép. © doi: 10.1016/j.cub.2012.12.009
- 15/4. kép. © Török János
- 15/5. kép. © Charles J. Sharp, CC BY-SA 4.0
- 15/6. kép. © Cyndy Sims Parr, CC BY-SA 2.0 és
© Ryan Kaldari, Public Domain
- 15/7. kép. © Judy Gallagher, CC BY 2.0
- 15/8. kép. © doi: 10.1002/wdev.291
- 15/9. kép. © doi:10.1111/zsc.12310
- 15/10. kép. © Hans Hillewaert, CC BY-SA 3.0
- 15/11. kép. © Peggy Greb, Public Domain
- 15/12. kép. © Frank Vincentz, CC BY-SA 3.0
- 15/13. kép. © doi:10.3390/ijms131217077
- 15/14. kép. © Elektryczne jablko, CC BY-SA 3.0
- 15/15. kép. © doi: 10.1016/S0022-474X(02)00019-X
- 15/16. kép. © David notMD, CC BY-SA 4.0
- 15/17. kép. © Joseph T. Collins
- 15/18. kép. © doi: 10.1073/pnas.96.17.9705
- 15/19. kép. © Maximilian Paradiz, CC BY 2.0

- 15/20. kép. © Tom Koerner, USFWS
 15/21. kép. © L.P. Bower
 15/22. kép. © Klaus Hoffmeier, CC BY-SA 3.0
 15/23. kép. © doi: 10.1016/j.jinsphys.2012.08.018
 15/24. kép. © doi: 10.1002/ece3.914
 15/25. kép. © <https://www.internationalanimalrescue.or.id>
 15/26. kép. © Martin Jagelka hozzájárulásával (courtesy of)
 15/27. kép. © Felipe Gomes, CC BY-SA 2.5
 15/28. kép. © Nature401(6748)60
 15/29. kép. © A Sourakov, EENY-219 (IN376)
 15/30. kép. © Siga, CC BY-SA 4.0
 15/31. kép. © doi: 10.1038/s42003-019-0502-7
 15/32. kép. © doi: 10.1046/j.1420-9101.2000.00170.x
 15/33. kép. © M Özgo, doi: 10.2478/v10125-012-0015-1
 15/34. kép. © amisfield.org.uk
 15/35. kép. © doi: 10.1016/j.cub.2013.07.067
 15/36. kép. © Matt Lavin, CC BY 2.0
 15/37. kép. © Donald W. Hall, Univ. Florida
 15/38. kép. © Genny Anderson, CC BY-SA 4.0
 15/39. kép. © Török János
 15/40. kép. © doi: 10.1073/pnas.2133013100
 15/41. kép. © Econex
 15/42. kép. © N yotarou, CC BY 2.5

16. fejezet

- 16/1. kép. © Török Miklós
 16/2. kép. © Ujvári Zsolt, izeltlabuak.hu, CC BY 4.0
 16/3. kép. © Anevrisme, CC BY-SA 3.0
 16/4. kép. © Hans Hillewaert, CC BY-SA 4.0
 16/5. kép. © Eric Engbretson, Division of Public Affairs, Public Domain
 16/6. kép. © Brian Ralphs, CC BY 2.0
 16/7. kép. © Deli Tamás
 16/8. kép. © Svdmolén, CC BY 2.5
 16/9. kép. © Fritz Geller-Grimm, CC BY-SA 2.5
 16/10. kép. © Deli Tamás
 16/11. kép. © Dahmana és Mediannikov (2020), doi: 10.3390/pathogens9040310
 16/12. kép. © Hallvard Elven, Natuhistorisk Museum, Oslo, CC BY 4.0
 16/13. kép. © Deli Tamás
 16/14. kép. © Cornette R et al. (2015), doi: 10.2108/zs140166
 16/15. kép. © Jena A. Johnson, https://i5k.nal.usda.gov/bio_data/905593, <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/B9780123848581000151>
 16/16. kép. © Nebrot, CC BY-SA 3.0
 16/17. kép. © Dave Cowles, <https://inverts.wallawalla.edu/>
 16/18. kép. © Christoph Müller, CC BY-SA 4.0
 16/19. kép. © Alexander Semenov, CC-BY
 16/20. kép. © Clinton and Charles Robertson, CC BY 2.0
 16/21. kép. © Martin Pot, CC BY 3.0
 16/22. kép. © Estormiz, Public Domain

- 16/23. kép. © Marek Szczepanek, CC BY-SA 3.0
 16/24. kép. © Alan D. Wilson, www.naturespicsonline.com, CC BY-SA 2.5
 16/25. kép. © Török Miklós
 16/26. kép. © Ómar Runólfsson, CC BY 2.0
 16/27. kép. © Török János
 16.TA11/1. kép. © Török János
 16.TA11/2. kép. © Török János

17. fejezet

- 17/1. kép. unknown
 17/2. kép. unknown
 17/3. kép. © Tarmo Lampinen, Copyrighted free use
 17/4. kép. © Johann Georg Sturm, 1796, Public Domain
 17/5. kép. © Hectonichus, CC BY-SA 3.0
 17/6. kép. © Elaine R. Wilson, CC BY-SA 3.0
 17/7. kép. © Cephas, CC BY-SA 3.0
 17/8. kép. © Wolfgang Gessi
 17/9. kép. Grant és Grant (2006) nyomán módosítva
 17/10. kép. © Henk Wallays, CC-BY-NC
 17/11. kép. © Wilson 44691, Public Domain
 17/12. kép. © Shimada and Yoshizawa (2019), doi: 10.11646/zootaxa.4612.1.10
 17/13. kép. Harbison és Clayton (2011) nyomán módosítva
 17/14. kép. © Luz María Huerto Santillan, PhD Thesis, Universidad Nacional Mayor De San Marcos, Peru, 2014
 17/15. kép. © Amit Kumar Srivastava, PhD Thesis, University of Bonn, 2009
 17/16. kép. © Onda és mtsai. (2015), doi: 10.1038/srep08753
 17/17. kép. © Tubifex, CC BY-SA 3.0
 17/18. kép. © Charles J. Sharp, CC BY-SA 4.0

Bevezetés III

- III/1. kép. © entomart, <http://home.tiscali.be/entomart.ins>
 III/2. kép. © Bérces Sándor, CC BY 2.5
 III/3. kép. © Charles J. Sharp, CC BY-SA 4.0
 III/4. kép. © Keven Law, CC BY-SA 2.0
 III/5. kép. © James Lindsey at Ecology Commanster, CC BY-SA 3.0
 III/6. kép. © Mason Brock, Public Domain
 III/7. kép. © Chakrabarty P et al. (2014), doi: 10.3897/zookeys.412.7245, CC BY 4.0
 III/8. kép. © Laczi Miklós
 III/9. kép. © NOAA
 III/10. kép. © Willow, CC BY 2.5
 III/11. kép. © Imperial College, London, doi: 10.2307/2265488

18. fejezet

- 18/1. kép. © entomart, <http://home.tiscali.be/entomart.ins>
 18/2. kép. © Wikimedia Commons, Public Domain
 18/3. kép. © RLM Novaes In: Laurindo, R. de S. and R.L.M. Novaes (2015) Desmitificando os Morcegos. Monte Belo, ISBN: 978-85-67788-01-2
 18/4. kép. © Csóka György (<http://klima.erti.hu/home/a-fenyecsapda-halozat-rovid-tortenete/>)
 18/5. kép. Wikipedia
 18/6. kép. Wikipedia
 18/7. kép. © H.J. Meier, Jr.
 18/8. kép. EDN

19. fejezet

- 19/1. kép. © Evan James Shymko, CC BY 3.0
 19/2. kép. © Szentesi Árpád
 19/3. kép. © Greg Hume, CC BY-SA 3.0
 19/4. kép. © viva.co.id
 19/5. kép. © dfo-mpo.gc.ca (Fisheries and Oceans Canada)
 19/6. kép. © Walter Baxter, CC BY-SA 2.0
 19/7. kép. © Luc Viatour <https://Lucnix.be>, CC BY-SA 3.0
 19/8. kép. © R.A. Nonenmacher, CC BY-SA 3.0
 19/9. kép. © Claire Fackler, CINMS, NOAA, Public Domain
 19/10. kép. © Study.com
 19/11. kép. © Robert Pittman, NOAA, Public Domain
 19/12. kép. © Lambden és Johnson (2013), doi: 10.1002/ece3.635
 19/13. kép. © Gilles Gonthier, CC BY 2.0

20. fejezet

- 20/1. kép. © Hans Hillewaert, CC BY-SA 3.0
 20/2. kép. © Csóka György
 20/3. kép. © doi: 10.1111/j.1461-0248.2006.00899.x
 20/4. kép. © Kelly Fretwell, <https://www.centralcoastbiodiversity.org/thatched-barnacle-bull-semibalanus-cariosus.html>
 20/5. kép. © Sara Joachim, CC BY-SA
 20/6. kép. © Charles J. Sharp, CC BY-SA 4.0
 20/7. kép. © Paul Asman and Jill Lenoble, CC BY 2.0
 20/8. kép. © Fernando Herranz Martín, General Public Licence
 20/9. kép. © Bellwood D.R. et al. (2004), doi: 10.1038/nature02691

21. fejezet

- 21/1. kép. © Török János
 21/2. kép. © Cambridge University Press 2004 címlap illusztrációja

- 21/3. kép. © Nik Borrow, CC BY-NC-ND 3.0
 21/4. kép. © David Cook Wildlife Photography, CC BY 2.0
 21/5. kép. © Piet Spaans, CC BY-SA 2.5
 21/6. kép. © DickDaniels (<http://theworldbirds.org/>), CC BY-SA 3.0
 21/7. kép. © Gouldy, CC BY-NC-ND 4.0
 21/8. kép. © Dick Culbert, CC BY 2.0
 21/9. kép. © Olaf Leillinger, CC BY-SA 2.5 and GNU FDL
 21/10. kép. © Csorba Gábor
 21/11. kép. © Csorba Gábor
 21/12. kép. © Elias M et al. (2008), doi:10.1371/journal.pbio.0060300
 21/13. kép. not known
 21/14. kép. © K. Roberts
 21/15. kép. © Török János
 21/16. kép. © Török János
 21/17. kép. © Török János
 21/18. kép. © Török Miklós
 21/19. kép. © California Academy of Sciences, Lloyd Glenn Ingles
 21/20. kép. © doi: 10.1111/j.1365-2656.2012.01962.x
 21/21. kép. © Ryan Hodnett, CC BY-SA 4.0
 21/22. kép. © kallerna, CC BY-SA 3.0
 21/23. kép. © Dave Powell, USDA Forest Service, CC BY 3.0
 21/24. kép. © Rosemary R. Gillespie (2013), doi: 10.1016/j.cub.2012.11.052
 21/25. kép. © Wollenberg C et al. (2014), doi: 10.1002/ece3.908
 21/26. kép. © Nicolás Baresch Uribe, CC BY 4.0
 21/27. kép. © Charles J. Sharp, CC BY-SA 4.0
 21/28. kép. © Christian Fischer, CC BY-SA 3.0
 21/29. kép. © Pethan, CC BY-SA 3.0
 21/30. kép. © G.L. Lopes
 21/31. kép. © James Keith Lindsey, <https://www.commanster.eu/index.html>
 21/32. kép. © Deli Tamás
 21/33. kép. © PlantZAfrica-SANBI, <https://pza.sanbi.org/oxalis-purpurea>
 21/34. kép. © SANBI, <https://www.sanbi.org/animal-of-the-week/cape-honeybee/>

22. fejezet

- 22/1. kép. © NCSU Hoffmann Lab
 22/2. kép. © Alandmanson, CC BY-SA 4.0
 22/3. kép. © Richard Hutto, <https://www.fs.usda.gov/database/feis/animals/bird/piar/all.html>
 22/4. kép. © MargaretRDonald, CC BY-SA 4.0
 22/5. kép. © J.T. Johansson, <http://angio.bergianska.se>
 22/6. kép. © Callan Cohen, www.birdigafrica.com, CC BY-SA 3.0
 22/7. kép. © MDC Seamarc Maldives, CC BY-SA 4.0
 22/8. kép. © Des Beecey, <https://seashellsofns.org.au/Vermetidae/>

- 22/9. kép. © Michel Dammeron, CC BY-SA 3.0
 22/10. kép. © Csóka György
 22/11. kép. © Csóka György
 22/12. kép. © H. Zell, CC BY-SA 3.0
 22/13. kép. © Laszlo Ilyes, CC BY 2.0
 22/14. kép. © Claude Nozères, CC BY-NC-SA 4.0
 22/15. kép. © Gordon Leppig & Andrea J. Pickart, Public Domain
 22/16. kép. © Thomas Shahan, CC BY 2.0
 22/17. kép. © Pollinator, CC BY 2.5 (GNU FDL)
 22/18. kép. © Maungatautari Ecological Island Trust - <http://www.maungatrust.org/news/default.asp>, Public Domain
 22/19. kép. © Ontario's Invading Species Awareness Program
 22/20. kép. © Leif & Anita Stridvall, www.stridvall.se
 22/21. kép. © Pethan, CC BY-SA 3.0 (GNU FDL)
 22/22. kép. © Alpsdake, CC BY-SA 4.0
 22/23. kép. © Pavel Kirillov, CC BY-SA 2.0
 22/24. kép. © Aviceda, CC BY 3.0
 22/25. kép. © Billy Lindblom, CC BY 2.0
 22/26. kép. © Mwangi Kirubi, CC BY-SA 4.0
 22/27. kép. © frederik.salein, CC BY-SA 2.0
 22/28. kép. © Kristian Peters, CC BY-SA 3.0
 22/29. kép. © Björn S., CC BY-SA 2.0
 22/30. kép. © A. Hussner, EPPO Bulletin, doi: 10.1111/epp.12429
 22/31. kép. © CSIRO, CC BY 3.0

23. fejezet

- 23/1. kép. © Gilles San Martin, CC BY-SA 2.0
 23/2. kép. © Török János
 23/3. kép. Az ábrák között van!
 23/4. kép. © Dario Sanches, CC BY-SA 2.0
 23/5. kép. © JJ Harrison, CC BY 3.0
 23/6. kép. © Gordon Leppig & Andrea J. Pickart, Public Domain
 23/7. kép. © Philippe Bourjon, CC BY-SA 3.0
 23/8. kép. © Sander van der Molen, CC BY-SA 3.0
 23/9. kép. © Hembry és mtsai (2012), doi: 10.1098/rsbl.2011.0771

24. fejezet

- 24/1. kép. © Lieth (1975), doi: 10.1007/978-3-642-80913-2
 24/2. kép. © Ruth Ellison, CC BY 2.0
 24/3. kép. © NOAA: Ocean Exploration and Research, Public Domain
 24/4. kép. © Enger O et al. (1987), *Int. J. Syst. Bacter. Oct.*, 416-421.
 24/5. kép. © JC Schou, CC-BY-NC
 24/6. kép. © NIH

- 24/7. kép. © Smithsonian Environmental Research Center, CC BY 2.0
 24/8. kép. © Horner-Devine and Martiny (2008), doi: 10.1126/science.1147012
 24/9. kép. © Graeme Churchard, CC BY 2.0
 24/10. kép. © Robert Bachand, CC BY NC 3.0
 24/11. kép. © Bjørn Christian Tørrissen, CC BY-SA 3.0
 24/12. kép. © S. Sarbu, In: Pop MM et al. (2023), doi: 10.3389/fevo.2022.1054841
 24/13. kép. © Jones and Lennon (2015), doi: 10.1890/14-1783.1
 24/14. kép. © Jeremy Young, CC BY-SA 4.0

25. fejezet

- 25/1. kép. © In: Jørgensen and Fath (2008)
 25/2. kép. © Richtid, CC BY-SA 3.0
 25/3. kép. © Shhewitt, CC BY-SA 4.0
 25/4. kép. © C. Sili, doi: 10.1007/978-94-007-3855-3_25
 25/5. kép. not known
 25/6. kép. © Lovecz, Public Domain
 25/7. kép. © doi: 10.1038/nature07051
 25/8. kép. © US Forest Service
 25/9. kép. © NASA SeaWiFS Project
 25/10. kép. © SeaWiFS, NASA-GFSC-Orbimage
 25/11. kép. © Steve Jurvetson, CC BY 2.0
 25/12. kép. © B. Bowden, *Nature* 461, 34 (2009), doi: 10.1038/461034a

26. fejezet

- 26/1. kép. © NASA/ESA
 26/2. kép. © Hectonichus, CC BY-SA
 26/3. kép. © Olin Feuerbacher / USFWS, Public Domain
 26/4. kép. © Betz Álmos
 26/5. kép. © Carter Atkinson, U.S. Geological Survey, Public Domain
 26/6. kép. © Török János
 26/7. kép. © Szövényi Gergely
 26/8. kép. © Joseph C. Boone, CC BY-SA 4.0
 26/9. kép. © Deli Tamás
 26/10. kép. © Turóci Ágnes
 29/11. kép. © Szövényi Gergő
 26/12. kép. © Halpern Bálint

27. fejezet

- 27/1. kép. © Jim Harrison, CC BY 2.5
 27/2. kép. © Kovács Tibor
 27/3. kép. © Kovács Tibor
 27/4. kép. © Sid Mosdell, CC BY 2.0
 27/5. kép. © Charles Miller, CC BY 2.0

- 27/6. kép. © Halpern Bálint
 27/7. kép. © Indonesian Ministry of Forestry/AFP
 27/8. kép. © John Barkla CC-BY-4.0
 (<https://eol.org/media/20984016>)
 27/9. kép. © Angus R. McIntosh, In: Woodford and McIntosh
 (2013), ISBN 978-0-478-14981-4
 27/10. kép. © Stephen Moore, Manaaki Whenua – Landcare
 Research (<https://www.landcareresearch.co.nz/>)
 27/11. kép. © Jörg Hempel, CC BY-SA 3.0 de
 27/10. kép. © Public Domain
 27/11. kép. © Ivar Leidus, CC BY-SA 4.0
 27/12. kép. © Török János
 27/13. kép. © John and Karen Hollingsworth, Public Domain

28. fejezet

- 28/1. kép. © Arnaud Bertrand/IRD, doi: 10.1126/science.acz9961
 28/2. kép. © Joachim S. Müller, CC BY-NC-SA 4.0
 28/3. kép. © Heinz Wiele, CC BY-NC-SA 4.0
 28/4. kép. © Meocrisis, CC BY-SA 3.0
 28/5. kép. © Claude Nozères-DFO, CC BY-NC-SA 4.0

29. fejezet

- 29/1. kép. © Skinkis P.A. et al. (2023), EC 1463-E,
 Oregon State University, Extension Service
 29/2. kép. © Csóka György
 29/3. kép. © Csóka György
 29/4. kép. © Te Ara,
<http://creativecommons.org/licenses/by-nc/3.0/nz/>
 29/5. kép. © Szita Éva
 29/6. kép. © Csóka György
 29/7. kép. © Jack Kelly Clark, UC Statewide IPM Program,
 2000 Regents, UC
 29/8. kép. © www.potato beetle.org
 29/9. kép. © C Schwartz, CC-BY-NC-4.0
 29/10. kép. © Csóka György
 29/11. kép. © en:User:Mdf, CC BY-SA 3.0
 29/12. kép. © Francesco Veronesi, CC BY-SA 2.0
 29/13. kép. © Robert Webster / xpda.com / CC-BY-SA-4.0
 29/14. kép. © Tholt Gergely
 29/15. kép. © Christina Butler, CC BY 2.0
 29/16. kép. © Tholt Gergely
 29/17. kép. © Stan Gilliam, CC BY-ND-NC 1.0
 29/18. kép. © Csóka György
 29/19. kép. © Csóka György

Utalások jegyzéke

Balogh János (1913-2002).

Az MTA Biológiai Osztályának elnöke, az ELTE Állattrendszertani és Ökológiai Tanszékének 18 éven át tanszékvezető professzora volt. Egyike a hazai kutatóknak, aki zoocönológiával (ma állatközösségek) foglalkozott és nemzetközi hírnevet ért el. Az 1953-ban megjelent „A zoocönológia alapjai” c. könyve az első



magyar nyelvű közösségökológiai szakkönyv. Munkássága egy jelentős részét azonban a taxonómia területén fejtette ki. A talajzoológiai kutatások keretében – mely tudományág hazai alapítója is – számos expedíciót vezetett trópusi területekre a talajlakó szervezetek jelentőségének vizsgálatára. Ezek közül a páncélos atkák (Oribatidae) világszakértőjeként két fontos kézikönyvet jelentetett meg. Jelentős tudománypolitikai és ismeretterjesztő tevékenységet is folytatott a hazai kutatások fejlesztése és a trópusi biotopok védelme érdekében.

Biom – A bioszféra nagy léptékű, fiziognómiai („küllemi”) felépítést tekintve egymástól elkülönülő egységei, amelyek a különböző klímátípusok alapján alakultak ki. Praktikus okok miatt elnevezésük a növénytársulások alapján történik, például trópusi esőerdő. Földrajzilag távoli területek is egy biomba tartozhatnak. A biotopok fajgazdagsága az Egyenlítőtől a sarkok felé haladva csökken, a fajokra jellemző egyedszám pedig növekszik.

Biotóp (élőhely) – megfigyeléseken alapuló, hasonló megjelenésű természetföldrajzi egység. A biotopnál kisebb léptékű, küllemileg is jól elkülöníthető térbeli egység, ahol adott élőlények populációkat, illetve populációkollektívumokat alkotva tartósan előfordulnak. A szakirodalom speciális esetekre más kifejezéseket – például habitat – is használ.

Bray-Curtis hasonlósági index – Két eltérő élőhely (i és j) között a fajok ($1 \dots k$) relatív egyedszámait alapján becsüli a különbséget, illetve a hasonlóságot (1-). Képlete:

$$BC_{ij} = \sum \frac{|n_{ik} - n_{jk}|}{(n_{ik} + n_{jk})}$$

ahol n_{ik} és n_{jk} a k faj egyedszáma a két élőhelyen. Ha az index értéke 0, akkor teljesen hasonló a két minta, ha értéke 1, akkor a két mintának nincs közös eleme.

Csoportszelekció – A csoport szelekció gondolatát Wynn-Edwards (1962) vetette fel. Szerinte az állati csoportokra szelekció hat. A csoporton belül megkülönböztetnek önző és altruista egyedeket. Az önzők kipusztulnak, az egymással altruisztikusan viselkedők túlélnek. A viselkedésökológusok, például Davies és mtsai (2012), szerint azonban a szelekció gyorsabb az egyedeken, mint a csoportokon, valamint ahhoz, hogy a szelekció hatásos legyen, a csoportoknak (populációknak) izoláltaknak kell lenniük.

A csoportok azonban nem védettek az önző egyedek beáramlásával szemben, ami alapot adhat a csoport szelekció megjelenésére. A csoport szelekciót elvető viselkedésökológusokkal ellentétben a virulencia evolúciójával foglalkozó kutatók valós szelekciós egységnek tekintik a csoportot.

Diszkriminancia analízis – Olyan statisztikai eljárás, melynek során független változók felhasználásával valamilyen szempontból vizsgált populációkat csoportokra választunk szét. Például, a dohányzás elterjedtségét egy populációban milyen mértékben befolyásolja az iskolázottság. A csoportok nem átfedőek a kategorikus változók tekintetében (dohányzik – nem dohányzik). (Podani 1997, 257-264).

Effektív populációméret – Populációgenetikai fogalom, amely annak az ideális populációnak a méretét jelenti, amely legjobban megközelíti a valós populációméretet az allélgyakoriság varianciáját és a beltenyésztés mértékét tekintve (Hanski és Gilpin 1997). A populációdinamikai tulajdonságok alapján az ideális populációban a generációk között nem változik az egyedszám, azonos számú hím és nőstény egyed van és az egyedeknek azonos számú utódja van.

Ekman-spirál – Az Ekman-spirál a vízfelszín alatt kialakuló struktúra, melyben az áramlás iránya a szél irányától a mélység függvényében jelentősen eltér. Fridtjof Nansen norvég oceanográfus a Fram expedíció (1893–1896) útja alatt figyelte meg és írta le a jelenséget. A hatás fizikai magyarázatát Vagn Walfrid Ekman svéd oceanográfus adta meg. A jelenség lényegében a Coriolis-erő következménye, ami szerint az északi féltekén a mozgó objektumokra jobbra kitérítő erő hat (a déli féltekén balra). Ennek megfelelően, ha egy vízfelszín fölött az északi féltekén a szél folyamatosan fúj, akkor a vízfelszíni áramlatra hatással van a Coriolis-erő, ami eltéríti az áramlás irányát jobbra. Az áramlás kitér a szél irányától jobbra, mivel a Coriolis-erő merőleges a haladás irányára, ezért az erő részben a szél ellen hat. A felszíni áramlás magával viszi a mélyebb vízrétegeket is, amelyek áramlási iránya szintén eltér a fölöttük lévő vízréteg haladási irányától. Így egy kisebbfajta örvény alakul ki. A vízmélység növekedésével a sebesség fokozatosan csökken. A kialakult áramlást nevezzük Ekman-spirálnak. (Wikipedia)

ENSO (El Niño Southern Oscillation) – Az El Niño (jelentése: a fiú) Peru csendes-óceáni partjainál, Karácsony tájékán, ciklikusan megjelenő hatás, amely jelentős tengervíz hőmérsékletemelkedést eredményez. A perui partoknál jelentkező kelet pacifikus El Niño hatásokat megkülönböztetik a Csendes-óceán középső térségében zajló közép pacifikus El Niño hatásoktól. A melegebb víztömeg a hideg vizek fölé rétegződve nemcsak perui partoknál okoz melegedést (egyben kisebb szardellamennyiséget), hanem a Csendes-óceán középső (nyugati) részén is. Hatása Ausztrália keleti partvidékén jelentős szárazságot okoz. Ellentétes folyamata az El Niña (a lány) esemény, amely fordított helyzetet idéz elő, vagyis a keleti medencében megnövekedik a táplálékban gazdag mélytengeri víz feláramlása, ami sok csapadékkal és

kedvező halászati körülményekkel jár. A ciklusok 2-7 éves időközökben jelentkeznek.

Facilitáció – (pozitív/serkentő interakciók) – Két vagy több populáció olyan nem fogyasztói kapcsolata, amelyek a résztvevő populációk legalább egyikére előnyösen hatnak. A 80-as évektől egyre nagyobb jelentőséget tulajdonítanak a pozitív interakciók és visszacsatolások természetes közösségekben játszott szerepének. A modellek szerint a pozitív kapcsolatok azokban a közösségekben gyakoribbak, melyek erős fizikai stressz alatt fejlődnek és bennük a fogyasztók tevékenysége jelentős. A facilitáció nem mutualizmus, mert nem adaptív viszonzáson alapul. A facilitáció aszimmetrikus viszony, amelyben egy élőlény kihasználja egy másik jelenlétéből származó, az első számára előnyös helyzetet. Jellemzően a kommenzalizmushoz áll közel (vagy az is), de nem parazitizmus, mert nincs vagy nem lényeges a visszahatása a facilitáló szervezetre. Például egy „nursing” növénynek teljesen mindegy lehet, hogy egy idegen magonc az árnyékában nevelődik (de megtörténhet, hogy a magoncból felnövő növény kiszorítja vagy elpusztítja a neki korábban árnyékot adó egyedet).

Fahrenheit-, Szidat- és Manter-szabály – A Fahrenheit-szabály szerint a szorosan rokon paraziták szorosan rokon gazdafajokon élnek. A Szidat-szabály arra utal, hogy filogenetikailag ősbibb gazdákon, ősbibb parazita fajok élnek. A Manter-szabály kimondja, hogy a) a paraziták lassabban evolváltnak, mint gazdáik, b) a hosszabb filogenetikai kapcsolat nagyobb fokú specializáltságot eredményez a parazitánál.

Fenotípusos plaszticitás – Ugyanazon genotípusnak különböző morfológiai, biokémiai, viselkedési stb. megjelenési (fenotípusai) lehetnek különböző ökológiai környezetekben. A plaszticitás mértéke a lehetséges változási tartomány szélességére utal.

Filogenetikai kontroll – Filogenetikailag rokon fajoktól származó morfológiai, fiziológiai, viselkedési stb. adatok statisztikai értékelésekor nem alkalmazhatók függetlenséget feltételező (ANOVA stb.) eljárások, mert a rokonság miatt ezek nem független tulajdonságok. Emiatt csak speciális módszerek használhatók, amelyek ezt a problémát kiküszöbölik (Harvey és Pagel 1991, Garamszegi 2014).

Izoklína – (A görög *iso* = azonos és *cline* = meredekség szavak összetételéből.) Az izoklína olyan vonal, amely azonos értékű pontokat köti össze.

Jermy Tibor (1917-2014).

Kezdetben mint vegyész, később az akkori Növényvédelmi Kutató Intézet Állattani Osztályának vezetőjeként, majd annak igazgatójaként dolgozott 1978-ig. A növényvédelmi entomológia minden ágát művelte, taxonómiai munkát is végzett. A magyar



mezőgazdasági fénycsapda-hálózat, az 1950-es években rendkívül jelentőssé vált behurcolt kártevőket vizsgáló keszthelyi laboratórium, majd az intézet terepi laboratóriumának (Júlianna-majori állattani kutatóhely) létrehozója és későbbiekben, mint az MTA Biológiai Osztályának elnöke, tudáspolitikai események résztvevője. Ismeretanyaga és kutatási területe igen széles volt, azonban elsősorban a növényevő rovarok és tápnövényeik viselkedési és evolúciós kapcsolata érdekelte. Világhírűvé vált az ún. szekvenciális evolúció elvének kidolgozásával érte el. (Fotó: Samu Ferenc)

Juhász-Nagy Pál (1935-1993).

A hazai ökológus társadalom legjelentősebb személyisége, aki munkásságával alapvetően változtatta meg az ökológiai szemléletmódot. Képzettségére nézve botanikus, azonban a szünbiológia fogalmkörébe, módszertanának és modelljeinek kidolgozásával az állatökológiát művelők számára is fontos alapelveket



adott. Diplomáját az ELTE-n szerezte, majd a debreceni egyetemen tanított, végzetül ismét visszakerült az ELTE-re, mint a Növényrendszertani és Ökológiai Tanszék tanára. Legismertebb és talán legjelentősebb könyve „Egy operatív ökológia hiánya, szükséglete és feladatai”, amely az ökológia teljes területét érintve összefoglalja felfogását. Más munkáiban foglalkozott az „eltűnő sokféleség” problémájával, humánökológiával és a szünbiológia egyéb kérdéseivel. Közismert volt rendkívüli ismeretanyagáról és műveltségéről.

Kikereszte(zöd)és – Az angol „outbreeding” szó szerinti fordítása, megfelelő magyar kifejezés híján. Genetikailag távol lévő egyedek egymással történő szaporodása, mellyel a beltenyésztést elkerülhetik.

Kladogram – A rokonsági kapcsolatok ábrázolása („elágazó fa”), amely hierarchikus rendben tünteti fel egy adott taxon tagjainak relatív filogenetikai rokonsági viszonyait egy vagy több (morfológiai, molekuláris genetikai, kémiai vagy más) tulajdonság szempontjából.

Koevolúció geográfiai mozaik elmélete – Olyan koevolúció, amely tér-időben eltérő intenzitással zajlik a résztvevő felek között egy adott geográfiai térségben, vagy akár lokális populációfragmensek között (Thompson 1994, 2005).

Kompartment – A jól elkülöníthető, de egymással kapcsolatban lévő táplálkozás hálózatokat kompartmenteknek nevezzük. Kompartmentnek tekinthető például egy tengerparti trópusi esőerdő és a tengerparti terület. Összekapcsolódásuk olyan populációk egyedei által lehetséges, amelyek kölcsönösen használják a másik által nyújtott forrásokat. A tengerpartra kivetett elpusztult szervezeteket az esőerdei koprofág fajok, a zöld növényeket esetenként egy harmadik kompartmenthez tartozó tengeri szervezetek is fogyasztják.

Kongruencia – Két kladogram topológiája közötti részleges vagy teljes megegyezés. Kongruencia esetén a fajsintű kölcsönhatásokban (ragadozó–zsákmány, herbivor–növény, mutualista partnerek) résztvevő fajok a filogenetikai fák két oldalán megfelelnek egymásnak. Kongruencia esetén a két kladogram között létrejött mintázat szignifikánsan eltér a véletlenszerűen keletkezettől. Inkongruencia esetén a vizsgált filogenetikai fák (kladogramok) topológiája között nincs megegyezés.

Konkáv és konvex függvény – Olyan maximum-függvény, amelynek érintője felette (konkáv), illetve alatta (konvex) halad. Lásd a matematikai levezetést is: (Holczhauser Károly Zsolt, https://hu.wikipedia.org/wiki/Konvex_%C3%A9s_konk%C3%A1v_f%C3%BCggv%C3%A9ny). Egy másik megközelítés szerint a konvex görbe olyan $f(x) > 0$ függvény, amelynek van olyan belső szakasza, ahol két pont összekötése valamilyen gradiens emelkedését mutatja. Ezzel szemben konkáv görbe függvénye $f(x) < 0$ és van olyan belső szakasza, ahol két pont összekötése valamilyen gradiens csökkenését mutatja. (Utalások 1. ábra)

Kovariancia – Két egymástól különböző valószínűségű változó együtt mozgása esetén a kovariancia (és a korreláció is) az egymástól való függőséget méri.

Közepes gyakoriságú zavarás – A bolygatás mértékére utal (az időbeliség mellett azonban a bolygatás nagyságát is jelenti), amely a feltételezések szerint a „legnagyobb” fajgazdagságot eredményezi és tartja fenn egy adott területen. Például, természetvédelmi gyepekkelésnél évente egy, esetleg két alkalommal végzett kaszálás, vagy mérsékelt legeltetés eredményezi a legmagasabb növényi fajgazdagságot.

„Közös kert” (common garden) kísérlet – Olyan kísérleti elrendezés, melyben a különböző ökológiai környezetekből származó és fenotípusosan eltérő, de ugyanahhoz a fajhoz tartozó növényeket vagy állatokat egyetlen közös területre telepítik és megfigyelik növekedésüket, szaporodásukat, viselkedésüket stb. Ez a módszer alkalmas arra, hogy a genetikailag determinált tulajdonságokat elkülöníthessék a fenotípusos (feltételezetten nem genetikailag meghatározott) adaptációtól, amit egy környezet tart fenn. Ennek egy bizonyítéka lehet az, ha a „közös kertbe” telepített fenotípusok egy vagy több nemzedék után megváltoznak. Ha megtartják fenotípusos vonásaikat a közös kertben, akkor ezek a tulajdonságok genetikai meghatározottsággal rendelkeznek.

L'Hospital-szabály – A határérték számítás egyik módszere, amely a $0/0$ és a ∞/∞ típus esetekre alkalmas.

Ljapunov stabilitás – Egy nem lineáris autonóm működésű rendszert akkor mondunk Ljapunov értelemben stabilisnak, ha az egyensúlyi állapot bármely környezetéhez találunk egy olyan nullánál nagyobb maximális kitérítést, amelynél kisebb kitérítések esetén a rendszer garantáltan visszatér az eredetileg meghatározott környezetbe. Ez a definíció egyrészt feltételezi, hogy az állapotváltozóknak van normája, vagyis értelmezhető az egyensúlyi állapot környezete, másrészt

nem követeli meg, hogy a rendszer visszatérjen a kiindulási állapotba, csak annak környezetébe.

Magbank – A talaj felső rétegében megtalálható, különböző vegetációs időszakokban képződött, csírázásra képes magvak összessége. Magbankot főleg az egygyári növényfajok képeznek (pl. a vetési bükköny, *Vicia sativa* ssp. *nigra*). A magbank kockázatsztosztó stratégia következtében jöhet létre, mert a kedvezőtlen év(ek) ellenére is biztosítja a populáció fennmaradását.

Markov-lánc (ML) – ismétlődő események sorrendjének megállapítására alkalmas statisztikai eljárás. Különböző fokú ML-ek léteznek. Az első fokú ML azt feltételezi, hogy egy esemény bekövetkezésére csakis a közvetlenül előtte történt esemény van hatással.

Mesterséges táptalaj – Növény- és állatfajok ellenőrzött körülmények közötti nevelésére szolgáló anyagok. A növényevő és más rovarokat kísérleti körülmények között gyakran nevelik táptalajokon. Ezek lehetnek teljes mértékben vagy részben „mesterségesek”. Az első esetben a (szintetikus) táptalaj nem tartalmaz „természetes” anyagokat, pusztán az életműködésekhez szükséges kémiai vegyületeket. A második változatban növényi anyagok is találhatóak, ezek azonban nem a rovarfaj tápnövényeiből származnak. A tapasztalatok szerint, elsősorban a polifág, növényevő rovarfajok nevelhetők sikeresen olyan táptalajokon, amelyek semmiféle specifikus növényi vegyületet nem tartalmaznak.

Nem lineáris rendszerek és folyamatok – Ezekben a változók nem arányos módon kombinálódnak. Például a független változó egységnyi változására a függő változó nem lineárisan változik, hanem annak valamilyen hatványával vagy négyzetgyökével.

Niche konzervativizmus – Az a tendencia, melynek során a filogenetikai leszármazási vonalak megtartják forráshasznosítási tulajdonságaikat és az új taxonok hasonló niche-eket tudnak csak elfoglalni. Például, szűk tápnövénykörű (specialista) herbivor rovar a speciációt követően keletkező faj is specialista marad.

Növényi tolerancia – Egy növény azon tulajdonsága, mely lehetővé teszi valamilyen mértékű károsodás (pl. szövetvesztés) elviselését anélkül, hogy az egyed szaporodási sikere számottevően csökkenne.

Ockham borotvája (vagy a parszímónia elve) – William Ockham, XIV. századi angol filozófus nevéhez fűződő elv, mely szerint két, ugyanarra a jelenségre vonatkozó magyarázat közül az egyszerűbbet kell választani.

OTU (Operational Taxonomic Unit) – magyarul Kezelhető Taxonómiai Egységek. Gyakorlatias megközelítés a faj helyettesítésére, amikor nem áll rendelkezésre tradicionális klasszifikáció, mint például a mikrobiális szervezetek esetében. A molekuláris genetikai vizsgálatokban a 16S rRNS szekvenciák együttese, amelyben az OTU-k valamilyen mértékű divergenciája mutatható ki.

Ökoszisztéma – (Ökológiai rendszer) – Élőlényközösségek ökológiai szempontú tanulmányozására konstruált

rendszerelméleti modell. Az ökoszisztéma határai önkényesen választhatók és számszerűsíthető elemei összekapcsoltak. Segítségével folyamatok (pl. energiaáramlás) és összefüggések leegyszerűsített formában vizsgálhatók. Ökoszisztéma lehet egy láprét, egy gyertyános-tölgyes, a Balaton, vagy egy természetvár, ha rendszerelméleti alapon vizsgáljuk őket. Elterjedt az a meghatározás, mely szerint az ökoszisztéma az élőlények közösségei és az abiotikus környezetük. Ez a definíció azonban nélkülözi a rendszer szemléletet, ezért tévesnek tekinthető. Ebből az is következik, hogy felesleges használnunk a Dunára, hogy dunai ökoszisztéma, vagy egy erdőre, hogy erdei ökoszisztéma, ha élőlényközösségként tekintünk rájuk és nem rendszermodellek segítségével próbáljuk értelmezni a működésüket [MTA Ökológiai Bizottsága (1987)].

Pillangó hatás – E.N. Lorenz amerikai meteorológus által használt kifejezés. Az USA közép-kontinentális államaiban (Kansas, Oklahoma, Texas stb.) gyakori tornádók modellezésénél azt tapasztalta, hogy ha modelljeinek bemeneti paramétereit csak rendkívül kicsiny mértékben változtatja meg, a kimeneti változások rendkívül nagymértékűek lehetnek. Köznapi használatban kb. a.m. „ha egy pillangó Braziliában megrebbenti a szárnyát, az Ausztráliában esetleg vihart idéz elő”.

Plankton paradoxon – Az az ellentmondás, ami a tengeri fito- és zooplankton fajgazdagsága és a környezet (tengervíz) feltételezett homogenitása között keletkezik. Interspecifikus versengést feltételezve azt várjuk, hogy az azonos forrásért zajló versenyben sok faj kizáródik és jóval alacsonyabb fajgazdagság keletkezik. A tapasztalat azonban nem ezt mutatja. A paradoxon kielégítő megoldása még várat magára. Sokan azt feltételezik, hogy a vízmozgás (hullámozgás) következtében a környezet olyan gyorsan változik, hogy egyetlen populáció sem képes akkora méretet elérni, ami lehetővé tenné más populációk kizárását.

Preadaptáció – Egy új helyzetben szükséges funkció betöltése evolúciós változások nélkül (Janzen 1985a). Például, a növényevő rovarok tápnövényköre genetikailag rögzült tulajdonság (legalábbis a mono- és oligofág fajok esetében). Egy adott rovarfaj elterjedési területén nem található az összes növényfajjal, amelyeken egyébként képes lenne táplálkozni. Ha átkerül vagy áthelyezik olyan földrajzi helyre, ahol korábban nem fordult elő és egy számára ismeretlen, de tápnövényeivel közel rokon növényfajjal találkozik (amelyen eddig soha nem táplálkozott), preadaptációja következtében azt elfogadja és életképes populációt hoz létre. Klasszikus példája a burgonyabogár és a burgonya kapcsolata.

Sajátérték (eigenvalue) – Szimmetrikus mátrixok karakterisztikus egyenletében szereplő skalártípusú ismeretlen, amelynek megoldásai a háttérdimenziók fontosságát tükrözik (pl. a megmagyarázott variancia százalékában) (Podani 1997).

Sajátvektor – Szimmetrikus mátrixok karakterisztikus egyenletében szereplő vektortípusú ismeretlen, amelynek

megoldásai a háttérdimenziók grafikus illusztrálásához szükséges koordináták kiszámítására alkalmasak (Podani 1997).

Sáringer Gyula (1928-2009).

Entomológus és ökológus, aki az 1957-ben létrejött, a Növényvédelmi Kutató Intézet Keszthelyi Laboratóriumának vezetője volt. Ezt az intézetet a behurcolt burgonyabogár biológiájának és az ellene való védekezés lehetőségeinek vizsgálatára hozták létre, azonban a későbbi évek során más fajokon is széleskörű kutatómunka folyt. Sáringer Gyula főként a rovarok nyugalmi állapotával (diapauza) foglalkozott. Részletesen vizsgálta a fotoperiódus, a hőmérséklet és a táplálék jelentőségét a diapauza kiváltásában. Egy ideig a mai nevén Pannon Agrártudományi Egyetem rektora volt.



Sejtmag polihedrozis vírusok – A Baculoviridae család tagjai, melyek rovarok, főként lepkefajok lárvastádiumait támadják meg. A lárvák testét elfolyósítják, amivel a továbbterjedésüket biztosítják a növényen, mert más lárvák a növényi szövet rágásakor a vírustesteket felveszik. Az ugyanebbe a családba tartozó **granulózis** vírusok hasonlóan fejtik ki hatásukat. Nagymértékben specifikusak. Például az almamoly granulózis vírusa, éppen specifitása következtében célzottan használható az almamoly ellen. A kétféle vírust az inklúziós test felépítéséhez előállított polihedrin, illetve granulin jellemzi.

Specializáció – A specializáció a rendelkezésre álló források limitált részének használatát jelenti. A környezeti tényezők, például táplálékul szolgáló objektumok szűk köre (húsevőknél csak bizonyos állatfajok, növényevőknél egyetlen növényfaj vagy egy növény család tagjai) jelenti a specializációt. Amikor a természetes szelekció egy populáció abiotikus tolerancia határait v. táplálék/tápnövény körét beszűkíti, a populáció specializálódik.

Szelényi Gusztáv (1904-1982). A Magyar Királyi Rovartani Állomás, a mai Agrártudományi Kutatóközpont, Növényvédelmi Intézetének jogelődje, Állattani Osztályán dolgozott, kezdetben mint fizetetlen szakmunkaerő, majd 26 éven át az osztály vezetője. Szakterülete igen széles volt, az entomológia növényvédelmi és taxonómiai (elsősorban a mikrohymenoptérák) területén egyaránt ismert volt. Foglalkozott hazai és behurcolt rovarfajok biológiájával és az ellenük való védekezéssel. Az ökológia területén végzett

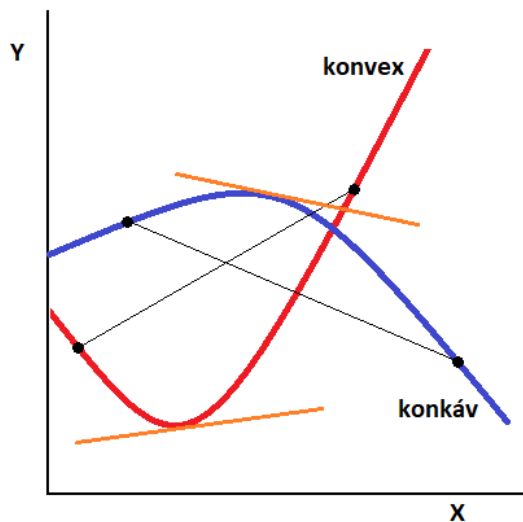


legjelentősebb hozzájárulása a közösségökológia, az akkor szünökológiának nevezett, tudományterületen a „táplálkozásbiológiai életformák” és az állatársulási kategóriák leírása, amely a mai niche-elmélet funkcionális megközelítésének iránya volt. Számtalan közleménye mellett a Szelényi Gusztáv Alapítvány gondozásában megjelent akadémiai doktori disszertációja („Az agrozoocönológia alapvonalai”, 1956) kiemelkedő jelentőségű.

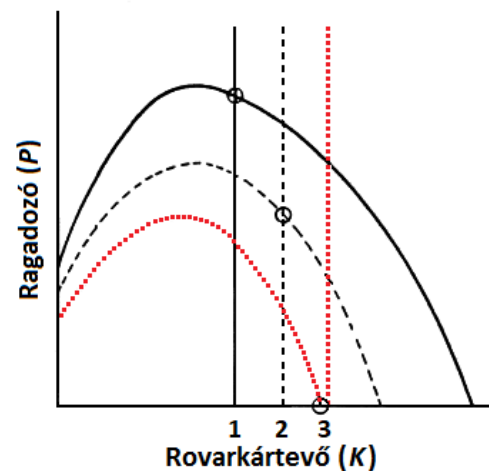
Volterra-elv – Volterra (1926) kimutatta, hogy inszekticidek alkalmazása esetén paradox helyzet áll elő: a kártevő populációmérete az intenzív permetezés ellenére is növekedhet. A rovarölőszer ui. nemcsak a kártevőt, hanem annak természetes ellenségeit is elpusztítja, ezáltal egy fontos kontrolláló tényező alól mentesíti a kártevőt (Utalások 2. ábra). A zsákmány (rovarkártevő, K) izoklína egycsúcsú (unimodális), a ragadozó (P) izoklína pedig függőleges egyenes. A két izoklína metszéspontja egyensúlyi populációméretet eredményez. Ha nem használunk ölőszert, akkor az ábrán a fekete folytonos vonalak metszéspontjában van az egyensúly. A kártevő populációméretét az 1-es szám

mutatja. Ha a kártevő elleni védekezésre inszekticidet használunk, az „lefelé nyomja” a kártevő izoklíneját (szaggatott vonal), de ugyanakkor a természetes ellenséget is pusztítja és így a kártevő egyensúlyi mérete 2-nél lesz. Egy újabb inszekticid dózis tovább nyomja lefelé a kártevő izoklíneját, és tovább csökkenti a kártevő egyedszámát (pontosított vonal). Ennek eredményeként a 3-as pontnál a természetes ellenség kipusztul. Ahhoz, hogy az inszekticides kezelés előtti kártevő populációméretet elérjük, egyre több rovarölőszerre van szükség. Az „ördögi kör” megindul ... A tapasztalat teljes mértékben bizonyította az elvet! Az inszekticid tehát alapjában úgy „viselkedik”, mint a predátor, azaz eltolja az izoklíneját (Rosenzweig 1977).

Zipf-törvény – George Kingsley Zipf amerikai nyelvész által megfogalmazott törvényszerűség, amely azt mondja ki, hogy egy nyelvben bármely szó gyakorisága fordított arányos a gyakorisági sorrendben elfoglalt helyével. Vagyis a leggyakoribb szó kb. kétszer gyakrabban fordul elő, mint a második leggyakoribb és háromszor, mint a harmadik leggyakoribb és így tovább.



Utalások 1. ábra. A konkv (kék vonal) és konvex (piros vonal) függvény grafikonja. A narancssárga vonalak érintők, a feketék azokat a belső pontokat kötik össze, amelyek emelkedést vagy csökkenést fejeznek ki.



Utalások 2. ábra. A Volterra-elv. A kártevő természetes ragadozójának (P) egyedszáma a kártevő (K) egyedszámának függvényében. A kis körök az egyensúlyi populációméreteket jelölik. A növekvő számok a kártevő egyedszámának növekvő mértékét jelölik. A Volterra-elv hasonlóan működik a parazitoid-gazda rendszerben is. További magyarázatot a címszónál [Rosenzweig (1977) nyomán módosítva].

Név- és tárgymutató

A

Abiotikus lebomlás

314, 332

abomasus

208

abszencia

483, 488, 520

abundancia

41, 122, 126, 150, 154, 191, 214, 219, 322, 339, 345,
442-457, 458-484, 493, 498, 508, 514, 520, 529, 540, 543,
551-558, 571-579, 590-594, 612-615, 623, 658, 667, 720

adaptív

16, 32, 103, 116, 143, 205, 243, 254, 305, 362, 364, 368,
376-382, 413-421, 432, 435, 443, 486, 503, 557, 568-572,
580, 581, 600, 632, 689, 706, 749

addíció

767

additív

95, 195, 266, 381, 463, 475, 481, 553, 565

additív

767

adverzitás

370, 371

aerenchyma

711

aggregált

20, 107, 154, **226-234**, 264, 319, 391, 404, 470, 568, 581,
591, 653

agresszivitás

360

agresszív mimikri

241, 352

aktuális niche

27

Al³⁺

17

alaphőtermelés

15

alapítómodell

627

alap metabolikus ráta

15, 16

alap populációnövekedési ráta

37, 48

albedo

583, 612, 698

alfa-diverzitás

462-464, 480, 481

alkaloid

280, 371, 378, 570

alkánok

184, 304, 353

alkohol dehidrogenáz

334

Allee-hatás

52, 75, 124, 137, 532, 592

allél

78, 83, 86, 87, 101, 148, 206, 287, 368, 474, 762

allelökemikáliák

183, 197, 416, 766

allelópátia

183, 343, 371, 446, 587

Allen-szabály

16

allochton

316, 330, 449, 455, 490, 494, 499, 512, 532, 534, 557, 616,
664, **667-674**, 677, 681, 682, 690, 764

allokáció

80, 81, 90, 91, 97, 347, 362, 373, 381, 405

allometria

16, 675

allomonok

350

allopatrikus

254, 255, 261, **267**, 270-275, 413, 420, 446, 462, 580, 610,
722

alternatív állapot

130, 153, 433, 526, 579, 704

alternatív közösség

579, 580

alternatív stabilis állapot

127, 548, **577**, 579, 618

alternatív stratégia

121

altruizmus

279, 292

amenzalizmus
156, 290, 371, 529
amidzármasok
766
aminosavak
20, 110, 183, 184, 185, 201, 284, 344, 362, 586
ammónia
210, 214, 323, 669, 690, 706, 713
ammónium-ion
706
anadrom
91, 111, 668
anaerob bomlás
340
anamnox
706
anöcikus
318, 342, 343
antagonista
83, 101, 279, 287, 344, 516, 562, 731
antagonizmus
156, 257, 263, 270, 286
antifungális
157
antigén
247, 379
anyagfluxus
705
anyai hatás
82, 164
apozematikus
341, **358**, 359, 360, 367, 368, 379, 433
apparencia
182, 347, 369, 370, 371
apparens verseny
603
arbovírusok
223
Archibald-modell
647
architektúrális komplexitás
180, **182**, 420, 540, 624, 642
aritmetikai becslés
98
Arrhenius-modell
633, 652
aszimmetrikus
12, 13, 58, 59, 60, 68, 70, 117, 130, 258, 259, 261, 277, 279,
283, 287, 289, 297, 298, **302**, 303, 304, 358, 371, 412, 413,
420, 422, 425, 430, 433, 474, 491, 501, 532, 534
aszinkronia
179, 415, 551, 554, 555
asszimiláció
210, 328, 674, 680

asszociáció (ellenálló képesség, védelem)
214, 376, 381
asztalközösség (kommenzalizmus)
156
Atlanti-óceán
190, 398, 461, 666, 692, 701, 708, 724
atmoszféra
663, 688, 693, 695, 722
attraktor
129, **130**, 134, 532, 535, 547, 577, 593
autochton
291, 332, 449, 455, 663, 664, 667, 668
autolízis
332, 340
autotoxicitás
183, 363, 371, 378
autotrof respiráció
661
avarbontó
319
avarlebomlás
314, 345
avarprodukción
320, 343
averziós tanulás
211, 213

Á

álcázás
351, 365
állandó erőfeszítés (fix erőfeszítés)
759
állandó környezetet
312
állandó maradék (fix maradék)
759
állandó mennyiség (fix mennyiség, kvóta)
757-759
állati személyiség
103, 257, 275
állattársulás
444
álomkór
222, 239, 248, 252, 379
áramlás
97, 121, 443, 518, 534, 601, 602, 681, 747
árapály zóna
43, 105-109, 144-153, 253-271, 389, 445, 499, 531, 549, 579,
601-609, 623, 626, 665, 680
árnyéklevél
375
ásványi anyagok
324, 712, 736, 744

átfedési gráf
489, 505, 506
átvitel (betegség, parazita)
222-240, 248-254
átvitel (energia)
488-512, 657-674

B

Bagabag
267
Bajkál-tó
337
Barro Colorado
119, 291, 369, 568, 570, 591, 610
Bates-mimikri
353, 432, 433
bazális faj
521, 526, 535, 544
Belt-testek
282
beltenyésztés
105, 107, 115, 116, 138, 613, 654, 738, 740, 742
beltenyésztési leromlás
742
bendőkényszer
390
Bergmann-szabály
16, 151, 152
bevésődés
201
béltraktus
186, 209, 215
béta-diverzitás
458, 463, 464, 470, **480-482**, 571, 599
bifurkáció
74, 549
bilaterális
300
bilharzia
227
bimodalitás
150
binomiális eloszlás
255, 477
biodiverzitás
152, 238, 459, 462, 476, 526, 536, 539, 591, 611, **719-731**,
744, 751, 755
biogeokémiai
132, 443, 685-688, 693, 702, 703
biológiai piac
277, 306
biológiai pumpa
660, 714

biológiai sokféleség
420, 458, 459, 536, 720, 721, 739, 769
biológiai védekezés
162, 168, 527, 623, **767-771**
biomassza
18, 24, 63, 64, 126, 186-195, 198, 218, 219, 225, 237, 277, 279,
293, 294, 295, 314, 316, 325-328, 331, 332, 333, 336, 338, 339,
340, 344, 350, 370, 434, 450, 455, 462, 472, 478, 488, 490, 491,
493, 494, 498, 499, 500, 501, 513, 514, 515, 516, 520, 531, 534,
535, 536, 537, 538, 539, 540, 541, 544, 548, 550-556, 563, 575,
579, 582, 585, 597, 598, 600, 602, 607-609, 626, 628, 658, 659,
660-668, 671-675, 678-681, 684, 685, 692, 697, 699, 703, 705,
711, 715, 745, 747, 748, 760
biomassza-piramis
658, 674, 675
biomassza-reguláció
63
biomok
13, **140-147**, 187, 207, 320, 330, 336, 426, 427, 472, 583,
617, 618, 659, 673-677, 685, 688, 694, 726, 731
bioszféra
142-146, 412, 695, 714, 761
bióta
651, 699, 701
biotikus lebontás
314, 322, 323
biotikus szűrőhatás
562, 569
biotípus
375, 379
biotrofok
222
Bismarck-szigetvilág
564, 580
biztosítási hipotézis (hatás)
549, 554
biztosítási (pufferoló) hatás
531
biztosra menni (bet hedging)
93, **98**
bolygatás
370, 371, 578, 579, 593, 596, 610
Bonner törvény
21
Bordeaux-i lé
765
boreális
19, 164, 677, 685, 731
bottom-up
237, 238, 363, 488, 493, **500-502**, 629, 682
brachypter
115
Bradford-görbe
98, 479

brakkvíz
17

bruttó populációnövekedési ráta
37, 48, 49

bruttó primer produkció
659, **661**, 665, 672, 676, 714

bubópestis
221, 250

C

C3-as
182, 208, 544, 619, 642, 670, 697

C4-es
182, 208, 472, 544, 618, 619, 628, 642, 670, 697

CaCO₃
714, 715

C-allokáció
680, 711

CA^z
460, 477, 633, 636

cellulóz
186, 188, 192, 197, 209, 210, 280, 319, 325-328, 333, 334,
375, 376, 473

census
38

„centrum” hipotézis
727

Cerrado
195, 207, 572, 598, 617

célpont
634-636

chaparral
33, 54, 601, 617

cianobaktérium
327, 374, 450, 579, 590, 672, 691-695, 706, 708

cianogén anyagok
183

ciklikus fenotipikus válaszok
379

ciklikus legelés
215

cink
190, 355

citrusültetvények
768

Cl
18

C:N arány
24, 326, 686, 700

C:N:P arány
329

C:N:S:P arány
686

Co
692

CO₂
13, 19, 20, 208, 219, 315, 322-326, 328, 333, 539, 540, 618,
657, 660, 663-670, 677-685, 692, 697, **699-715**, 729, 745,
753

CO₂-fluxus
677

cobwebbing
73, 75, 159, 171, 178

Connell
105, 117, 123, 227, 260, 269, 420, 446, 571, 609, 624

corolla
576

Costa Rica
215, 469, 501, 533, 552, 689

cönózis
444

C:P arány
20, 24, 316, 321, 684

Cu
19, 692

cukrok
182, 185, 201, 333, 334, 337, 343, 375

currency
410

Cs

csapadék
13, 42, 61, 69, 119, 122, 140, 144, 145, 196, 213, 214, 322,
325, 335, 574, 579, 583, 593, 619, 663, 669, 670, 676, 689,
693, 695, 725, 726

csatolt oszcilláció
163, 175

csillapodó oszcilláció
130, 135

csomópont
313, 491, 507

csomós (eloszlás)
107, 301

csonkított
150, 467, **468**, 478, 479

csonthéjas
186, 750

csontnövekedés
100

csontok
341

csontoshal
100, 188, 723

csoportszelekció
94, 216

csúcsragadozó
236, 237, **492-495**, 499, 513, 519, 521, 526, 533-535, 557,
608, 656, 748, 749
csúszó memóriablak
392, 394

D

Damuth törvény
21
Daphne
267, 421
darwini démon
86, 90
darwini medicina
248
Dánia
270, 271, 743
DDD
769
DDT
125, 246, 247, 752, 765-769
defaunálási kísérlet
639
defoliáció
192, 216, 376, 603
dekomponálás
316, 333, 339, 540, 595, 606, 662, 688, 690, 706, 713
demográfiai fa
50
demográfiai sztochaszticitás
135
dendrogram
473
denitrifikáció
323, 695, 697, 702, 706, 713
denzitás
16, 41, 52, **59-75**, 107, 114, 168, 253, 261, 331, 375, 385,
441, 445, 453, 454, 514, 520, 525, 558, 613, 623, 628, 643,
649, 679, 739, 756-759
denzitásfüggetlen
60-62, 69, 130-134, 601
denzitásfüggő
58-69, 74, 97, 127, 133, 134, 162-165, 204, 212, 231, 235,
259, 285, 296, 300, 331, 386, 425, 427, 513, 558, 624, 679
depresszió
115, 285
destabilizáció
578
determinisztikus
124, **131-134**, 154, 162, 228, 250, 268, 386, 396, 410, 422,
442, 452, 468, 478, 489, 529, 549, 561-567, 572, 574, 582,
585, 591, 612, 649, 656, 739

determinisztikus szerveződés
561
deterrens
185, 202, 355
detoxifikációs rendszer
204
detritivor
130, 156, 157, **318, 326, 327, 328, 344, 346**, 501, 512, 513,
533, 562, 590
detritusz
188, **314-318**, 320, 323, 326-333, 339, 345, 346, 446, 494,
500, 511, 513, 521, 533, 534, 564, 664, 668, 680, 714
Dél-Afrika
145, 285, 571, 572, 578, 751
dém
205
diapauza
22, 42, 206, 617
differenciaegyenlet
134, 162
differenciálegyenlet
21, **64, 71-75**, 133-137, 157, 162-164, 168-170, 251, 262 277,
293-295, 520, 535, 647, 649
diffúzió
19, 154, 403
diffúz koevolúció
160, 417-419, 422, 427
dimetil-szulfid
348, 693, 698
dinamikus egyensúly
127, 132, 547, 636
dinamikus élettábla
45
dinamikus készletmodell
760
dinamikus modell
754, 759, 760
direkt hatás
448
diszharmónia
652
diszperzió
105-124
diszperzió „költsége”
116
diszperzió (limitált)
592
diszturbancia
264, 596
diurnális ciklus, diurnális mozgás
109
divergencia
420, 638, 651

- diverzifikáció
205, 291, 435
- diverzifikációs ráta
382, 418, 420
- diverzitás particionálása
458, 481
- djenkol
20
- DNOC
765
- DOC
327, 333, 657, 667-669, 672, 682, 683, 690, 692, 699
- domácia
282, 290, 349
- domesztikálás
349, 744
- dominancia
193, 445, 458, 462, 465, 472, 476-479, 482, 484, 555, 556, 627
- dominanciamodell
627
- donor-kontrolláltság
157, 315, 320
- dögevők
142, 143, 269, 330, 341, 342
- döntési fa
741, 742
- döntési mátrix
396
- döntési pont, döntési rendszer
741, 742
- döntési szituáció
386
- drift
367, 368, 433, 561, 570
- DSMA
766
- durvaszemcséjű
142
- E**
- EAR
653, 654
- Ecotron
456, 538, 540
- EEH-modell
493, 494, 502
- efemer
42, 96, 114, 194, 329, 370, 371, 377, 449, 534, 565, 611, 617, 628
- effektív hőösszeg
14
- effektív populációméret
864
- effektív specializáció
207
- egyedi optimalizáció
41, **87-91**, 275, 396
- egyedszám–fajszám függvény
631, 644
- egyenletes eloszlás
107, 154, 227, 468, 475, 478, 581, 745
- egyenletesség
458, 462, 464, 465, 469, 472, 479-483, 540, 550, 555, 556, 608
- egyensúlyi fajszám elmélet
631, 634-637, 642, 644, 650
- egyensúlyi modell
130, 131, 619
- egyensúlyi populációméret
219
- egyéves növény
41, 48
- egyéves szemelpár
146
- egymásbaágyazottság (egymásba ágyazott)
132, 146, 147, 238, 290, 310, 447, **471, 473, 480, 481, 495, 496, 517**, 562, 564, 572, 633, 656
- egyszer szaporodó (szemelpár)
37, 41, 42, 43, 47, 48, 52, 81, 96, 134, 146, 228
- együttélés
26, 130, 133, 222, 234, 261-263, 268, 275, 461, 570, 594, 609
- együtt-előfordulás
584
- együttes
12, 13, 20, 24, 27, 31, 45, 93, 100, 122, 148, 151, 168, 181, 199, 200, 205, 232-236, 253, 261, 284, 289, 293, 311, 325, 339, 356, 358, 361-365, 368, 380, 385, 387, 405, 410, 417, **444**, 452, 453, 462, 468, 475-478, 492, 499, 516, 535, 540, 553, 555, 562, 597, 607, 619, 626, 635, 646, 648, 672, 698, 708, 722, 723, 728, 741, 755, 761
- ektoparazita
113, 227, 244, 253, 413, 424, 564, 573, 605, 633
- ektoterm
14, 683, 726
- ektozoochoria
582
- elárasztásos telepítés
768
- elektivitása
34
- elemek
17, 21, 23, 37, 57, 103, 108, 125-128, 151, 154, 157, 182, 316, 325, 333, 336, 351, 443, 444, 453, 510, 535, 554, 562, 571, 617, 628, 640, 669, 681-684, 688, 690-694, 703, 752

elemküszöb arány
 23
 elfogadható nem tápnövény
 205
 ellenálló képesség
 214, 238, 289, 298, **347-350**, 356, 362, 365, 370, 371,
 374-380, 381, 414, 416, 436, 473, 525, 543, 587, 630, 767
 ellenségmentes helyek
 471
 El Niño
 267, 700, 754, 758, 761, 864
 előfordulási (incidencia) függvények
 565
 előfordulási (incidencia) függvény modell
 649
 eltartóképesség
 58, 61, **62-70**, 121, 125, 127, 130, 134-137, 172, 173, 262,
 263, 294, 295, 512, 520, 735
 eltartóképesség növelése paradoxon
 172, 173
 elterjedés
 111, 150, 253, 302, 725, 727, 739
 Eltoni-piramis
 449
 elvonásos kísérlet
 261
 E-maximalizáció
 407
 emigráció
 106, 509, 650, 654
 endemikus faj
 682, 725
 endemizmus
 481
 endocarpium
 750
 endoparazita
 89, 239
 endoszimbiózis
 280, 303
 endoterm
 16, 674, 726
 endozoochoria
 286, 582
 energetikai hatékonyság
 674
 energiaallokáció
 101, 162
 energia-ekvivalencia
 16
 energia-fajsám elmélet
 631, 650
 energiafluxusok
 683
 energia piramis
 659
 enkapszuláció
 348
 ENSO
 700, 701, 761, 864
 entrópia
 133, 458, 462, 465, 473, 479, 650, 660, **683**, 684
 epidémia
 250, 255
 epidemiológia
 226
 erős kölcsönhatás
 532
 esőerdő
 140, 189, 324, 444, 469, 492, 504, 525, 552, 568, 611, 663,
 714, 745, 864, 865
 esszenciális források
 20
 esztiváció
 22, 185, 617
 etán
 712
 etilén
 362, 363
 eufotikus zóna
 455, 665, 666, 672, 683, 692
 euriök
 545
 eutrofizáció
 24, 526, 671, 672
 evapotranspiráció
 314, 336, 337, 670, 726
 evolúció
 101, 147, 206, 225, 239, 278, 292, 368, 378, 382, 385, 411,
 412, 413, 416, 417, 418, 419, 422, 423, 424, 425, 426, 428,
 432, 434, 435, 443, 451, 452, 459, 523, 525, 601, 632, 651,
 703, 729, 865
 evolúciósan stabilis stratégia (ESS)
 121, 408
 evolúciós jellegkülönülés
 271
 exokarpium
 118, 192
 exploitatív verseny, kizsákmányoló verseny
 236, **258-262**, 557
 exponenciális egyedszám-növekedési modell
 58, 72
 exponenciális populációnövekedés
 178

ex situ védelem
741

extinkció
268, 470, 511, 523, 544, 621, **635**, 639, 644, 649, 650, 720,
727, 729

extrafloralis nektárium
281

É

életforma
239, 348, 450, 540, 541, 590

életkorfa
38, 50

életmenet-komponensek
76, 78-80, 85-87, 95, 97, 102, 104, 230, 377

életmenet-stratégia
78, 88, 102

életritmus szindróma (POLs)
103

élőhely diverzitás elmélet
631, 635

élőhelyek védelme
732, 739

élőhelyhatás
443

élőhely izoláció
611, 637

élőhely-kiterjesztés
257, 266

élőhelyminőség
370

élőhelyspecialista
612

élőhely templát
370, 612

élőhely-tipizálás
98

élőhelyvesztés
611-613, 654, 751, 755

érkezési sorrend
561, 579, 655

érzékenyítő hatás
377

érzékenységi vizsgálat
57

évelő faj
21

F

facilitáció
191, 214-217, 279, 285, 331, 541, 551, 552, 614, **865**

Fahrenheit-szabály
231, 424, 865

fajabundancia
458, 459, 462, 465, 467, 477, 646

fajakkumuláció
481, 631-634, 643-646

fajarányok
475, 489, 510

faj-egyed (faj-egyedszám) diverzitás
305, 445, **457-465**, 470, 471, 475, 476, 479, 482, 484, 499, 524,
539, 541, 547, 551, 619, 642, 720

fajegyüttes
464, 473-476, 653

fajeloszlás
445, 470

fajelrendezés
567

fajelvonás
530

fajforrás
562, 637

fajgazdagság
322, 330, 343, 344, **460**, 463, 471, 510, 514, 536, 539, 543-
546, 550-555, 582, 586, 720, 722, 726

fajgazdagság függvények
454, 514, 653

fajgazdagság–produktivitás
451, 472, 536, 542, 551

fajképződési ráta
419

fajkicserélődés
148, 200, 320, 463, 480, 481, 523, 543, 571, 635, 636, **639**,
648

fajkihalás
239, 539, 631, 639, 648, 653

fajkihalás becslése
631, 653

fajok megmentése
732, 749

fajredundancia
541, 585

fajtelítettség
441, 447, 454, 631, 651

fajvesztés
481, 526, 528, 536, 544, 556, 629, 650, **654**, 731

fakitermelés
690, 714

fakultatív
22, 157, 185, 205, 223, 241, 279, 280, 281, 285, 286, 289,
290, 296, 298-301, 303, 306, 311, 328, 472, 564, 590

fakultatív diapauza
22

fakultatív kölcsönösség
290

farfolt mutogatás
 357
 fázissík
 27, 170, 294
 fázisváltás
 129, 130, 593
 Fe³⁺
 17, 702, 707, 708
 fegyverkezési verseny
 243, 291, 412, 416-418, 422, 430, 433
 fehér világ
 494
 fejlődési küszöb
 14
 fekunditás
 40-45, 60-62, 78, 81-84, 87, 91, 96, 102, 103, 230, 231, 300
 feladási idő
 392, 393
 felbontási szint
 508, 510
 feldarabolódás
 145, 443, 446, 595, 610, 612, **737**, 740
 Fenchel törvény
 21
 Fennoskandinávia
 164
 fenntartási költségek
 92, 195, 379
 fenológia, fenológiai
 12, 22, 182, 185, 205, 272, 273, 503, 701
 fenológiai szinkronizáció
 180, 185
 fenolok
 23, 121, 185, 284, 325, 333, 343, 356, 369, 473, 586, 600
 fenotípusos diverzitás
 358, 368, 413, 459
 fenotípusos konvergencia
 573
 fenotípusos plaszticitás
 90, 115, 272, 348, 349, 372, 376, 381, 409, 420, 643
 fenotípusos polimorfizmus
 347, 365
 fenotípusos variancia
 95, 102, 367, 368
 feromonok
 770
 fertilitás
 40, 49, 83, 86, 734, 735, 769
 fertőzési intenzitás
 226, 227
 fénycsapda
 466, 865
 fészekaljméret
 93, 102, 273, 390
 fészekalj tömeg
 81
 fészekparazita
 224
 filozófia
 485, 522
 filogenetikai fa
 412, 436
 filogenetikai index
 243
 filogenetikai kényszer
 473, 511, 573
 filogenetikai kontroll
 215, 865
 filogenetikai konvergencia
 573
 filogenetikai közösség szerveződés
 560, 581
 filogenetikai niche konzervativizmus
 420, 569
 filogenetikai nyomkövetés
 419
 filogenetikai specializáltság
 231
 filogenetikai „szétszórtság”
 581, 582
 finomszemcséjű
 142
 Fisher alfája
 466
 fitoalexinek
 376
 fitocönózis
 444
 fitofág
 27, 173, 182-185, 197, 224, 370, 376, 502, 544, 587
 fitoncid
 183
 fitoplankton
 24, 106, 127, 181, 186, 188, 327, 328, 364, 396, 448, 449,
 453, 492, 501, 513, 533, 535, 540, 541, 552, 553, 559, 579,
 592, 615, 658, 662, 664-674, 676, 679-686, 690-692, 695,
 698, 699, 702, 703, 707, 714
 fitotoxikus hatás
 21
 fix erőfeszítés (állandó erőfeszítés)
 759
 fix kvóta (állandó mennyiség)
 757-759
 fix maradék (állandó maradék)
 759
 fizikai rezisztencia
 349

fizikai védelem
 347, 354
 flavonoidok
 376
 florivor
 181
 fluktuáló környezet
 130
 fogás-jelölés-visszafogás
 654
 fogat fogért
 309
 fogékony-fertőző-ellenálló
 240
 fogékony–megfertőzött–fertőző–meggyógyult
 250
 fogolydilemma
 288, 308, 309
 fogyasztási hatékonyság
 674
 fokozatos diszperzió
 113
 folivor
 181, 186, 189
 foltdinamika
 595, 618, 625
 folt elhagyása
 392, 393
 foltképződés
 264, 593
 foltos eloszlás
107, 228, 264, 404, 420, 467, 574
 folyosó
 611, 613
 folytonos populációnövekedési ráta
 83
 forézis
 424
 forrás alhálózat
 489
 forráselérhetőség hipotézis
 347, 369
 forrásfelosztás
 495, 576
 forrásfüggvények
 133, 157
 forráskészlet
 452, 468
 forrásmátrix
 588
 forráspopuláció
 654
 forrástengely
 27, 30, 31, 268, 567, 589
 forrásszint
 630
 forrópontok
 726, 751
 foszfát
 209, 281, 431, 675, 690, 706, 708
 foszforciklus
 687, 693, 694, 695
 foszfor-limitált
 449
 foszforsav
 766
 fotoperiódus
 22, 835, 867
 fotoszintézis
 18, 109, 160, 182, 183, 193, 369, 370, 375, 376, 426,
 660-663, 666, 669, 670, 675-678, 689, 704, 707, 708, 736
 Fox-együttesek
 576
 földrajzi rasszok
 433
 fragilitás
 525, 629
 fraktál
 149, 182, 444
 frekvenciafüggő preferencia
 397
 frugivor
 181, 186
 fundamentális niche
 26, 27
 funkcionális csoport
 147, 300, 314, 327, 330, 341, 344, 346, 442, 461, 472, 473,
 502, 535-538, 541, 544, 545, 560, 565, **573**, 703
 funkcionális diverzitás
 459, 460, 472, 473, 524, 537, 538, 541, 642, 746
 funkcionális niche
 33
 funkcionális táplálkozási hálózat
 485, 511
 funkcionális válasz
 168, 233, 385, 386
 füge–fügedarázs kapcsolat
 301, 302
 függőnyvonal
 467, 477
 F→P
 524, 526, 536, 538-543, 553, 554, 558, 559
 F→St
 536, 539, 541, 556

G

Galápagos-szigetek

32, 189, 267, 271, 412, 446, 452, 632, 633, 637, 652, 730

gamma-diverzitás

463, 464, 470, 480

gazdaállat

160, 179, 393, 433, 514

gazdarassz

425

gazdasági kártételi szint

764

gazdaváltás

413, 415, 420, 431, 642

gátló források

20

generáció

40, 51, 56, 65, 78, 95, 98, 112, 113, 305, 379, 593, 676

generációs idő

21, 40, 48, 80, 377, 582

generalista

31, 32, 147, 148, 160, 165, 180, 182, 189, 190, 199, 202, 204, 206, 207, 210-213, 218, 219, 238, 243, 284, 298-300, 309-311, 319, 321, 327, 332, 338, 345, 412-414, 422, 428, 430, 434, 449, 471, 495, 502, 513-518, 534, 535, 540, 570, 574, 587, 603, 604, 609, 612, 614, 617, 625, 643, 655, 681, 728, 739, 770, 771

genet

38, 39

genetikai akkomodáció

413

genetikai diverzitás

238, 459

genetikai korreláció

95, 581

genetikai memória

597

genetikai variabilitás

373, 586

genom

239, 244, 413, 420, 750

geofágia

389

geomágneses erővonalak

108

geometriai átlag

98, 99

geometriai eloszlás

468, 478

gécenrum

379

gén-génért

412, 423, 436

gén-kultúra

254, 427

gigantizmus

650, 651

Gini-Simpson index

464, 476, 480

Giving Up Time (GUT)

392

Gleason-féle modell

647

globális biodiverzitás

744

globális stabilitás

526

globális változások

143, 751

glükózida-kötés

183

glükozinolat

183, 184, 356, 415, 435

gombaölő szer

472, 765

gombatermesztő

107, 157, 297

gonád

112

gradáció

153, 234

granivor

181

gráf

486, 488, 489, 504-507

grid-módszer

149

gubacs

83, 217, 586

guild

24, 176, 452, 453, 468, 494, 509, 562, 565-567, **573-576**, 583-590, 608, 791, 796, 812, 813, 817-819, 823, 831, 835, 838, 839, 841, 850

guild-kombináció, guild-variáció

566

Gulliver-hatás

595, 620

gümő

303

Gy

gyenge kölcsönhatás

532

gyengén denzitásfüggő

61

gyomirtók
766
gyomok
90, 353, 606, 623, 768
gyors életmenet
90, 102, 761
gyökér
96, 181, 202, 259, 289, 335, 338, 346, 364, 371-376, 434,
516, 521, 555, 664, 676, 677, 680
gyökérfogyasztás
187
gyöngytestek
303
gyűjtőgető
83, 99
gyümölcssevő denevérek
287

H

habitat
739, 781, 784, 791
hagyma modell
491
halálozási intenzitás
53
halálozási ráta
18, 44, 53, 733, 757
halászat evolúciós következménye
754, 761
halmazelmélet
444, 453
hangadószer
340
„harmadlagos” produkció
673
hasonlósági index
190, 474, 480, 864
hasonlósági koefficiens
480, 481
határciklus
130, 134, 135, 234, 235, 558
hányados alapú modell
162, 168, 169
hárem
81
háromszöges jelleg
504
Hawaii
101, 113, 498, 545, 580, 615, 632, 637, 652, 700, 725, 749
helyettesíthető forrás
20
hemicellulóz
186, 210, 334

hemiparazita
287
hemolimfa
359
herbicid
765, 766
herbivoria
156, 180, 181, 186, 188, 189, 192-196, 204, 215, 216, 338,
339, 349, 353, 368, 372, 375-378, 381, 412, 421, 447, 449,
492, 513, 555, 595, 605, 620, 623, 676, 680, 681, 697, 748
hernyóürülék
193
heteromorfa
142, 143, 151, 153, 174, 652, 656
heterotrof
24, 243, 314, 316, 320, 323, 328-330, 338, 339, 384, 455,
492, 519, 524, 535, 540, 550, 660, 661, 664-673, 677, 678,
680, 684, 685, 690, 692, 706, 714
heteroxenikus
223
héja-galamb
307, 308
hiányfolt
257, 264, 595, 625, 626
hibernáció
16
hidegmerevség
16, 23
hidrolizálható csersavak
343
hidrológiai ciklus
693
hidroszféra
688, 710
hidrotermális kürtő
280, 456, 682
hierarchikus folt dinamika
132
hierarchikus küszöbmodell
202
Hill-függvény
592
hiperparazita
224, 515
hiperprodukció
554
hiperszenzitív reakció
349, 363, 374
hipotonikus
17
hiszterézis
549, 578, 592
hiúz-nyúl kapcsolat, kanadai hiúz-hócipős nyúl kapcsolat
159, 167, 168, 176, 177, 546

hígítási hatás
229

Holling
178, 385-387, 396, 397, 520, 532, 547, 549, 805

holoparazita
223

homeoterm
14

Hopkins-elv
203

horizontális
13, 236, 239, 249, 292, 310, 319, 375, 427, 456, 487, 666,
674

horizontális átvitel
292

hormonális
106, 246, 348, 375, 384, 752

hosszú távú betelepítés
767

hőmérsékleti specializáció
15

hőmérséklet-szabályozás
16

hősokk fehérje
455

HSS-modell
493, 497, 499, 502

Hubbard Brook Project
705

Hubbell
117, 128, 132, 447, 469, **570**, 571, 581, 583, 591, 592, 610,
627, 644, 650, 654, 755, 803, 806

Huffaker
159, 173, 174, 179, 531, 558, 806

humán populáció
735, 741, 743

humusz képződése
314, 323

hurkok
56, 485, 489, 490, **492**, 515, 519, 530, 534, 561, 573, 666, 667

Hurlbert-féle indexcsalád
461, 465, 476

huroksúlyok
519, 534

Hutcheson-féle teszt
463, 484

Hutchinson
26, 27, 30, 33, 34, 44, 53, 54, 127, 128, 134, 142, 258, 264,
268, 564, 567, 601, 659, 807, 842, 852

hutchinsoni arányok
128, 454, 560, 562, **567**, 568

hüvelyesek
184

hüvelyparenchima
182, 208, 426

hypselodont
208, 426

hypodont
207, 208, 426

I

ideális szabad eloszlás
122, 407

idioszinkrázia modell
536, 537

időbeli megszökés
382

időlépték
38, 139, 145, 146, 214, 582, 597, 676, 722

idő minimalizálók
389, 402

III. típus (Holling-féle funkcionális választásgörbe)
386

II. típus (Holling-féle funkcionális választásgörbe)
217, **385**, 386

immigráció
106, 143, 313, 509, 592, 613, 626, 632, 635, 639, 641, 650,
653, 654

immobilizáció
323, 326, 328, 333-335, 344

immunitás
427

imprintálás
201, 203, 213

indifferens modell
351

indirekt hatás
162, 346, 349, 607, 697, 770

indirekt kölcsönösség
279, 297

indolecetsav
339

indukálható
210, 281, 348, 355, 376, 381, 503

indukált preferencia
201

indukált szisztémikus rezisztencia
374

indukált védelem
356, 374, 377

infravörös
679, 704

inhibíció
254

inkongruens
291, 413, 418, 431, 436

- inkubációs idő
229
- inkvilinizmus
224
- in situ* védelem
741
- inszekticid
765, 868
- integrált védekezés
769
- interakciós erő
497, 513, 519, 520, 529, 532, 534
- interferencia
168, 173, 575, 587
- interferencia versengés
236, 258, 259, 262, 371, 575
- intergenerációs költség
92
- interkaláris
315
- intermedier
223, 322, 364, 494, 552, 557, 666
- internet modell
491
- interspecifikus kooperáció
278
- interspecifikus szociális információszerzés
274
- interspecifikus verseny
28, 30, 127, 132, 134, 156, 157, 173, 191, 211, 236, **257-275**,
290, 370, 382, 412, 413, 416, 421, 448, 452, 472, 497, 527,
529, 533, 534, 537, 542, 560-562 566-569, 580, 584, 593,
601, 605, 608, 609, 610, 617, 626, 627, 655, 726
- intervallum gráf
488, 489, 506
- intraguild ragadozás
160, 557
- intraspecifikus denzitásfüggés
61, 534
- intraspecifikus genetikai variabilitás
586
- intraspecifikus verseny
50, 58, 59, 60, 63, 64, 68, 69, 70, 85, 119, 164, 165, 171, 179,
233, 258, 265, 583, 617, 735, 757, 767
- invariancia
139, 151, 299, 485, 509, 510
- inváziós fajok
28, 443, 473, 592, **614-616**, 629, 630
- inváziós modell
595, 629
- invertáz
301
- inverz denzitásfüggés
66
- inverz eltoni piramis
659
- irányított diszperzió
120
- irányított gráf
55, 488
- irányított konnektancia
489
- ismételt telepítés
767
- iteropár (többször szaporodó)
37, 41, 43, 47, 53, 77, 81, 83, 86, 90, 96, 177
- I. típusú (Holling-féle funkcionális válaszgörbe)
385, 396, 397
- IUCN
732, 741, 743-745, 761, 807
- ivarérés
52, 76, 77-80, 82, 85, 86, 90, 96, 97, 102, 103, 361, 735, 761,
762
- izoenzim
118, 206, 435, 436, 459
- izoláció
291, 380, 420, 462, 611, 612, 637, 638, 640, 651, 652, 738
- izotonikus
17
- izovonal
598
- ## J
- Jaccard index
474
- Janzen–Connell-modell
105, 117
- járvány kitorési küszöb
255
- játékelméleti modellek
306, 307, 408
- jelenlegi szaporodás
85
- jelenlét/hiány mátrix
584
- jellegekülönülés
257, 267, 268, 270, 271, 421
- „jó gén”
95
- jövőbeni fekunditás (reprodukción, szaporodás)
81, **85**, 87, 88, 91, 93, 95, 97, 102
- ## K
- kairomon
184

kaloriméter
 659
 kannibalizmus
 160, 270, 489, 490, 508
 kapcsolatdenzitás
 489, 497, 508, 510, 514, 527, 532
 karácsonyfa modell
 491
 karbamátok
 766
 karib-tengeri
 202, 213, 215, 549
 „kaskád” modell
493, 510
 kasztráló parazita
 158, 224
 katadrom
 111
 katasztrófaelmélet
 135
 káosz
 124, 134, 842
 károsodás
 180, 192, 291, 347, 349, 350, **375**, 376, 697, 744, 769, 866
 kártevő
 74, 135, 162, 164, 166, 206, 379, 527, 546, 616, 763-772, 868
 keményítő
 183, 193, 209, 334, 375
 kemoszintetizáló
 455, 682, 724
 keratin
 245, 315, 319, 341
 keresési idő
 391-394, 404-406
 keresési út, keresőút
 217, 386, 394, 395, 403
 kereső kép
 383, 397
 kevert stratégia
 364, 365, 407
 kezdeti érték feladat
 64, 72, 170, 646, 647
 kezelési idő
 121, 217, **386-388**, 396, 398, 406
 kémiai polimorfizmus
 193
 kémiai védelem
 354, 355, 356, 358, 359, 360, 370, 371, 382, 493, 763, 765,
 769, 771
 kénciklus
 687, 697, 698, 703, 707
 kéndioxid
 21
 kénhidrogén
 456, 690, 697
 kényszerkompromisszum
 86, 90
 kéregelhántás
 376
 kérődző
 160, 190, 208, 329, 710
 késleltetett denzitásfüggés
 74, 162, 164, 235
 késleltetettség
 65, 74, 75, 167, 234, 416
 késői ivarézés
 79, 80, 90, 96, 103
 készlethasznosítási görbék
 589
 k -faktor analízis (kulcs-faktor analízis)
 65-67
 kiegészítő források
 20
 kiegyenlítő hatás
 130, 597, 617
 kiegyensúlyozott polimorfizmus
 437
 kifizetőmátrix
 307-309
 kihalási ráta
 420, 545, 628, 635, 636, 639, 755
 „kis világ”
 509, 510, 557
 kiterjedési méret
 141
 kitermelési frekvencia
 756
 kitermelési kvóta
 757
 kizsákmányolás
 302, 693, 729, 745, **754-759**
 kizsákmányoló verseny (exploitatív)
 236, **258-262**, 557
 kladogram
 412, 416, 417, 423, 429, 431, 433-437, 866
 Kleiber szabály
 15
 kleptoparazita
 224
 klimax társulás
 126, 204, 534, 610, 626, 664, 665
 klímaváltozás
 145, 269, 273, 679, 701, 710, 725, 731, 736, 744, 751, 753
 klón
 51

klonális
 39, 118, 236, 590
 klonális diszperzió
 118
 klorofenoxiecetsav
 765
 klórozott szénhidrogének
 769
 koadaptáció
 374, 382, 412, 414, 417, 419, 428, 433, 434
 koevolúció geográfiai mozaik elmélete
 419, 427
 koevolúciós modell
 436, 437
 kofaktor
 672, 702
 kohorsz
 37, 43-48, 53
 kohorsz élettábla
 44, 45
 kolonizációs sorrend
 562, 594, 655
 kompartment
 447, 496, 681
 kompartmentalizáció
 517, 534
 kompenzációs pont
 665
 kompenzált denzitásfüggés
 62
 kompetíció (verseny)
 lásd inter- és intraspecifikus verseny
 kompetitív kizárás elve
 130, 132, 236, 259, 264, 268, 420, 442, 449, 471, 567, 571,
 621
 komplementaritás
 310, 473, 537, 554
 komplexitás
 5, 134, 180-183, 420, 436, 442, 516, 524, 526-530, 532, 534,
 536, 540, 541, 543, 545, 556-558, 624, 640, 642, 842
 kondíció
 81, 91, 92, 230
 kongruencia
 866
 konkáv
 63, 75, 172, 294, 465, 474, 475, 479, 645, 646, **866**
 konstans konnektancia
 497, 514
 konstans végső biomassza
 63, 64
 konstitutív védelem
 376, 381
 kontakt
 768
 konteszt verseny
 59, 60, 259
 konvergencia
 37, 56, 57, 171, 178, 239, 310, 427, 573, 581
 konvergens evolúció
 101, 382, 432, **572**, 601
 konvex
 63, 75, 123, 465, 474, 475, 479, **866**
 Konza-préri
 619
 konzervációbiológia
 474, 751
 koprofágia
 208, 314, 327, 328
 korai szaporodás
 79, 615
 korall
 39, 129, 247, 278, 293, 353, 368, 491, 548, 550, 555, 577,
 603, 632, 648, 745
 korcsoport struktúra
 734
 korlátozott diszperzió
 205
 korlátozott hasonlóság
 268, 567
 korosztályok
 50, 261, 734
 korspecifikus
 44, 45, 47, 53
 korspecifikus halálózás
 53
 korstruktúra
 44
 koszinusz hasonlóság
 35
 kotextúra
 142
 kovamoszat
 130, 131, 692, 702, 707, 708
 kórokozó
 223, 226, 232, 236, 239, 252-255, 374, 379, 381, 423, 427,
 736
 kölcsönösség
 134, 150, 181, 249, 277-283, 286-293, 297, 303, 305-307,
 311, 382, 412, 425, 446, 452, 471, 529, 605, 641
 kölcsönösségi hálózat
 471, 517
 költésparazita
 224, 240, 242, 243, 416, 423
 költésparazitizmus
 221, 224, 240, 242, 433
 költség–haszon
 116

költségvonzat
15, 361, 758

környezeti heterogenitás
166, 173, 255, 366, 495, 500, 540, 552, 581

környezeti szemcsézettség
139, 148

környezeti sztochaszticitás
41, 531, 592, 650

követő evolúció
417

közepes gyakoriságú zavarás
128, 595, 597, 603, 609, 610, 621, 622

közösségi heritabilitás
198

közösségi mátrix
520, 528, 529

közösségi stabilitás
524, 541, 550, 551

központi helyhez kötődő keresés
386, 404-407

közvetett fejlődés
223, 225, 248

közvetett használati érték
729

közvetett hatás
21, 195, 494

közvetett kapcsolat
156

közvetett kölcsönösség
281

közvetett rátermettség
94

közvetett védekezés
349

közvetlen használati érték
729

közvetlen hatás
21, 346, 715

közvetlen kapcsolat
14, 448

közvetlen rátermettség
93

közvetlen szelekció
203

kőzetmállás
694

kriptikus faj
481

kronogram
429

kulcsfaj
199, 280, 342, 444, 543, 595, 597, **608**, 609, 629

kulcsfaj index
629

kulcs-faktor analízis
65-67

kulcsinnováció
435

„kulcs-zár” elmélet
202

kumulált abundancia
458, 478

kutin
334

küszöbdenzitás
69, 395, 764

kvadrát
141, 456, 470, 480, 531, 542, 628

kvadratikusan diverzitási index
465

kvadratikusan entrópia index
465

kvantitatív táplálkozási hálózat
498, 602

kvázi-Bates-féle mimikri
352, 380

kvázi-egyensúlyi
132

kvázi-kaotikus
74

kvázi-szekunder
590

L

Lagrange-stabilitás
548

La Niña
761

lassú életmenet
76, 100, 103

laterális áramlás
612

latexjáratok
197

latex szállítása
356

lábbon álló biomassza
608, 659, 661, 711

látszólagos jellegkülönülés
270, 271

látszólagos verseny
236, 265, 557

lávaömlés
610

lebomlási állandó
314, 324, 325

lebontó szervezetek
23, 126, 314-316, 318, 319, 321, 324, 327, 328, 330-333, 336,
340, 344, 444, 449, 492, 534, 606, 619, 672, 673, 677

legelés
190, 191, 196, 198, 200, 215, 219, 314, 331, 338, 339, 354,
381, 390, 426, 548, 596, 603, 628, 671, 690, 694

legelő-kaparók
327

Leslie mátrix
56, 57

Leslie-modell
37, 49, 54, 55, 57

levélaknázás
187

levélaknázó
205, 216, 435

lépegető kövek
651

léptékfüggőség
510, 552, 553, 559

lépték invariáns
447

lépték-transzmutáció
153

Lévy-mozgás
383, 403, 404

L'Hospital-szabály
476, 866

LiDAR
705

lignin
186, 210, 280, 314, 319, 322, 323, 325, 327, 328, 334, 335,
339, 375, 376, 670, 821

limitációs elv
23

limitáló faktor
669, 696

limitált hasonlóság
268, 567

Lindeman-lánc
488, 681

lineáris modell
400

litoszféra
688, 693, 699, 710

Ljapunov-egyensúly
529, 548

Ljapunov-stabilitás
524, 528, 549

logaritmikusan eloszlás
150, 476, 477

logisztikus egyedszám-növekedési modell
58, 73, 75, 137

logisztikus függvény
73, 647

logisztikus modell
73, 313

logisztikus populációnövekedés
65, 259, 756

lognormál eloszlás
467

lokális lépték
143, 147, 273, 325, 581, 583, 591, 597, 653

lokális stabilitás
528, 529, 549, 558

lombavar
314, 321, 336, 343, 345

Lorenz-görbe
479

Los Hermanos
267

Lotka-törvény
458, 479

Lotka–Volterra-modell, LV-modell
159, 162, 164, 168-171, 173, 178, 257, 262-264, 270, 277,
311, 312, 489, 511, 529, 531, 558, 630

lottómodell
627

M

MacArthur
26-33, 89, 96, 134, 142, 148, 166, 178, 265, 268, 387, 452-454,
468, 482-506, 527-551, 562-567, 612, 628, 632-656, 770,
816-833

macropter
115

madár vizuális modell
367

magasabbrendű kölcsönhatás
448

magbank
21, 42, 98, 186, 194, 456, 599, 617, 620, 622, 789, **866**

magdiszperzió
287-304, 486, 516, 582

magkezdemények
300, 303, 304, 431, 655

magpredáció
186, 203, **204**, 220, 286, 287, 571

magpredátor
174, 204, 283, 594, 601

magszám limitáció
194, 204

magszóródás
119, 122, 220, 286, 601

magterjesztés
192

maggyűjtő hangyák
299
makkos év
51, 122, 382
makroelemek
20
makroevolúció
243, 379, 382, **412**, 413, 417, 423, 436
makrofauna
318, 321, 342, 455, 461, 680
makrolépték
143
makroökológia
145, **149**, 151, 152, 583, 650
makroparazita
233, 234, 243, 515
maladaptív
368
malária
229-254, 427, 459, 765
Manaus
611, 714
Manter-szabály
423, 865
marginális érték
383, 391, 392, 393, 406
masting
51, 122, 223, 382, 601
maximális kitermelhető hozam
757
maximalizáció
229, 391, 407
May
29, 127, 134, 135, 149, 228-248, 268, 290, 311, 420, 445, 492-
511, 524-558, 567, 614, 723, 775, 785, 788, 807, 814, 820, 826,
844
mállás
671, 686, 689
másodlagos növényi anyagok
181, 210, 212, 284, 370, 471, 670, 674, 703
másodlagos produkció
661, 673, 748
mátrix
55, 56, 57, 84, 116, 132, 156, 157, 308, 396, 498, 504-520,
528, 529, 554, 584, 588, 590, 611, 613, 620, 640
MCPA
765
Mediterraneum
617
megbízhatósági analízis
543
megelőző helyfoglalás
603
megengedett
69, 102, 268, 565, 567, 576, 577
megoldásfüggvény
72, 75, 136, 170, 649
megszökés-és-radiáció
382, 418, 436
melléktermék hipotézis
292
menedékes nullklína
166
mentőhatás
613, 649
metaanalízis
188, 203, 229, 291, 300, 346, 362, 364, 502, 535, 587, 597,
612, 770
metacerkária
514
metaközösség
122, 641
metán
21, 210, 456, 675, 690, 691, 706, **709**, 710, 711, 712, 713
metapopuláció
178, 249, 592, 639, 640, 649
metiláció
197
mezofauna
318, 321, 335, 345, 673
mezokozmosz
122, 345, **456**, 532, 538, 540, 550, 551, 553, 563
mezolépték
113, 144, 583
mezopredátor
422, 494, 495, 656
méret
12, 60, 79, 80-98, 117, 134, 141, 142, 143, 159, 175, 231,
233, 256, 285, 317, 367, 382, 396, 470, 499, 507, 509, 515,
567, 568, 582, 585, 591, 641, 738, 741, 762
méret-előnyös élőhely
88
méret-hátrányos élőhely
88
méret-semleges élőhely
96
mérsékelt öv (égöv)
102, 324, 335, 703, 728
migráció
105-121, 128, 132, 177, 380, 461, 632, 649
migrációs szindróma
106
mikorrhiza
157, 196, 277-305, 322, 334, 335, 348, 362, 364, 376, 455,
472, 516, 517, 539, 563, 581, 587, 664, 669, 697
mikrobiális biomassza
314, 336, 339, 340, 450, 685

mikrobiális bontás
329, 332, 346, 450, 696, 702, 711
mikrobiális C
334, 336, 684
mikrobiális N
339, 664
mikrobivor
345, 521
mikroelemek
13
mikroevolúció
160, 243, 252, 291, 378, 379, **412-437**, 637
mikrofauna
318, 345
mikroflóra
187, 314-343, 670
mikrohely limitáció
194
mikrokozmosz
179, 255, 442, 499, 512, **521**, 540, 541, 552, 562, 585, 594,
607-623
mikrolépték
143, 144
mikroparazita
228, 229, 236, 237, 412
milió
33, 34
mimetikus
353, 380, 433
mimetikus rassz-komplex
433
mimikri
7, 33, 81, 100, 240, 241, 292, 302, 348, **351-380**, 414-433,
570, 572
mimikri evolúciója
379, 425
mineralizáció
157, 314-345, 544, 625
minimális életképes populációnagyság
739
mintázat és folyamat
139, 140, 143
mintázatgeneráló
146, 153, 445, 446, 583
mirmekochoria
287
mirmekofita
282, 299
Mitscherlich-modell
72
Mn²⁺
17
modul
39, 489-515, 608
moduláris szervezetek
21, 64, 315
modularitás
147, 238
monoton csillapodás
130
monoxénikus
223
Monte Carlo szimuláció
577
Moran-hatás
122
Morisita-Horn index
481
mortalitási ráta
60, 62, 86, 422, 759, 760
motív
489, 509, 833
mozaikos élőhely
730
mozaikosság
132, 144
multiple prey loaders
405
Mutch-hipotézis
595, 620
mutualista antagonizmus
263, 270
mutualista hálózat
517
múltbeli verseny
266
mülleri-mimikri
292, 432, 433, 570, 572
myxomatózis
234

N
N₂O
669, 706, 713
Na⁺
18, 214
nagytestű herbivorok
181-219, 287, 290, 292, 354, 355, 400, 426, 434, 522, 548,
568-589, 602-625, 672, 690
Na-igény
390
n-alakú görbe
757
N-alapú védelem
369, 371
NAO
701

napfénylevél
 184
 napfolttevékenység
 164, 753
 napirány
 108, 200
 napsugárzás
 11-19, 108, 455, 599, 662, 671, 678, 679, 704
 Nash-egyensúly
 308
 nauplius lárva
 22
 nátrium
 444
 N-ciklus
 323, 555
 nedves évszakban
 329, 619
 nedvességtartalom
 49, 270, 325
 negatívan csatolt eloszlások
 565
 negatív binomiális eloszlás
 255, 477
 negatív visszacsatolás
 12, 69, 153, 164, 315
 nekromassza
 71, 181, 661-679
 nekrotrofok
 222
 nektár
 69, 181, 186, 281, 284, 285, 290, 300-306, 334, 375, 395,
 428, 430, 530
 nem-egyensúlyi közösségek
 127, 566
 nem-egyensúlyi modell
 131
 nem-egyensúlyi populációk
 5, 546
 nem-egyensúlyi rendszer
 128
 nemlineáris
 151, 262, 293, 311, 313, 336, 528, 529, 549, 593
 nettó biom produkcióknak
 677
 nettó CO₂-cserére
 678
 nettó egyedszám növekedés
 556
 nettó energiafelvétel
 389, 391, 394
 nettó nyereség
 86, 289
 nettó ökoszisztéma kicserélődés
 678
 nettó ökoszisztéma produkció
 657, 677
 nettó primer produkció
 119, 192, 488, 499, **657-679**, 726, 727, 736, 748
 neutrális elmélet
 447, 560-592, 631, 644
 neutrális modell
 479, 583-592, 621
 neutrális szerveződés
 572
 neutralizmus
 156
 NH₃
 333, 340, 688, 697, 708
 niche-alapú szerveződés
 569
 niche-átfedés
 25, 31, 34, 35, 36, 268
 niche-differenciálódás
 563, 566, 570, 571
 niche-dimenziók
 565
 niche-elkülönülés, niche-szegregáció
 26, 29, 191, 264, 265, 271, 722
 niche-felosztás
 32, 152, 257, 264, 421, 454, 461, 468, 473
 niche-kiterjesztés
 267, 569
 niche-konzervativizmus
 573
 niche-limitáció
 588
 niche-reprezentáció
 27
 niche-szélesség
 25, 31, 34, 35
 nikotin
 197, 363, 378, 766
 nimfa
 160
 nitrát
 322-339, 539, 689-708
 nitrit
 323
 nitrogén-ciklus
 687-706
 nitrogén-fixációjához
 672
 nitrogén oxidok
 699
 nitrogéntartalom
 128, 215, 336, 600, 628

- N-kötés
303, 541, 614, 670, 685, 695
- N mineralizáció
335, 339
- N nullklína
162, 163, 169, 170, 171, 178
- nódusz
491, 507, 508, 509, 510, 521, 629
- normál eloszlás
255, 463
- normált forráshasznosítási vektorok
35
- növényevő
5, 19, 20, 24, 28, 31, 68, 80, 114, 118, 135, 142, 143, 173, 174, 179, **180-215**, 231, 243, 265, 280, 329, 330, 338, 339, 348-376, 384, 414, 416, 425, 434, 501, 539, 567-594, 603, 624, 642, 643, 648, 682, 715, 722, 750, 767, 865, 866, 867
- növényi biomassa
18, 186-218, 277-295, 325, 331, 339, 434, 493, 494, 501, 513, 531, 563, 607, 661, 672, 673, 715
- növényi guilddek
560, 590
- növényi mimikri
353
- növényi rezisztencia
294, 364
- növényi szövet értéke
376
- növénytársulás
720
- növényvédelem
768, 811, 841
- N:P arányok
23, 321, 685, 686, 703
- NPP modell
679
- N:P sztöchiometria
316
- N-tartalmú vegyületek
284, 334
- null-hipotézis
577, 583, 584
- nullklína
159-178, 233, 262, 263, 294, 295, 312
- null-modell
560-594
- null-modell analízis
560-594
- numerikus szabályozás
63
- numerikus válasz
162
- nyelőhálózat
489, 495, 666
- nyelőcső
251, 252
- nyelőélőhely, nyelőfolt
114, 121, 641, 704
- nyelőpopuláció
641, 654, 737
- nyitott rendszer
128
- nyomelemek
692
- O**
- obligát kölcsönösség
303, 311
- obligát parazita
229, 412, 436
- oktávok
467, 591
- oldékonysági pumpa
714
- oldott P
706, 708
- oldott szerves anyag
332, 516, 519, 662, 666, 690, 700
- oldott szerves nitrogén
323
- oldott szerves szén
683, 692
- oldott szervesetlen szén
692, 699
- olfaktorikus elhagyási küszöb
393
- olfaktorikus ingerek
340
- omasus
208, 209
- omnivorია
160, 427, 448, 449, 489-519, 533-557, 593
- opportunistა
125, 131, 160, 223, 232, 299, 319-345, 412, 418, 511, 611, 617
- optimális allokáció
91, 362, 373
- optimális folt választása
383, 386, 391
- optimális hasonlóság
152, 268, 425, 445
- optimális keresési idő
391, 392
- optimális táplálékösszetétel
372
- optimális tápláléktípus
180, 217, 218, 383-405

optimális tápláléktípus választása
180, 383, 386
optimális territórium mérete
68
optimális utódszám
76, 93
optimalizáció
41, 76, 87, 88, 90, 91, 275, 369, **383-385**, 396, 398
optimalizációs modell
213, 370, 384
ordináció
451
oszillációs elmélet
205
ováriumainak
101
oxidáció
197, 314, 322, 699, 706
oxigén
11, 19, 23, 116, 197, 333, 337, 598, **660-676**, 688, 696, 744
ozmotikus egyensúly
698
ozmotikus stressz
702

Ó

óceáni köráramlatok
691
ózon
21

Ö

ökoфизиология
13, 688
ökológiai folyosó
611
ökológiai jellegkülönülés
257, 271
ökológiai környezet
7, 12, 79, 93, 132, 257, 264, 331, 419, 462, 627, 673, 723,
751, 768
ökológiai speciáció
206, 462
ökológiai sztöchiometria
11, 23, 314, 316
ökológiai védekezés
763, 768
ökomorfia
580
ökoszisztéma
127, 143, 153, 198, 214, 222, 284, 314, 342, 345, 348,
443-452, 459, 472, 486, 492, 496, 499, 503, 536-558, 578,

592, 593, 600, 615, 629, 657-678, 693, 703, 711, 747, 748,
753, 808, **866-867**
ökoszisztéma funkció
544, 556
ökoton
610, 611
ölőhatás
60, 62
önbeporzás
96, 238, 285
öngyérítés
58, 63, 64, 70, 71, 679
öngyilkos stratégia
437
önkorlátozás
768
önkorlátozott
164, 172, 173
önszabályozás
124, 125, 126, 127
önszerveződés
139, 151
önzetlen viselkedés
76, 93, 94
önző viselkedés
292, 309
összegzett rátermettség
93, 94
özönfaj
616

Ő

őshonos
166, 275, 276, 344, 366, 369, 430, 596, 614, 615, 642, 643,
652, 653, 697, 746-749, 764-772
őszinte jelzés
95, 362

P

pálcatorési modellek
468
paleoatmoszferikus oxigén
661
PAR
18, 678, 679
parallel evolúció
417, 424
parazita átvitel
233
parazitáltság
66, 102, 166, 221-247, 347, 348, 350, 377, 605-612

parazitoid
 5, 66, 101, **159-179**, 186, 254, 279, 283, 352-377, 393, 448-457,
 487, 505, 511, 533, 558, 568, 602, 604, 655, 768, 772
 parciális regressziós koefficiens
 95
 parenchima
 182
 passzív diszperzió
 634
 pektin
 186, 376
 periódus kettőzés
 134
 peritrofikus membrán
 197
 perkolációs modell
 620, 621
 permafroszt
 600, 709, 711
 permetezés
 868
 perturbáció
 126, 127, 533-558, **563-593**, 620, 621, 705, 732, 736, 745
 Peru
 426, 571, 758, 789, 859, 864
 perzisztencia
 69, 127, 135, 311, 527, 545, 546
 pestis
 223, 247, 250, 251, 252, 733, 793
 peszticidek
 766
 pH
 11-17, 26, 27, 61, 209, 211, 213, 323, 334, 337, 461, 492,
 497, 504, 615, 668, 690, 698, 699, 702, 703, 714
 pionír
 264, 627
 pipekol
 20
 piretrum
 766
 plankton paradoxon
 131, 684
 plazmidot
 217
 P nullklína
 162-178, 294, 295
 POC
 327, 512, 668, 699
 poikiloterm
 14
 Poisson eloszlás
 507
 pókháló modell
 491
 polifágia
 188
 polifenizmus
 358
 polifenol
 210, 337, 710
 polifenol–fehérje komplex
 337
 polifilikus
 279
 polimorfizmus
 193, 365-380, 432, 433, 437
 poliszubsztrátumú monooxygenáz
 204
 pollenium
 304
 pollináció
 284-309, 364, 414-430, 516, 590, 613
 pollinációs szindróma
 277, 300, 429
 pollinátor limitáció
 285
 POM
 21, 327-342, 455, 488, 666-683, 690, 700
 pontosan kompenzált
 62
 populációdinamika
 65, 121, 194, 196, 220, 308, 503, 558, 612, 617, 649
 populációk kizsákmányolása
 63, 754, 761
 populációs ciklus
 167
 populációs stabilitás
 551
 portfólió hatás
 555
 poszt-diszperziós magpredáció
 562
 posztkompetitív
 27
 potenciális fekunditás
 40
 potyázók
 383, 408, 409
 pozitív visszacsatolás
 153, 154, 312
 preadaptáció
 205
 Prediktív
 11, 22
 preferencia
 13, 34, **180-213**, 415, 417, 426, 507, 580, 603
 preferencia–performancia
 180, 202

- prekompetitív
27
- prevalencia
166, 179, **226**, 227, 229, 605
- prezencia
483, 488, 520, 584, 649
- prédafuvar
394
- primer növényi anyagcsere
375
- primer produkció
119, 152, 169, 181-192, 236, 315-346, 421, 449, 455, 488-519,
541, 559, **656-682**, 687-714, 726, 727, 736, 748
- primer szukcesszió
89, 597
- proboszcsisz
428
- produktív biológia
659
- produktív gradiens
494
- produktív mutatók
661, 678
- produktív tér
485, 498, 521
- profitabilitás
386, 387
- projekciós mátrix
84
- propagulum
117, 122, 123, 474, 579, 626, 629
- propán
712
- propionsav
210
- proteináz inhibitorok
362
- PSMO
204
- Q**
- QTL
83
- R**
- radiáció
32, 382, 411, 415, 418, 420, 421, 434, 435, 436, 437, 580,
581, 749
- ragadozás
40, 44, 46, 137, 156, 157, 159-175, 186, 218, 281, 288, 290,
330, 350-378, 412, 417, 432, 446, 447, 462, 471, 523, 525-557,
562-592, 596, 601, 602, 627, 641, 761, 764, 770
- ragadozó-átfedési gráfok
505
- ragadozó kizárása
177
- ragadozó-zsákmány modell
159, 160, 162, 168, 169
- ramet
38, 39
- random gráf
486, 507
- randomizált eloszlás
107
- Raunkaier-féle
590
- ráfordítás-megtérülés
116, 117, 398, 414
- rátermettség
14, 20-32, 59, 60, 68, 77-82, **83-86**, 87-92, **93-95**, 96-99, 103-
122, 181-200, 229-240, 266-279, 283-287, 302-305, 348, 349,
361-389, **399-400**, 402-409, 416-437, 584-591, 615, 770
- rátermettség becslése
81, 83, 84
- rátermettségi függvény
361, 373
- rátermettségi görbe
361
- rátermettségi harangfelületek
361
- reakció-diffúziós modellek
154
- reakciónorma
78, 115, 349
- realizált fekunditás
40
- realizált niche
27, 34
- reciklizáció
449, 680, 681, 690, 712
- reciprocitás
283, 288, 292, 432
- Reciprok Berger–Parker index
458, 476
- reciprok predáció
270
- Redfield-arány
24, 685, 686
- reducens
315
- redundancia modell
543
- reflektancia
94, 359
- regionális lépték
132, 143, **145**, 147, 152, 472, 559, 583, 720

regresszió
95, 533, 542
regruta
617
rejtőzés
348-379, 422
rekuperáns
315
rekurziós egyenlet
73
rekurziós függvény
72
rendszerelmélet
128
Renkonen index
34, 35
repellens
288, 355, 359, 374, 568
reprodukción
76, 81, 83, 86, 87, 91, 382
reprodukción ára
76
reprodukcións allokáción
80, 81, 90, 91, 97
reprodukcións elméletek
384
reprodukcións erőfeszítés
91
reprodukcións érték
84
reprodukcións izoláción
300
reprodukcións költségek
86, 88
reprodukcións ráta
57, 102
reproduktív izoláción
291, 380, 420, 462
reticulum
208
rezervoár
223, 230, 251
reziduális
85, 92, 247, 248
rezisztencia
294, 347-379, 437, **524-556**, 593, 616, 767
Rhum
45, 46, 53, 818
Richards-féle differenciálegyenlet
75
ritka faj
249, 290, 481, 571, 624
ritkaság
205, 212, 444, 464, 476, 739

$r-K$
76, 89, 90, 96, 97, 98, 102
robosztusság
525, 526, 544
rokonszelekcion
94, 379
rotenon
765
rovarölőszerek
125, 868
rovarpatogén
236, 244, 248, 768
röpképtelenség
189, 616
runderális
370
RUF
29, 30, 31, 468
rugalmasság
525
rumen
208

S

sakktábla eloszlás
560, 565, 567, 580
salétromossav
695
savasság
17, 698, 699, 703
savas ülepedés
689, 693, 698
„sárga” világ
493, 494
scavenger
315
sejtautomata modell
153
sejtfal
192, 209, 321, 334, 376
sejtmodell
627
Serengeti
66, 109, 160, 164, 175, 190, 214, 279, 444, 548, 617, 618,
619, 793, 808, 821, 834
Shannon entrópia
458, 479
Shannon index
34, 35, 463-484, 608, 623
Simpson index
34, 462-484
single prey loaders
405

- Si-tartalom
355
- sivatag
99, 552, 575, 590, 593, 666, 706, 714, 731
- skála-transzformáció
151
- skalázás
140, 151, 479, 749
- SO₂
21, 705, 815
- sodródás
205, 367, 368, 379, 380, 433, 442, 561, 570, 585, 591, 613, 637, 738, 740
- Sørensen index
480, 481
- sós-mocsár
238, 496, 504, 505, 510, 520, 589, 668, 680, 681
- sótartalom
13, 109, 497, 672, 691
- sótűrő
107, 639
- sönt
494, 513, 684
- speciáció
132, 146, 206, 298, 382, **416-437**, 442, 461, 462, 523, 580, 591, 592, 650, 720, 727, 729, 737
- speciációs ráta
382, 591, 638
- specialista
116, 147, 164, 165, 168, 180-219, 228, 232, 238, 243, 278-310, 321, 334, 341, 344, 363, 371, 413-434, 446, 456, 471, 473, 495, 513, 517, 533, 534, 535, 551, 567, 586, 587, 594, 602, 603, 604, 623, 642, 643, 655, 681, 739, 772, 866
- speciózus
722
- sporuláció
768
- stabil határciklus
130, 234, 235, 558
- stabilis attraktor
134, 535
- stabilis határpontok
593
- stabil izotópok
496, 500, 512, 521, 590, 704
- statikus élettábla
44, 45, 46, 50
- Statikus modellek
383, 395, 485, 510
- Statikus táplálkozási hálózatok
485, 488
- stádiumspecifikus
44
- stressz
82, 348, 360, 536, 538, 547, 556, 629, 669, 752, 865
- stresszhormon
752
- stressztoleráns
370, 590
- strukturális poliszacharidok
328
- Suess-hatás
101
- Surber-féle mintavevő
152
- Surtsey
652
- syconium
302
- Sz**
- szabadságfok
484
- szabályozás
16, 34, 60, 61, 63, 65, **69**, 126, 159, 164, 174, 175, 233, 234, 494, 516
- szacharóz
214, 284, 386
- szaglás
350
- szaharai
672, 708
- szaponinok
183, 586
- szaporodás ára
76, 91, 92
- szaporodási befektetés
76, 91
- szaporodási érték
84
- szaporodási siker
14, 83, 86, 95, 99, 115, 271, 283, 582
- szaporodás költsége
92, 231, 844
- szaprofágoknak
315
- szardella
754, 758, 761
- szaru
315, 341
- szavanna
79, 130, 186, 198, 208, 213, 214, 215, 321, 426, 521, 527, 572, 578, 579, 598, 599, 606, 617, 618, 619, 694, 696, 731
- szavanna–erdő
618, 619

száj- és körömfájás vírus
227

száraz ülepedés
689

szárnypolimorfizmus
101

Szegecs modell
537

szegélyhatás
612

szekuláris diszperzió
113

szekunder anyagcsere
183

szekunder produkció
446, 657, 672, 703

szekunder szukcesszió
445, 569, 604

szekvenciális evolúció
418, 423, 426, 428, 434, 865

szekvesztrálás
356, 625, 692

szelektivitás
190, 194, 397, 406

szelektív szerek
766

széles spektrumú szerek
766

szemcse
141

szemcseméret
141, 142, 147, 148, 152, 460, 470

szemcsés szerves anyag
316, 328, 461, 512, 680, 690, 700

szemcsézettség
113, 139, 142, 147, 148

szemelpár
37, 41, 42, 43, 47, 48, 52, 81, 96, 134, 146, 228

szemelparitás
90

szemiokemikáliák
766

szénalapú
365, 371

szénciklus
687, 699, 700, 702

szénfluxus
678, 679

szénhidrogének
333, 353, 769

szennyezések
13, 20, 21, 737, 744

Szerkezeti modellek
485, 491

szerotínia
601

szerves anyag
18-23, 126, 156, 157, 207, 225, 243, 279, 314-343, 426, 444, 446, 449, 454, 455, 461, 486-519, 533, 564, 590, 597-626, 658-680, 690-715

szervetlen anyag
322

szerveződési elméletek
560, 566

szerveződési szabályok
560, 580

szerveződési szintek
132, 139, 141, **142**, 146, 278, 560, 580, 720

szesszilis
71, 106, 146, 260, 353, 357, 385, 531, 555, 568, 615, 720

szesztón
668

szexuális szelekció
341, 420, 421, 652

szезonális migráció
105, 109

szезonális mozgás
110

Szidat-szabály
865

szigetbiogeográfia
5, 131, 134, 221, 226, 249, 442, 443, 570, 592, 613, 628, 631, 632, 635, 639, 640, 645, 650

szigetthatás
631, 642, 650, 651

szigmoid görbe
65, 136, 647, 648, 649, 678

szigmoid modell
647

szimbiogenezis
278

szimbionta
158, 186-210, 255, 280-309, 328, 343, 355, 357, 376, 382, 454, 564, 605, 606, 689, 695, 696

szimmetrikus
59, 156, 258, 268, 279, 299, 304, 308, 395, 433, 491, 498, 585, 588, 629, 651, 724

szimpatikus
205, 206, 254, 255, **261-276**, 291, 329, 380, 420-435, 446, 462, 569, 572

szimpatikus populációk
261, 271, 272

szinkronizáció
51, 122, 180, 185, 583

szinomón
350

szisztemikus
350, 363, 374, 377

szisztemikus szerzett rezisztencia
374

szisztemin
362, 363

színlelés
351, 352

szkiztoszomiázis
227

szociális parazitizmus
224

szociális tanulás
241, 257, 262, 273, 274, 409

szomatikus
76, 80

szorzat alapú
159, 162, 168, 178

szórás
247, 268, 337, 553, 555, 556, 588, 589

szövet értéke
376

szőrözöttség
143, 205, 284, 349, 362, 375, 416, 586

sztochasztikus modell
251

sztochasztikus szerveződés
656

sztochasztikus variancia
93

sztolonizációra
603

szuberin
186, 334

szulfát
322, 689, 705, 707

szuper savargó
114

szupergén
367, 432

szuper lassú életmenet
76, 100

szupernormális stimulus
184

szupraindividuális
142, 312, 459, 798

szűnyogháló
765, 766

„szűrés és rossz ízű világ”
494

szülői gondoskodás
90, 93, 340

szülői ráfordítás
340

szűnbiológia
12, 26, 142, 149, 865

szűrőhatás
562, 569, 590

T

tajga
86, 140, 145, 148, 165, 176, 214, 215, 318-342, 525, 565,
598, 600, 605, 617, 663-685, 689, 696, 729, 731

talajlégzés
343, 539, 663, 680

Tanganyika-tó
337

tannin
211, 401

tanulás-felejtés
386

tarrágás
191, 329, 715

tájékozódási mechanizmusok
105, 108

tájlépték
113

tájökológia
145, 755

tápanyagfluxus
126

tápanyaglimitáció
24

tápanyaglimitáció indikátor
24

táplálékkeresés
29, 212, 262, 383-410

táplálék limitáció
685

táplálék specializáció
503

tápláléktípus-választás
383, 387, 388

táplálékváltás
159, 171, 177

táplálkozási hálózat
131, 145, 152, 154, 160, 169, 179, 236, 238, 247, 345, 346,
448, 450, **485-523**, 526-557, 573, 578, 596-629, 641, 658,
666-683

táplálkozási lánc
142, 254, 445, 449, 456, 485-521, 544, 557, 558, 656, 659

táplálkozási stratégia
204, 207

táplálkozást gátló
185, 188, 201, 355, 363, 427, 586

tápnövény
22, 141, 180-207, 296, 299, 338, 362, 375, 413, 415, 416,
418, 517, 569, 586, 587, 594, 642, 867

tápnövénykör
183, 184, 203, 205

tápnövényrassz
205

társulás
126, 204

távolság
631, 651

távolság módszer
473

taxonómiai diverzitás
465, 474

taxonómiai diverzitás index
473

telemetry
753

telítési görbe
373, 385, 392, 460, 480

tengeri herbivor
213

„természet egyensúlya”
61, 124, 125, 126, 133, 278

természetes ellenségek
161, 165, 166, 187, 193, 196, 234, 289, 376, 736, 765, 767, 768

természetvédelem
41, 125, 143, 191, 231, 446, 459, 476, 512, 536, 538, 604, 609, 616, 632, 675, 720, 730, 732, 738, 739-753, 755, 844, 866

termodinamika
133, 683, 684

termokarszt
709

termokonformitás
14

termoneutrális zóna
15

terpenoidok
184, 343, 362, 378, 600

territorialitás
58, 68

territórium
13, 28, 68, 82, 106, 405, 627

terület–fajszám összefüggés
152, 443, 444, 499, 633-653

területhatás
470, 638, 642, 727, 728

testméret
16, 58, 59, 60, 63, 71, **77-97**, 142, 150, 151, 190, 205, 216, 219, 230, 246, 249, 253, 258, 318, 424, 444, 445, 481, 497, 499, 503-523, 533, 546, 558, 560, **562-585**, 634, 641, 650, 651, 675, 746

testsúly
190, 210, 710

testtömeg
15, 16, 21, 68, 70, 71, 81, 113, 116, 118, 150, 152, 175, 186-211, 230, 233, 243, 329, 445, 453, 454, 462, 498, 499, 504, 505, 510, 520, 534, 560, 567, 568, 569, 575

testvér faj
412

ténylegesen ható tényezők
12

térben explicit modellek
235

tér és az idő
28

térlépték
139, 144, 145, 221, 252, 404, 447, 582, 583

térsor elemzés
152

„tiltott”
565, 576, 577

tiszta stratégia
307

tolerancia
26, 34, 103, 192, 212, 248, 291, 294, 347-381, 414, 415, 536, 614, 615, 751, 866, 867

top-down hatás
346, 522

topológia
109, 152, 238, 444, 485-523, 629

toxikusság
212, 358, 360

toxin
207, 402, 422

többször szaporodó (iteropár)
37, 41, 43, 47, 77, 81, 83, 86, 90, 96, 177

többszörös regresszióanalízis
95

tömeges kipusztulás
722

törékenység
525

töréspontok
23, 316

törött-pálca
468, 469

törpesség
616, 650, 651

trade-off
78, 117, 356, 364, 425, 742, 809, 813, 826, 832

trajektóriumok
70, 130, 548, 549

transpiráció
693

transzekt
366, 367, 463, 470, 591, 628

- transzlokáció
714
- tranziens fajok
634
- tranziens mikrobák
222
- trágyázás
214, 325, 369, 543, 556, 707
- tripanoszomiázis
379
- triptofánnal
767
- tritrofikus
179, 312, 364, 448, 454, 455, 602, 604, 612, 613
- triungulinus
93
- trofikus
24, 33, 146, 148, 152, 168, 202, 222, 238, 290, 314, 328-346,
363, 419, 442-456, 481-523, 532, 535, 543, 551, 563, 572,
588, 600-656, 657-682, 689, 703, 715, 748
- trofikus kaszkád
290, 447, 449, 485-516, 607, 609, 703, 748
- trofikus lánc
612
- trofikus pozíció
481, 485, 498, 503, 511, 518, 522
- trofikus szerkezet
523, 674, 675
- trofikus szint
447, 508, 515, 600
- trofodinamika
493
- trópusi
14, 43, 102, 103, 110-123, 132, 140-148, 165, 181-207, 227,
245, 247, 249, 281-301, 318-339, 347-382, 414, 417, 427,
444, 459-481, 491-523, 525-552, 568-594, 598-624, 633, 648,
650, 662-685, 689-714, 723-731, 737, 745, 755, 761, 765,
864, 865
- trópusi konzervativizmus
728
- trópusi talaj
318
- t-teszt
463
- tulajdonságalapú közösségsszerveződés
560, 582
- tundra
145, 165, 192, 199, 215, 216, 281, 318-339, 513, 616, 659,
663, 666, 704, 709, 711, 778, 781, 789, 813, 820, 826, 836,
851, 852
- turn-over
449, 543, 799
- túlélési együtttható
54
- túlélési görbék
46, 53, 59
- túlélési hányados
53
- túlélési ráta
86
- túlhalátszat
744, 753, 756, 760
- túlvasadás
422, 616, 756
- tülekedés
59, 99
- tüzek gyakorisága
600
- tűrőképesség
12
- tűzciklus
194, 600, 601
- U**
- U-alakú
461, 559, 622, 726
- ugrásszerű diszperzió
123
- unimodális
461, **540-559**, 610, 622, 724, 726, 868
- uniter szervezet
38
- unokák
83, 95
- urbanizáció
732, 743
- urbanizált élőhelyek
616
- utazási idő
391, 392, 393, 394, 405, 406, 407
- utazó hullámok
122
- „utánjáró”
91, 227, 394, 395, 580, 607
- utódok mortalitása
98
- utódszám
48, 55, 76-98, 304, 308, 340, 400
- UV sugárzás
333, 352
- Ú**
- Új-Guinea
266, 267, 511, 564, 632, 634, 637, 745
- Új-Mexikó
149, 512, 575, 585

újrafelhasználás
326
újrakolonizáció
167, 640
újranövekedés
165, 375, 599
Új-Zéland
138, 588, 616, 628, 632, 650, 651, 707, 746

Ü

„ül és vár”
91, 227, 394, 607
„üres niche”
25, 27, 28, 484
ütés
547
üvegházhatású
13, 21, 706, 711, 712, 736

V

vadátjáró
738
valószínűségi vektorok
34
variációs koefficiens
550, 553
vastrágyázás
702, 707, 708
vasszulfát
687, 707
váltópont
578
változó toxinszint
373
várható élettartam
49, 79, 82, 91
vegetációs idő
671
vektor
34, 54, 56, 57, 122, 163, **222-232**, 427, 549
vektortér
25, 26
Venn-halmaz
27
Verhulst–Pearl
262, 311
vertex
488
vertikális átvitel
249
vertikális variancia
719, 724

vezikuláris–arbuszkuláris mikorrhiza
376
véletlen találat
631, 634, 645, 646, 648
védekezési hatékonyság
401
védekezési küszöbdenzitás
764
védekezési mechanizmusok
193, 380
védekezési stratégiák
369
védelmi kölcsönösség
277, 293
viaszok
184, 323, 333
virághűség
299
viroidot
217
virtuális
27, 99
virulencia
221-253, 283, 292, 373, 381, 423, 604, 864
viselkedésökológia
86, 94, 271, 384, 747, 770
visszatérési idő
215, 508, 511, 547, 683
vizuális ingerek
99
vírusok
165, 196, 222-248, 382, 423, 450, 519, 604, 667, 684, 771,
867
vírus-sönt
684
Volterra
127, 130, 133, 134, 159-178, 218, 222, 233, 257, 258-270,
277, 311, 312, 315, 489, 527-558, 593, 627, 630, 767, 846,
868
Volterra-elv
527, 767, 868
von Liebig minimum törvénye
23
Vörös Király
291
Vörös Királynő
291, 422
Vörös lista
732, 744

X

xenobiotikumok
197

xylóz
209

Z

zárt rendszer
69, 133, 143

z-értékei
634

z-értékekért
634

zigomorf
300, 304

Zipf–Mandelbrot
458, 468, 479

zoochoria
285

zoocönózis
444

zooplankton
24, 109, 153, 348, 449, 453, 488-512, 535, 545, 658-685,
690-715, 791, 837, 867

„zöld illat”
184

„zöld világ”
493, 499

zúzógyomor
750

