

A

”Az ökológiai versengés vizsgálata; fajok együttélési feltételeit és a biodiverzitást meghatározó tényezők”
című posztdoktori OTKA pályázat szakmai
zárójelentése

Szabó Péter
Szent István Egyetem, ÁOTK
Ökológiai Tanszék

A kutatás a fajok közti versengés megértésére, illetve - ezen keresztül - a biológiai sokféleséget fenntartó tényezők megértésére irányult. Korábbi kutatások eredményeként tudjuk, hogy különböző fajú élőlények akkor tudnak hosszú távon együttélni ugyanazon élőhelyen, ha (a) különböző táplálékot fogyasztanak, (b) a nagyobb terület különböző részei, illetve a periodikusan változó környezet más-más időbeli szakaszai által nyújtott feltételekhez alkalmazkodnak. Az első együttélési mód a fajok fiziológiai, az utóbbiak pedig a környezet térbeli és időbeli heterogenitásán alapulnak. A két jelenség egymástól független; koegzisztencia lehetséges különböző forrást fogyasztó fajok közt homogén környezetben is, és azonos forrást fogyasztó, de heterogén környezetben élő fajok közt is. A fajok különböző forrásigénye egy egyértelmű és viszonylag jól érthető oka a koegzisztenciának, ez azonban nem mondható el a környezeti heterogenitáson alapuló koegzisztencia jelenségéről; nem nyilvánvaló, hogy a térbeli vagy időbeli heterogenitás, hogyan eredményezheti több faj stabil együttélését. A fő kérdés, hogy milyen szempontjából kell különbözniük egymástól egyrészt az élőhelyfoltoknak, másrészt a különböző fajoknak ahhoz, hogy ne szorítsák ki egymást egy élőhelyről akkor sem, ha ugyanazt a forrást fogyasztják. Az evolúciós adaptációk irányából megfogalmazva pedig úgy hangzik a kérdés, hogy miként tudnak a különböző fajok környezetük különböző adottságú térbeli és időbeli pontjaihoz alkalmazkodni.

Zavarás által létrehozott heterogén környezetben élő populációk modelljének numerikus vizsgálata

A heterogén élőhelyen való koegzisztencia problémáját jól példázza az úgynevezett kompetíció-kolonizációs csereviszonyon alapuló koegzisztencia jelensége. Ez az egyszerű elméleti modell egy olyan környezetből indul ki, melyet különböző állapotú élőhelyfoltok mozaikja alkot. A mozaikosságot úgynevezett lokális zavarások (pl. erdőtűz) tartják fenn, amelyek időnként elpusztítanak egy-egy kis populációt és egyben elindítanak egy lokális szukcessziós folyamatot. Az élőhely térbeli heterogenitását ebben az esetben a különböző szukcessziós stádiumú élőhelyfoltok jelentik, míg az időbeli heterogenitás a helyi szukcessziós folyamatok okozta környezetváltozást jelenti. Bizonyított, hogy egy ilyen környezet lehetővé teszi az úgynevezett 'kompetitor' és 'kolonizáló' típusú élőlények együttélését, ahol a két stratégia a frissen létrejött és a későbbi szukcessziós stádiumú foltokban lévő forrásokat tudja jobban kihasználni.

A kutatás során is ennek a modellnek egy konkrét implementációjából indultam ki (1. melléklet), melyben két, különböző populációdinamikai paraméterekkel jellemzett faj közti versengést vizsgáltam. A korábbi vizsgálatoktól elérően a populációkat nem csak a születési, halálozási és migrációs folyamatokat leíró dinamikai paraméterrel jellemeztem, hanem a populációk sűrűségének két különböző térbeli léptéken mért autokorrelációjának értékeivel is, amely mértékek a térbeli mintázat egyfajta jellemzését adják. A populációdinamikai paraméterek, az autokorrelációkkal jellemzett térbeli mintázat, és a koegzisztencia jelensége közti összefüggést megvizsgálva a következő eredményeket kaptam:

Eredmények

A reprodukciós sikerességet kifejező populációdinamikai paraméter megváltoztatása együtt járt mind a fajok elterjedtségének, mind pedig a térbeli mintázatot leíró értékek monoton megváltozásával (2. melléklet). A monotonitás a mintázat és a kompetíciós sikeresség közti kölcsönös meghatározottságra utal. A populációdinamikai paraméterek változtatása során a kompetitív kizárásból a koegzisztenciába való átmenet egybeesett a fajok külön-külön, monokulturában mért térbeli korrelációs értékei közti különbségek előjelváltásával. Ez szemléletesen azt jelentené, hogy a különböző léptékeken mért autokorrelációk kifejezik a szülőtől különböző távolságokra eljutó utódok általi szaporodás sikerességét. A fajok mintázatbeli jellemzői közti relációk megváltozása és a kompetíció kimenetele azonban a két átmeneti pont esetében csak egyiknél esett pontosan egybe.

Heterogén környezetben élő populációk modelljének analitikus vizsgálata

A fenti, numerikus vizsgálatok során kapott eredmények egyértelműségének hiánya, az ebből eredő értelmezési nehézségek, illetve az eredmények szűk érvényességi köre szükségessé tette egy általánosabb, analitikus modell kidolgozását. Az általánosabb modellben nem specifikáltam sem a heterogén környezet létrejöttének dinamikáját, sem pedig a reprodukciós ráta alakját. A fenti, numerikusan vizsgált modell, ezen általánosabb modell egy speciális eseteként írható fel. A korábbi, térbelileg struktúrált populációkat leíró mátrixmodellekhez képest újdonság volt, hogy a populáció szerkezetét kifejező dimenzió nem az egyes élőhelyfoltok alkotta dimenzió, hanem a különböző módon (pl. magról vagy vegetatívan) született, s így születéskor különböző távolságra eljutó utódok csoportjai voltak. Az illetén módon meghatározott két csoport egyben esélyt adott arra, hogy a koegzisztencia feltételét a szintén két elemű mintázatléíró vektorokkal fejezzem ki.

Eredmények

A populációdinamika leírását sikerült olyan alakra hozni, amelyben elkülönülnek egymástól a zavarás dinamikáját, a folton belüli populációdinamikát és az átlagos populációsűrűséget kifejező tagok (3. melléklet). Azonban ezidáig nem sikerült a mátrixmodellben szétválasztani teljesen a környezetet és a fajt jellemző tagokat, mely lépés előfeltétele annak, hogy a kompetitív kizárás, illetve a koegzisztencia feltételét kifejezzem úgy, hogy a két faj esetében külön-külön kiszámolt egyensúlyi értékeket behelyettesítem a kettejük közti versengést leíró egyenletbe.

Időben periodikusan változó környezetben élő populációk modelljének numerikus vizsgálata

A fenti modellekben a térbeli és időbeli heterogenitás egyidőben volt jelen, azonban nem voltak egymástól függetlenek. A versengő fajok ehhez a környezethez eltérő térbeli terjedési módjuk miatt alkalmazkodtak különbözőképpen; ez biztosította számukra hogy utódjaik különböző eloszlásban kerüljenek eltérő szukcessziós állapotú élőhelyekre, melyek egy részében az egyik, más részében a másik faj van lokális kompetíciós előnyben.

Ez felvetette azt a kérdést, hogy lehet-e egy pusztán időben heterogén környezethez különbözőképpen alkalmazkodni a fajoknak valamiféle különböző időbeli terjedés révén. Természetesen a szó szoros értelmében nem, azonban ha egy faj metabolikus rátája a környezet változásával összhangban, periodikusan változik, akkor ez biztosíthatja, hogy fiziológiai illetve populációdinamikai szempontból eltérő súllyal tapasztalja meg a változó környezet különböző periódusai által nyújtott környezeti feltételeket. Ha mindez társul azzal, hogy a különböző fajok más-más környezetben hasznosítják leghatékonyabban a tápanyagokat, akkor a két faj együttélhet. Ezt az elképzelést ellenőriztem egy egyszerű, Lotka-Volterra modellből kiinduló differenciálegyenlet rendszer numerikus vizsgálatával, melybe beépítettem a fenti feltevéseket (4. melléklet). Az eredmények (5. melléklet) alátámasztották az elképzelést, de a robusztus állítások levonásához, a fenti struktúrált populációs modellhez hasonló modell leírására, valamint annak analitikus elemzésére lesz szükség.

A projekt eredményeinek közlését az elkövetkező két éven belül tervezem, ezért tisztelettel szeretném kérni, hogy a jelentésben foglaltak alapján született minősítést az OTKA kiegészítő eljárásban később módosítsa, figyelembe véve az időközben megjelent közleményeket.

1. Melléklet - Zavarás által létrehozott heterogén környezetben élő populációk modellje

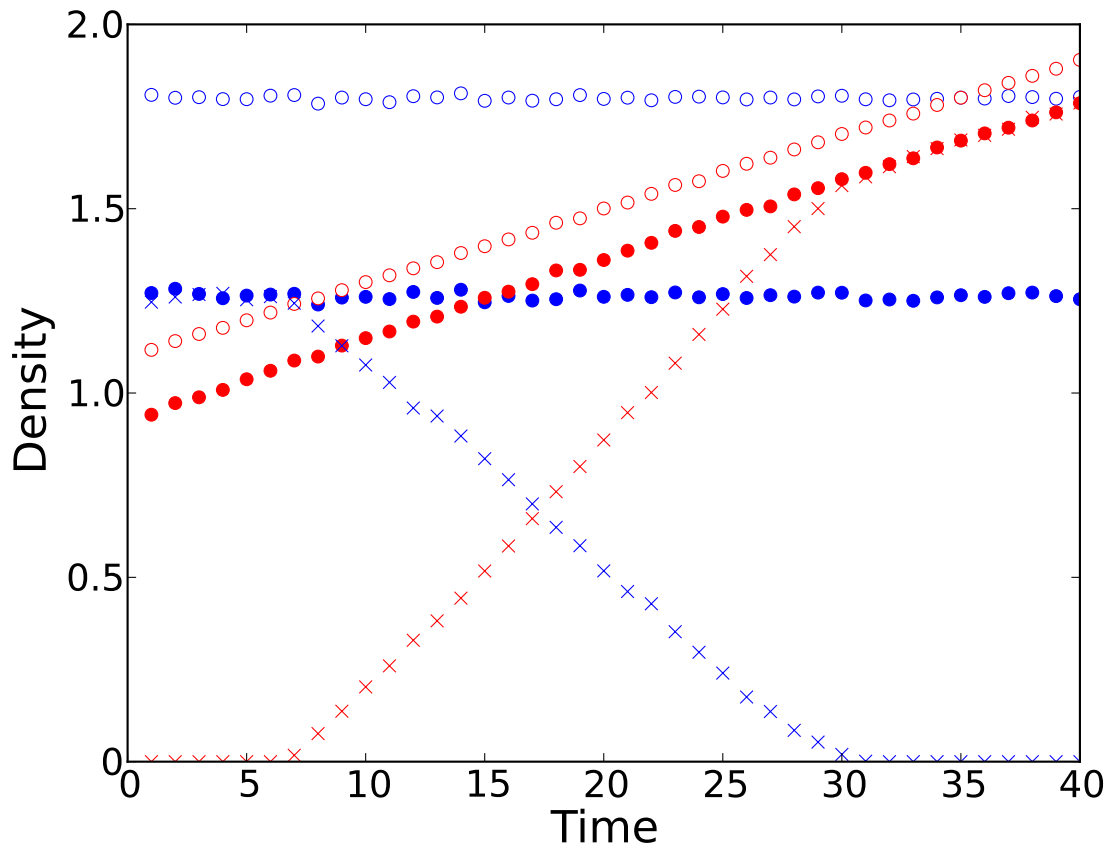
A modell egy matapopulációt ír le, melyben az élőhelyet N darab élőhelyfolt alkotja. A foltokon belüli populációdinamikát az alábbi differenciálegyenlet írja le:

$$\begin{aligned}\frac{dp_i^A(t)}{dt} &= p_i^A(t) (1 - (p_i^A + p_i^B)/K^A) + C^A p^A \\ \frac{dp_i^B(t)}{dt} &= p_i^B(t) (1 - (p_i^A + p_i^B)/K^B) + C^B p^B,\end{aligned}$$

ahol p_i^A , p_i^B jelölik a fajok folton belüli egyedsűrűségét, C^A és C^B a fajra jellemző kolonizációs képességek, K^A és K^B pedig a lokális forráskompetíciós képességet fejezik ki.

A modellt a zavarási dinamika teszi teljessé: minden élőhelyfolt μ rátával válik zavarás áldozatává, ekkor a benne lévő populációk mérete nullává változik. Mivel μ értéke állandó, a teljes élőhelyen belül, a különböző életkorú (a legutolsó zavarás óta eltelt idővel mérve) foltok gyakoriságának eloszlása exponenciális eloszlást követ.

2. Melléklet - Zavarás által létrehozott heterogén környezetben élő populációk modellje



Az egyes fajok egyensúlyi egyedsűrűségei és az együttes előfordulásuk során kialakuló egyensúlyi egyedsűrűségek változása egy populációdinamikai paraméter változásának függvényében. Kék, illetve piros szín jelöli az 'A' és 'B' fajra vonatkozó értékeket. A kitöltött szimbólumok az átlagos egyedsűrűséget, a nem kitöltöttek pedig az egyedek által, a foltokon belül tapasztalt átlagos egyedsűrűséget jelölik. A körök az 'A' és 'B' fajok külön-külön mért egyensúlyi értékeit, az x-ek pedig a kettőjük közti versengés eredményeként kialakuló egyensúlyi értékeket jelölik.

3. Melléklet - Heterogén környezetben élő populációk analitikus modellje

A modellt az alábbi differenciálegyenlet írja le:

$$\frac{d\mathbf{p}}{dt} = \mathbf{U}\mathbf{p}$$

ahol $\mathbf{p} = \begin{pmatrix} \bar{p}_0 \\ \bar{p}_1 \end{pmatrix}$ egy kételemű vektor, melynek elemei a különböző születés kori terjedés-eloszlással rendelkező egyedek sűrűségei, $\mathbf{U} = [\mathbf{u}_{ij}]_{2 \times 2} = \begin{pmatrix} \mathbf{u}_{00} & \mathbf{u}_{01} \\ \mathbf{u}_{10} & \mathbf{u}_{11} \end{pmatrix}$ pedig az átlagos szaporodási ráták mátrixa, csoportokra felbontva. Az egyes szaporodási ráták a következő módon fejezhetők ki:

$$\mathbf{u}_{ij} = \int \text{Pr}_a(\tau) p_j(\tau) / \bar{p}_j r_i(p(\tau)) d\tau = \int \text{Pr}_a(p^{-1}(\rho)) p_j(p^{-1}(\rho)) / \bar{p}_j r_i(\rho) d\rho,$$

ahol $\text{Pr}_a(\tau)$ a τ "életkorú" foltok gyakorisága, $p(\tau)$ pedig a τ életkorú foltokban lévő egyedsűrűség. A különböző környezetű helyek eloszlását általánosabban, a feltéletkortól függetlenül az egyedsűrűség függvényeként lehet kifejezni; $\text{Pr}_a(\rho)$ a ρ egyedsűrűséggel rendelkező foltok gyakorisága, $p_0(\rho)$ és $p_1(\rho)$ pedig a ρ egyedsűrűségű foltokban a különböző terjedési eloszlású utódként létrejött egyedek sűrűsége. $r_0(\rho)$ és $r_1(\rho)$ pedig a különböző terjedésű utódok létrehozásának egyedsűrűség-függő sebességét jelentik.

Némi rendezés után az egyensúlyi tulajdonságokat meghatározó \mathbf{U} mátrix a következő formára hozható:

$$\mathbf{U} = [\mathbf{u}_{ij}]_{2 \times 2} = \begin{pmatrix} \mathbf{u}_{00} & \mathbf{u}_{01} \\ \mathbf{u}_{10} & \mathbf{u}_{11} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \text{Pr}_a(\rho) & 0 \\ 0 & \text{Pr}_a(\rho) \end{pmatrix} \begin{pmatrix} p_0(\rho) \\ p_1(\rho) \end{pmatrix} (r_0(\rho) \quad r_1(\rho)) \begin{pmatrix} 1/\bar{p}_0 & 0 \\ 0 & 1/\bar{p}_1 \end{pmatrix}$$

4. Melléklet - Időben periodikusan változó környezetben élő populációk modellje

A modellt az alábbi differenciálegyenlet írja le:

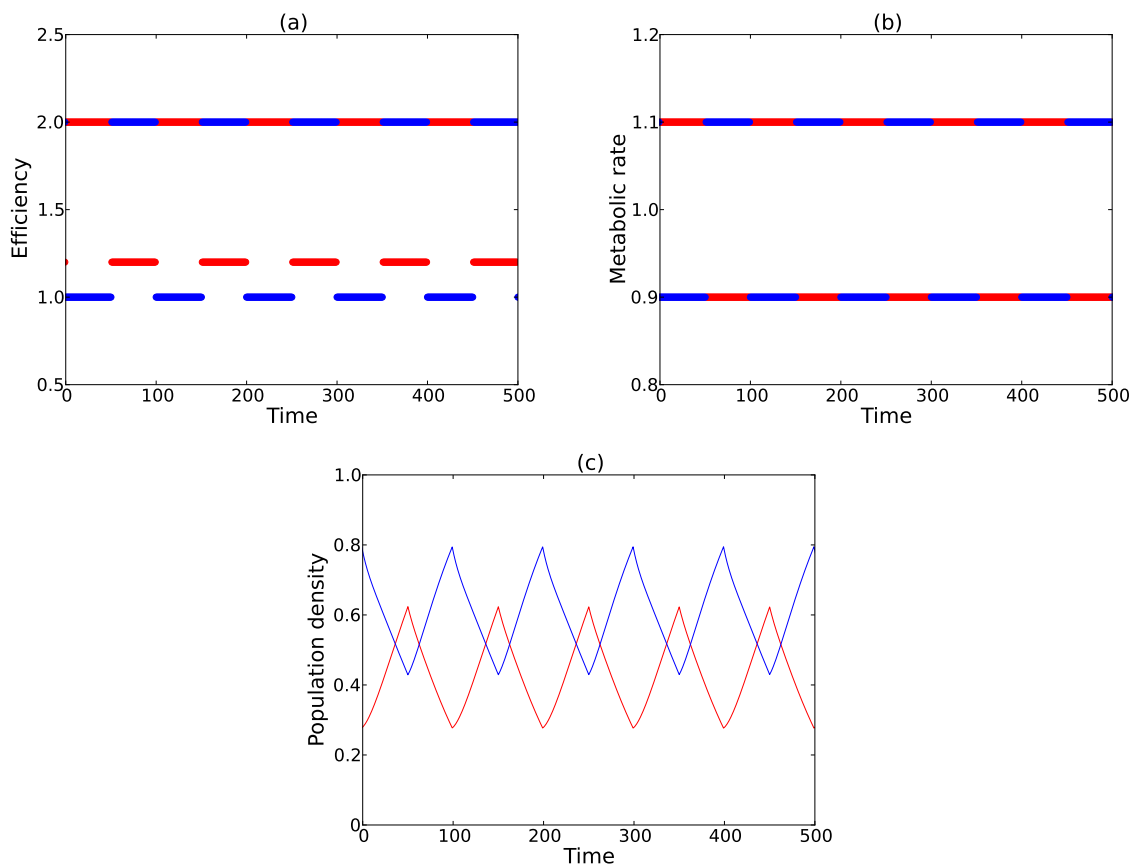
$$\begin{aligned}\frac{dp_A(t)}{dt} &= p_A(t) (r_0^A(t) - \alpha_{AA}p_A(t) - \alpha_{AB}p_B(t)) \\ \frac{dp_B(t)}{dt} &= p_B(t) (r_0^B(t) - \alpha_{BA}p_A(t) - \alpha_{BB}p_B(t)),\end{aligned}$$

ahol p_A és p_B jelöli a két versengő populáció egyedsűrűségét, r_0^A és r_0^B a maximális növekedési rátákat, az α_{XY} értékek pedig a populációk kompetíciós koefficiensei. A potenciális növekedési ráta és a kompetíciós koefficiensek az alábbi módon függenek a forrásfelhasználását kifejező e_A és e_B és a fajok metabolikus rátáját jelentő m_A és m_B értékektől.

$$\begin{aligned}r_0^A(t) &= m_A(t)e_A(t) \\ r_0^B(t) &= m_B(t)e_B(t) \\ \alpha_{XY} &= e_X(t)m_X(t)m_Y(t)\end{aligned}$$

Definíció szerint a környezet, és azzal együtt az e_A , e_B , m_A és m_B értékek is periodikusan változnak.

5. Melléklet - Időben periodikusan változó környezetben élő populációk modellje



Két faj egyedsűrűségének időbeli változása periodikusan változó környezetben. (a) A kétféle környezet periodikus változása a két fajt ('A'-piros, 'B'-kék) eltérő módon érinti; egyikük forásfelhasználási képessége egyik, másikuké a másik környezetben jobb. Az 'A' faj átlagosan sikeresebb ebből a szempontból. (b) A két faj metabolikus aktivitása szintén összefügg a környezettel, metabolikus aktivitásuk a számukra előnyösebb környezetben nagyobb. (c) A metabolikus aktivitások eltérő időbeli mintázata lehetővé teszi, hogy mindkét faj látszólagosan gyakrabban tapasztalja meg a számára előnyös környezetet. Így saját fajtársaikkal szembeni kompetíciós hatásuk látszólagosan nagyobb lesz, mint a másik fajjal szemben, mely biztosítja koegzisztenciájukat.