

TÖBBFAJOS, ÁLLAPOTSTRUKTURÁLT POPULÁCIÓ-RENDSZEREK DINAMIKUS MODELLEZÉSE

SZAKMAI ZÁRÓJELENTÉS (2010-09-01 - 2014-08-31)

A kutatási tervet teljes egészében teljesítettük, sőt, azt tematikusan, ill. módszertanilag hozzá kapcsolódó kutatásokkal jelentős mértékben kiterjesztettük. Eredményeinket – nemzetközi konferenciákon (szám szerint 14-en) való megvitatást követően – élenjáró nemzetközi szakfolyóiratokban tettük közzé. A már megjelent 23 dolgozatunk összesített hatástényezője **35,860**. (További 4 dolgozatunk a bírálatokat követő átdolgozás alatt van, várható összesített hatástényezőjük **10,069**. Ezek természetesen nem szerepelnek az EPR rendszerbe feltöltött, már megjelent közlemények között)

Az alábbiakban – e 27 közlemény közül néhány, az alapmodell szempontjából fontosabbat kiemelve – vázolom a kutatás főbb eredményeit.

1. Alapvető modell

A pályázat fő célkitűzése többfajos, állapotstrukturált dinamikus populációmodellek felállítása és elemzése volt. Az elkészült diszkrét idejű modell felépítése a következő két fő komponensből áll:

Egyedfejlődési komponens: A rovarfajok egyedfejlődése elsősorban a hőmérséklet (pontosabban a felvett hőösszeg) függvénye, mivel a rovarok nem állandó testhőmérsékletűek. Általában a kártevők és az ellenük használt biológiai ágensek (ragadozó, élősködő, mindenevő rovarfajok) egyedfejlődése eltérő módon függ a hőmérséklettől, továbbá eltérő ideig életképesek a kifejlett egyedek. A kellően differenciált leíráshoz mindképpen figyelme kellett venni ezeket az egyedfejlődési különbségeket. Ennek megfelelően több fejlődési állapottal rendelkező fajokat modelleztünk, ahol az állapotok közötti átmenet nem a fizikai idő, hanem az adott idő alatt összegyűlt hősszeg, tehát a „biológiai idő” függvénye. Nyilvánvaló, hogy az életsiklus jellemzői döntően befolyásolják a biológiai védekezés hatékonyságát: pl. adott egyedszámú, lassan szaporodó és kis hatékonyságú ragadozó populáció nem képes megállítani egy igen gyorsan szaporodó kártevő populációt, hacsak nincs igen nagy denzitásban jelen már a kártevők megérkezésekor a ragadozó populáció.

Ökológiai kölcsönhatási komponens: Itt a kártevő és a biológiai ágens közötti trofikus kapcsolatok modellezése történik. Nyilván, más populációdinamikával és így más a

hatékonysága egy olyan ágensnek, amelynek lárvája és imágója is fogyasztja a kártevőt, és más egy tojásparazitoidé, amely kizárólag a kártevő friss (0-3 napos) petéit támadja. Adott kártevő esetén az alkalmazott ágens hatékonysága tekintetében nyilván kulcsszerepe van a *funkcionális válasz*nak, ezért a pályázati kutatás során külön új kutatási irányként is felvettük a funkcionális válasz elméleti-módszertani és kísérleti vizsgálatát (l. az alábbi 2. szakaszt).

Az állapotstrukturált populációmodellünk felállításánál – a pályázat alapkutatási jellegét megtartva – a leendő alkalmazási lehetőségnek a biológiai növényvédelmet (biológiai kontrollt) tekintettük. Ennek megfelelően a pályázatban külsőként résztvevő spanyol partnereink által gyűjtött adatokra támaszkodtunk. Az *Spodoptera exigua* kártevő és az ellene ágensként alkalmazható tojás- és lárvaparazitoid *Chelonus Oculator* fejlődésére és kölcsönhatására vonatkozóan gyűjtött adatokkal végeztük el a statisztikai elemzést, az elméleti modellünk illesztését (egy, a szerzők által kifejlesztett új típusú funkcionális válasz alkalmazásával) és a szimulációs vizsgálatokat. Az állapotstrukturált populációmodellünket sikerült validálnunk is. Eredményeinket – két nemzetközi konferencián való megvitatást követően – a szakterület egyik vezető folyóiratában közöltük [1], a felhasznált adatokat egy szabad hozzáférésű adatbázisban tettük közzé [2].

E modell segítségével - adott hőmérsékleti scenáriókhoz – kiszámítható, hogy az ágens különféle stratégiák melletti alkalmazásának milyen következményei lehetnek. Például meghatározható adott mennyiségű ágens kibocsátásának olyan ütemezése, amely mellett egy meglegházi növényi kultúra termelési ciklusán belül a kártevő előírt denzitás alá csökkenthető. Az alkalmazandó, kereskedelmi forgalomban beszerezhető ágens ésszerű mennyiségét – a gazdasági racionalitásnak megfelelően – nyilván a védendő termés piaci értéke korlátozza. Modellünk alapján tehát gazdasági elemzések is végezhetőek.

Bár az általános modellünket egy konkrét parazitoid-gazda párra fejlesztettük ki, a modellkonstrukció, mutatis mutandis alkalmazható rovarpopulációk közötti más, parazitoid-gazda, ill. ragadozó-zsákmány kölcsönhatások vizsgálatára.

2. Funkcionális válaszok vizsgálata

A modellben fontos szerepet játszik a funkcionális válasz, amely a legegyszerűbb esetben azt mutatja, hogy pl. egy tojásparazitoid (ill. ragadozó) egyed a gazdapopuláció denzitásától függően hány tojást parazitál (ill. zsákmányt fogyaszt) időegység alatt. E témakör önálló vizsgálati irányt nyitott a pályázati kutatáson belül. A funkcionális válaszok levezetésére a [3] dolgozatban új, általános módszert vezettünk be, amely a parazitoid (ill. zsákmány) tevékenységeinek valószínűségi eloszlásából kiindulva építi fel a funkcionális válasz

matematikai alakját, így képes figyelembe venni az ökológiai kölcsönhatás finom részleteit. Az általános eljárásból speciális esetként visszakapható a közismert Holling I, II és III. típus. Szintén e levezetési módszert használjuk a [4] cikkben, ahol Beddington-De Angelis-féle funkcionális válasz adódik módszerünkben.

A [5] dolgozatban e módszer felhasználásával sikerült többek között egy mindenevő ágensként való alkalmazásának elméleti megalapozását jelentő dinamikus modellt felállítanunk. Ebben a mindenevő numerikus válaszát (a mindenevőnek a táplálékfaj denzitásától függő biomassza-növekedését) a tápanyagokra vonatkozó Liebig-féle minimumtörvény határozza meg. Azt találtuk, hogy a Holling II típusú funkcionális válasz esetén a mindenevő-zsákmány rendszernek egyetlen egyensúlyi állapota van, míg a Holling III. típus esetén bistabilis koexistencia adódik. Az utóbbi eredmény megmagyarázza azt a biológiai kontroll gyakorlatában ismert jelenséget, hogy a mindenevő ágens a kibocsátás időzítésétől függően a kártevő két különböző denzitására vezérelheti a rendszert.

A funkcionális válasz említett levezetési módszerét használja fel a [6] dolgozat is, amelyben optimális táplálékszerzési meghatározása céljából döntési fán alapuló játékelméleti megközelítés segítségével sikerült alkalmas funkcionális válaszokat konstruálni két zsákmánytípus jelenléte esetén. Az ökológiai játékok fontosak a kártevők aggregálódása szempontjából is, l. [7].

3. Modellezés-módszertani fejlesztés ágensek kiválasztásához, ill. két ágens együttes alkalmazásához

Két ágens faj együttes alkalmazásának hatását elemzi a [8] dolgozat. Ebben az egyaránt Lepidoptera fajt parazitáló *Trichogramma brassicae* és a *Chelonus oculator* versengését vizsgáltuk, új eredményként kimutatva, hogy e versengés miként hat a parazitoidok válaszfüggvényeire. Eredményeink lehetséges magyarázatot szolgáltatottak arra megfigyelt tényre, hogy két, azonos gazdáért versengő parazitoid – legalábbis szezonálisan – koegzisztál. Kétféle *Trichogramma* faj *Tuta absoluta* elleni alkalmazásának hatékonyságát hasonlítottuk össze rovarökológiai szimulációval a [9] dolgozatunkban.

A [10] cikkben kísérleti eredmények alapján a természetes ellenség kibocsátásának lehetséges stratégiáit elemeztük a kártevő *Tuta absoluta* ellen alkalmazott a tojásparazita *Trichogramma achaeae* és a ragadozó *Nesidiocoris tenuis* esetében, üvegházi paradicsomkultúrákban.

A már benyújtott és a bírálatot követő átdolgozás alatt álló [11] dolgozatban tojásparazita és „intraguild” mindenevő ragadozó együttes alkalmazásának előnyeit és korlátait vizsgáltuk.

4. Rendszerelméleti és optimális irányítási modellek fejlesztése

A pályázat előírányozta továbbá annak a kérdésnek a vizsgálatát, hogy a megfigyelés rendszerelméleti fogalmára alapozva, egy többfajos ökológiai rendszerben miként monitorozzuk a kártevő megjelenését és fejlődési állapotainak időbeli alakulását. Konkrét populációrendszerek esetében a megfigyelhetőség fogalma azt jelenti, hogy az állapot bizonyos komponenseinek megfigyeléséből a teljes rendszer állapotfolyama egyértelműen meghatározható. Az ehhez kapcsolódó módszertani fejlesztés keretében ökológiai rendszerek monitorozásához a matematikai rendszerelmélet fogalmait és elméleti eredményeit alkalmaztuk különböző ökológiai szituációkban ún. megfigyelő rendszer konstrukciójára a [12], [13] és [14] dolgozatunkban. A megfigyelő rendszer megoldása a megfigyelt komponens ismeretében közelítőleg előállítja a teljes állapotfolyamatot.

Bizonyos speciális struktúrájú populációrendszerekre sajátosan új módszertani megközelítést jelent a vertikum típusú rendszerként való modellezés. Ilyen rendszerek monitorozása a tárgya a [15], [16] és [17] dolgozatnak.

Új irányt jelent a diszkrét idejű állapotstruktúrált modellek dinamikus monitorozása, amelyet a [18] konferencia-előadásban kezdeményeztünk. E témakör – biológiai növényvédelem diszkrét idejű optimális irányítási modelljeivel kiegészítve – egy újabb kutatási projekt tárgya lehet majd.

Populációrendszer adott idő alatti egyensúlyba vezérlése a biológiai növényvédelem mellett fontos szerepet játszhat a konzervációökológiában is. Ennek módszertani fejlesztését tárgyalja a [19] és a [20] dolgozat. Speciálisan a dinamikus biológiai növényvédelmi modellek esetében fontos feladat lehet az ágens kibocsátására egy olyan stratégia, amely olyan egyensúlyba vezérli a rendszert, ahol a kártevő denzitása egy kritikus érték alatt marad. E feladat megoldásával foglalkoztunk a [21] dolgozatban. A [22] cikkben ragadozók táplálékszerzési stratégiáinak leírására szolgáló dinamikus játékelméleti megoldásfogalmat vezettünk be. A [23] dolgozat azt mutatja be, hogy az optimális irányítás módszerével miként lehet parazita és ragadozó ágens együttes alkalmazásával a kibocsátások leghatékonyabb időzítését meghatározni.

Végül megjegyzem, hogy a kutatás tárgyáról gyakorlati szakemberek számára népszerűsítő cikket tettünk közzé [24].

Közlemények

[1] József Garay, Zoltán Sebestyén, Zoltán Varga, Manuel Gámez, Alejandro Torres, José E. Belda and Tomás Cabello, A new multistage dynamic model for biological control exemplified

by the host-parasitoid system *Spodoptera exigua*-*Chelonus oculator*, *Journal of Pest Science*, appeared Online First) 2014 Aug, pp. 1-16, Doi 10.1007/s10340-014-0609, 2014

[2] Garay, J.; Sebestyén, Z.; Varga, Z.; Gámez, M.; Torres, A.; Belda, J.E.; Cabello, T., Data from: A new multistage dynamic model for biological control exemplified by the host-parasitoid system *Spodoptera exigua*-*Chelonus oculator*, *Dryad Digital Repository* [<http://dx.doi.org/10.5061/dryad.t3b5s>], 2014

[3] J. Garay, F. T. Móri, When is the opportunism remunerative? *Community Ecology* 11:160-170, 2010

[4] József Garay, Zoltán Varga, Manuel Gámez, Tomas Cabello, Functional response and population dynamics for fighting predator, based on activity distribution. (Submitted, under revision)

[5] József Garay, Zoltán Varga, Tomás Cabello, Manuel Gámez, Optimal nutrient foraging strategy of an omnivore: Liebig's law determining numerical response, *Journal of Theoretical Biology*, 310 (2012) 31–42, 2012

[6] Cressman R, Krivan V, Brown JS, Garay J: Game-Theoretic Methods for Functional Response and Optimal Foraging Behavior, *PLOS ONE* 9(2): e88773, 2014

[7] Ross Cressman, József, The effects of opportunistic and intentional predators on the herding behavior of prey. *Ecology* 92: 432-440, 2011

[8] T. Cabello, M. Gámez, A. Torres and J. Garay, Possible effects of inter-specific competition on the coexistence of two parasitoid species: *Trichogramma brassicae* Bezdenko and *Chelonus oculator* (F.) (Hymenoptera: Trichogrammatidae, Braconidae), *Community Ecology* 12 (1), 78-88., 2011

[9] T. Cabello, M. Gámez, Z. Varga, J. Garay, R. Carreño, J. R. Gallego, F. J. Fernández, E. Vila, Selection of *Trichogramma* spp. (Hym.: Trichogrammatidae) for biological control of *Tuta absoluta* (Lep.: Gelechiidae) in greenhouse by entomo-ecological simulation model, International Organization for Biological and Integrated Control of Noxious Animals and Plants (IOBC), *WPRS Bulletin*, Vol. 80, 2012, pp. 171-176., 2012

[10] Tomas Cabello, Juan R. Gallego, Francisco J. Fernandez, Manuel Gamez, Enric Vila, Modesto del Pino, Estrella Hernandez-Suarez, Biological Control Strategies for the South American Tomato Moth (Lepidoptera: Gelechiidae) in Greenhouse Tomatoes, *Journal of Economic Entomology*, 105(6):2085-2096., 2012

[11] Tomas Cabello, Francisco Bonfil, Juan R. Gallego, Francisco J. Fernandez, Manuel Gámez, József Garay, Can interactions between an omnivorous hemipteran and an egg parasitoid limit the level of biological control for the tomato pinworm? (Submitted, under revision)

[12] Z. Varga, M. Gámez, and I. López, Observer design for open and closed trophic chains, *Nonlinear Analysis: Real World Applications* 11, 1918-1924, 2010

- [13] M. Gámez, I. López, J. Garay and Z. Varga, Monitoring and control in a spatially structured population model, In: Beniamino Murgante et al., *Computational Science and its Applications*, LNCS, Springer-Verlag, 511-520, 2011
- [14] M. Gámez, I. López, Z. Varga and J. Garay, Stock estimation, environmental monitoring and equilibrium control of a fish population with reserve area, *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 22 (3) pp. 751-766, 2012
- [15] M. Gámez, I. López, I. Szabó and Z. Varga, Verticum-type systems applied to ecological monitoring, *Applied Mathematics and Computation* 215, 3230-3238, 2010
- [16] S. Molnár, M. Gámez and I. López, Observation of nonlinear verticum-type systems applied to ecological monitoring, *International Journal of Biomathematics* Vol. 5, No. 6 (November 2012) 1250051 (15 pages) DOI: 10.1142/S1793524512500519, 2012
- [17] Z. Varga, M. Gámez, I. López, Recent developments in monitoring of complex population systems, *American Journal of Operations Research*, 3, Number 1 (Special Issue on Complex Systems) 167-180, 2013
- [18] G. Gödényné Hajdu, Z. Varga, Observer design for a nonlinear multi-stage population dynamics, *Synergy in the Technical Development of Agriculture and Food Industry: 2-nd. International Conference on Agricultural Engineering*. 9-15. October, 2011, Gödöllő, Hungary, 2011
- [19] M. Gámez, I. López, A. Shamandy, Open- and closed-loop equilibrium control of trophic chains, *Ecological Modelling* 221, 1839-1846, 2010
- [20] M. Gámez, I. López, Z. Varga and J. Garay, Observation and control in selection models. (Submitted, under review)
- [21] S. Molnar, M. Gámez, I. López, T. Cabello, Equilibrium control of nonlinear verticum-type systems, applied to integrated pest control, *BioSystems* 113, 72– 80., 2013
- [22] József Garay, Ross Cressman, Fei Xu, Zoltán Varga and Tomás Cabello, Optimal forager against ideal free distributed prey. (Submitted, under revision)
- [23] J.R. Gallego, I. López, M. Gámez, Z. Varga, J. Garay and T. Cabello, Simulation model applied to biological pest control by entomophagous species in commercial tomato greenhouses, *Hungarian Agricultural Engineering*. Vol. 25/2013, pp. 67-70. – HU ISSN 0864-7410, 2013
- [24] Tomás Cabello, Manuel Gámez, József Garay y Zoltán Varga, Lucha Biológica y Modelos Matemáticos: cuándo y cómo hacer las sueltas de enemigos naturales, *Vida rural*, 1/Noviembre/2011, 24-29 (ISSN: 1133-8938), 2011