

KÖZÖSSÉGI ÖKOLÓGIA: ÉVSZÁZADOS NEHÉZSÉGEK ÉS ÚJ UTAK

Báldi András

PhD. Magyar Tudományos Akadémia – Magyar Természettudományi Múzeum Állatökológiai
Kutatócsoport – baldi@nhmus.hu

Jordán Ferenc

PhD. ELTE Növényrendszertani és Ökológiai Tanszék – jordanf@falco.elte.hu

Bevezetés, történet és meghatározások

Minden tudományban, így az ökológiában is érdemes időnként számvetést készíteni: hol tart, merre tart a fejlődés. A jelen áttekintés két okból is időszerű. Egyrészt a hazai ökológia az elmúlt években ugrásszerű fejlődésnek indult mind más hazai természettudományos kutatásokhoz viszonyítva, mind a nemzetközi ökológiai cikkek közötti részeselek tekintetében.¹ A másik ok, immár a szűkebb közösségi ökológiát (vagy közösségökológiát) tekintve, hogy e tudományágban alapvető változások történtek az elmúlt években.

¹ Erdős Sarolta (Magyar Természettudományi Múzeum) és Báldi András az Oktatási Minisztérium ELSZ rendszerében az *ISI Web of Science* alapján a következő kereséseket végezte el 1975-től 2002-ig évente: (1) az „address” rovatba beírták, hogy *Hungary*, majd (2) ugyanezt a keresést elvégezték a harmincnnyolc, általuk legfontosabbnak tartott ökológiai folyóiratra. Így azt kapták, hogy 1975-től az összes magyar (=magyarországi címmel publikáló) szerző között az ökológiai folyóiratokban publikáltak aránya az utóbbi években jelentősen nőtt. Hasonló növekedést mutatott az ökológiai folyóiratok összes szerzői között a magyar szerzős ökológiai cikkek aránya. Lévén tudatában az *ISI Web of Science* korlátainak illetve az elektronikus adatbázisokban való keresés hátrulódásának, eredményeink eléggé robusztusak ahhoz, hogy e problémák ellenére megalapozottnak tartsuk a hazai ökológiai kutatások gyors ütemű fejlődését mutató elemzésünket.

Először nézzük, mi is lesz e tanulmány tárgya. A közösségi ökológia durva megközelítéssel az együtt élő fajokkal foglalkozik. Ez a néhány szó rengeteg izgalmasnál izgalmasabb kérdést vet fel: miért vannak együtt a fajok? Miért van együtt egy területen oly sok, egy másikon oly kevés faj? Mennyire befolyásolják egymás előfordulását, gyakoriságát, viselkedését? Milyenek a diverzitás, gyakoriság, elterjedtség stb. mintázatai? Milyen a mintázatok dinamikája, hogyan lehet ezt kvantifikálni? Milyen törvényszerűségek alakítják ki ezeket? Ilyen és hasonló kérdések tartoznak a közösségökológiához. Ezzel az is nyilvánvalóvá vált, hogy a következő néhány oldalon levőket a legjobb indulattal is csak szemelvényeknek lehet tekinteni, melyben a szerzők egyéni érdeklődése jól felismerhető.

A közösségökológia gyökerei évszázadokra nyúlnak vissza, a nagy felfedezők és természettudósok koráig. Többek között Alexander von Humboldtnak és Charles Darwinnak is feltűnt a fajok sokfélesége, illetve a sokféleségnek egyes markáns mintázatai, például a szélességi körök mentén változó fajgazdagság vagy a lokálisan gyakoribb fajok szélesebb körű elterjedtsége. Ha már magának a szűkebb értelemben vett közösségi ökológiának a történetét nézzük, akkor egy olyan kettőséget lehet észrevenni, ami a XX. század első felétől mostanáig ível át. Az egyik

felfogás korai megfogalmazója Frederic Clements volt, aki szerint a közösségek *szuperorganizmusként* működnek, amit a populációk közötti erős interakciók alakítanak ki. A másik felfogást ezzel egyidőben Henry A. Gleason és L. G. Ramensky (orosz botanikus) egymástól függetlenül fogalmazta meg, akik szerint a fajok *individualisztikusan* viselkednek a közösségekben, azaz egyszerűen a hasonló környezeti igények miatt egy területen egy időben előforduló populációk összességének tekintették a közösségeket. Ez a kettőség a *közösségi ökológia számos definíciója* között is megtalálható annak megfelelően, hogy mit vettek figyelembe a populációk fajok közötti kölcsönhatásából, és a fajok rokonsági viszonyaiból (McIntosh, 1995). Tehát a definíciók az „egy időben egy helyen élő populációk”-tól az „egymással kölcsönható populációk”-ig terjednek. E meghatározásokból látható és nyilvánvalóan elfogadható, hogy egy közösség, azaz az egy adott helyen és adott időben együtt élő populációk körébe az állatok, növények, gombák és mikrobák is beletartoznak. Gyakran azonban az ökológiát mesterségesen szétválasztják állatökológiára, növényökológiára, és mikrobiális ökológiára, ami természetesen a közösségökológiára is igaz. Ez elsősorban ott történt meg, ahol az ökológiai kutatás erősen a botanika, a zoológia illetve a mikrobiológia hagyományaira építve alakult ki. Bár tanulmányunkban számos általános témát tekintünk át, a hangsúly az állatok közösségökológiájára felel tolldik.

A közösségökológiához *tudományterületek széles skálája* kapcsolódik, így a biogeográfia, az evolúciós, populációs szintű, tájszintű és viselkedésökológia, a taxonómia, illetve több élettelen diszciplína, mint például a geográfia és az éghajlatlan.

A múltira visszatekintve a hazai „zoocökológia”, azaz az állatok közösségökológiája méltán érdemel említést. A XX. század közepe után ugyanis a kort megelőző kutatások

és gondolatok születtek Balogh János, Jermy Tibor, Szelényi Gusztáv és mások révén. Sajnos a későbbiekben ez a lendület megakadt, sőt megtört, továbbá a nemzetközi irodalomba is csak kismértékben került át. Szerencsére az utóbbi években ismét elindult a fejlődés, mint látható a Fekete Gábor által szerkesztett kötetben (Fekete 1998), illetve példázza a Magyar Ökológusok Tudományos Egyesületének 2000-ben indított, egyre rangosabb nemzetközi lapja, a *Community Ecology* (www.akademiaiakiado.hu). A botanikusként dolgozó néhai *Juhász-Nagy Pálnak* az állatok közösségökológiai kutatására is jelentős hatása volt. Mára vezető nemzetközi lapokban publikáló hazai kutatógárda alakult ki az állatok közösségökológiája területén, kutatási területük a talaj mikrobiális közösségeitől, változatos gerinctelen és gerinces közösségeken át a módszertani és szimulációs vizsgálatokig tart. Az 1997-es pécsi IV. és a 2000-es debreceni V. Magyar Ökológus Kongresszusok több mint ötszáz absztraktja alapján a hazai paletta még szélesebb, a kisebb rovaraxonokon végzett diverzitási vizsgálatoktól a térszkálán, élőhelyfoltosság, fajkompozíció stb. keresztül a predációig és parazitizmusig tart.

A továbbiakban röviden ismertetjük a közösségek főbb vonásait, a szigeti ökológiát, majd rátérünk a közösségi ökológia fejlődésének néhány nehézségére, illetve a végén a kibontakozó új irányokat ismertetjük.

A közösségek leírása

A közösségek leírása, szerkezetük feltárása, a szerkezet térbeli, illetve időbeli ismétlődése által kialakuló mintázatok keresése a központi témái a közösségökológiának (például Southwood, 1996). A közösségek leírása a fajszám, abundancia és a fajkompozíció köré csoportosíthatók.

A *fajszám* a legegyszerűbb és leggyakrabban használt paraméter. Egyszerűen egy adott területen előforduló fajok számát adja meg, például egy tölgyerdőben több madár-

faj fészkel, mint egy fenyőerdőben. Persze a fajszámot alapvetően befolyásolja, hogy mekkora mintanagyságon alapul a becslés, például mekkora terület, illetve hány egyed került a mintába. Könnyű belátni, hogy ha egy kéthektáros tölgyes fészkelő fajait hasonlítom össze a Kárpátok fenyveseiben fészkelőkkel, akkor a nagyobb területű fenyőerdőkben több fajt kaphatok, mint a tölgyesben. Azonos fajszámú közösségek is nagyban különbözhetnek egymástól, ha eltérő a közösségekben előforduló egyedek száma, illetve az egyedszámok (abundancia) eloszlása a fajok között. Ez utóbbi összefüggésnél régóta ismert, hogy egy közösségben néhány faj nagy egyedszámmal képviselteti magát, míg a többség nem gyakori, illetve kifejezetten ritka. Olyannyira, hogy Gallé László szerint ahhoz, hogy például a Kiskunság egyes területeinek hangyafajait megfelelően felmérhessük, sok tízezer egyedet kell azonosítani. Papp László becslései szerint az igazán ritka légyfajok kimutatása egy közösségből milliós nagyságrendű egyed meghatározását igényli. Számos függvényrel próbálták a *faj-abundancia összefüggést* leírni (például geometrikus, törött pálcá, logaritmus, lognormális eloszlások), gyakran ökológiai elméletet is hozzárendelve magyarázatnak egy-egy függvényhez. Jól értelmezhető, egységes törvényszerűség, mely mind egyik mintázatot magyarázna, illetve a háttér mechanizmust is feltárná, nem született. Eddig, mert a később ismertetendő neutrális teória erre tesz kísérletet.

Közösségek leírásának harmadik nagy csoportja a *fajkompozícióval* foglalkozik, azaz milyen fajok alkotják az adott közösséget, vannak-e fajok amelyek „vonzák”, illetve „taszítják” egymást? Milyen a fajok egymáshoz viszonyított aránya? A kompozíciós elemzések viszonylag kis száma módszertani problémáknak is betudható. A fajpárok pozitív illetve negatív asszociáltságának kimutatásával mutualizmusra, illetve kompetícióra

utaló mintázatot lehet regisztrálni. Csakhogy közösségi szinten ez $(N^2 - N)/2$ fajpár összehasonlítást igényel, ami gyakorlatban lehetetlenné teszi a megértést. Többek között *Juhász-Nagy Pál kompozicionális diverzitása*, illetve az egymásba ágyazott fajkészleteket feltételező modellek révén lehet közösségi szintű kompozicionális elemzéseket elvégezni. Ez utóbbi modellek feltételezik, hogy az egy adott közösségben előforduló fajok a fajgazdagabb közösség fajkészletének egy nem random részhalmaza. Így a fajgazdagság ismeretében a fajkompozíció megközelíthető.

A következőkben egy rövid közösség-ökológiai példát mutatunk be. A Kis-Balaton nádi-mocsári élőhelyein másfél évtizede végez madártani felméréseket az MTA-MTM Állatökológiai Kutatócsoportja. A terület vízszintjét 1992 őszén jelentősen megemelték, ami a növényzet kiritkulását és elszegényedését okozta. A fajgazdagság, abundancia, illetve a kompozíció vizsgálata alapján a fajegyüttes változásait nyomon lehet követni, így a Kis-Balaton madárvilágának átalakulását értékelni tudjuk. A jelentős környezeti változásokat a fajszám változása nem igazán követte nyomon. Ennek oka a kompozicionális változásokban kereshető, minthogy a fajösszetétel jelentősen megváltozott, egyes fajok ritkábbak lettek (például a foltos nádiposzáta), mások gyakoribbak lettek (például a nádirigó), azaz az egyes mintákban más fajok, más abundanciával fordultak elő. A fenti, fajokra lebontott változások mellett egy jelentős általános, összabundancia-csökkenés is bekövetkezett. A kis-balatoni elárasztásra tehát az egyes fajok eltérően, fajspecifikusan reagáltak, amit a közösségek átfogó vizsgálata alapján megfelelően nyomon lehetett követni.

A közösségek leírásának nehézségei

A közösségi ökológia szépségét és „izgalmasságát” is a nehézségek és az ezek leküzdése után kapható válaszok adják, csakúgy,

mint más tudományoknál. A megválaszolatlan nagy kérdések jelentik az igazi kihívást. Több ilyen „izgalmas” probléma közül három nehézségre hadd mutassunk rá.

Első a mintavétel problémája. Nézzük, milyen gondokkal szembesülünk, ha egy terület közösségét fel akarjuk támi. A Bükkben például közel 8500 állatfajt találtak a Magyar Természettudományi Múzeum által koordinált faunisztikai feltárás során, pedig jelentős csoportok (például a pókok) kimaradtak. A résztvevő taxonómusok száma pedig nyolcvan volt! Dan Janzen szerint *egy minden rendszertani egységet a növényektől a gombákon át az állatokig magába foglaló területfelmérés akár több tízmillió dollár költségű is lehet*. Valójában a legtöbb állatcsoport speciális mintavételi eljárásokat és taxonómus specializációt igényel. Emiatt az állatközösségek fajspektrumát gyakran a kényszerűségből leszüktített mintavétel korlátjai és a rendelkezésre álló taxonómusok által feldolgozható rendszertani egységek adják meg. Igaz, ezek néha ökológiailag egységes csoportot alkotnak, így a praktikus korlát nem okoz torzítást. Ilyen csoport például a hangyák. A költő „énekesmadarak” közössége viszont heterogén, melybe az énekesmadarak rendjén (Passeriformes) kívül a harkályok (Piciformes) és a galambok (Columbiformes) is beletartoznak. Ennek oka, hogy a madárszámlálás során a territóriumtartó és azt énekel vagy más hangadással jelző fajokat detektáljuk, és ez a mindhárom esetben előforduló fajokra általában igaz. További példa lehet a talajcspadázás, mely során a talajon mozgó állatok, elsősorban bogarak, csigák, de gyíkok és kisméhsók is a mintákba kerülhetnek, vagy a fűhálós rovargyűjtés, melybe szinte minden fűszálakon élő gerinctelen (bogarak, sáskák, lepkék, pókok, csigák stb.) bekerülhet. A feldolgozás hatalmas munka- és szakértelme igénye miatt legtöbbször már csak egy rendszertani csoportra, például a sáskákra koncentrálnak a kutatás további része. Min-

denképpen szükséges volna túllépni azon, hogy ne a gyakorlati korlátok, hanem a valós ökológiai szempontok domináljanak a vizsgálatok tervezése és megvalósítása során, azonban a szükséges források töredéke sem áll rendelkezésre. Nem véletlen, hogy Lawton (2000) vastagon szedte könyvében: „Entire communities are almost impossible to study”.²

A másik jelentős nehézséget a közösségi ökológia gyakran „*embertelen*” *tér- és időléptéke* jelenti, azaz a vizsgálatok akár kontinentális térskálája, illetve évszázados időskálája (lásd a makroökológiát Fekete Gábor e kötetben levő bevezetőjében – 2. o.). Igaz, az ismeretek bővülése itt is előrelépést eredményez. Például Nicholas Gotellinek társszerzőkkel készült egy cikke (Gotelli et al. 1997), melyben Ausztrália madárfajainak együttes előfordulását elemezték 812 darab 10 000 (azaz tízezer) km²-es négyzetben. Ehhez az 1977 és 1981 között, a Királyi Ausztrál Madártani Egyesület szervezésében végzett felmérések eredményeit használták fel. Ez már hatalmas lépés a térskála határainak kiterjesztésében, de vegyük észre, hogy a hatalmas terepi munka nem a kutatási projekt része volt.

A harmadik nehézséget a közösségek mintázatának értékelése jelenti. A *fajszám-terület összefüggés* például a közösségi ökológia egyik alapvető törvényszerűsége, mely szerint minél nagyobb területen vagy térfogatban veszünk mintát, illetve mérjük fel az ott előforduló egyedeket és fajokat, annál több fajt fogunk az adott területről kimutatni. A növekedés mértéke 100 %-os területnövekedés esetében ~25 %-os fajszámnövekedés. Ez az érték meglepően állandó a mikroorganizmusoktól kezdve a növényeken és gerincteleneken át a gerincesekig. Csakhogy a fajszám növekedése a területtel valójában evidencia. Teljesen véletlen-

² Teljes közösségeket lényegében nem lehet vizsgálni.

szerűen elhelyezkedő különböző fajhoz tartozó egyedeket mintázva is megkapjuk a növekedést. Az izgalmas probléma tehát nem ez, hanem annak a keresése és értékelése, hogy az evidencián túl van-e valamilyen ökológiai tényező, mely befolyásolja a fajszám-terület összefüggést? Ehhez a megfigyelt mintázatot egy null modellhez kell viszonyítani. Valójában a XX. század vége felé érett meg az idő a megfelelő ideák és eljárások széleskörű elterjedésére. Jól jelzik ezt a releváns könyvek elmúlt néhány éven belül történt megjelenése (Gotelli – Graves, 1996; Weiher – Keddy 1999; Hubbell, 2001). A *null modell* Nicholas J. Gotelli és Gary R. Graves (1996) szerint egy olyan mintázat-

generáló modell, ami valós adatok vagy ismert eloszlások randomizációján alapul. A null modell az egy adott ökológiai mechanizmus hiányakor kialakuló mintázatot állítja elő, amelyhez a megfigyelések adatait hasonlítani lehet. E kétféle mintázat összevetése alapján indirekt módon következtetni lehet a mechanizmus meglétére. Természetesen null modellek korábban is voltak (érdemes itt megemlíteni Daniel Simberloff nevét), de csak az elmúlt években vált mindennapi gyakorlattá a használatuk. Többek között mostanra lettek elérhetőek és az internetről letölthetőek a közösségek mintázatainak leírására és tesztelésére kidolgozott és testreszabott programok (például Nicholas J.

Gotelli és Gary L. Entsminger: *EcoSim: Null Models Software for Ecology*, Wirt Atmar és Bruce Patterson: *Nestedness Temperature Calculator*, vagy magyar szerzőktől a diverzitási indexek vizsgálatára, Tóthmérész Béla: *DivOrd*, illetve Izsák János *Diversi* programjai).

A közösségek szerkezete, illetve a kialakuló mintázatok leírása izgalmas, sok terepi kutatást igénylő feladat. Kérdés azonban, mi alakítja ki a megfigyelt mintázatokat? Hogyan alakul ki egy közösség? Milyen törvényszerűségek szabályozzák? Egyáltalán van-e valami mechanizmus, vagy csak véletlenszerűen alakulnak ki a mintázatok? Valójában számos tényező játszhat közre a figyelembe vett tér- és időskála függvényében.

Nagyobb tér- és időléptékeknél a modellezés fegyvertára segíthet az összefüggések feltárásában (lásd Scheuring István tanulmányát e kötet 59. oldalán). A következőkben néhány alapvető ismeretre térünk ki, majd egy új, nagy hatású elméletet mutatunk be.

A mintázatokat kialakító mechanizmusok és a biodiverzitás egységes neutrális elmélete

A közösségi mintázatokat abiotikus és biotikus hatások alakítják ki. A továbbiakban a helyszűke kényszere miatt csak a biotikus mechanizmusokkal foglalkozunk. Minden ökológiai tankönyv elején ott szerepelnek a legegyszerűbb közösségben (a két fajt tartalmazó közösségben) levő lehetséges interakciók módozatai (+, -, 0; egyik faj számára kedvező, kedvezőtlen, illetve semleges hatás):

- + + mutualizmus (például a beporzás, ahol az adott növény szaporodását elősegítik a méhek, „cserébe” a méhek táplálékot, nektárt kapnak)
- + – predáció, parazitizmus, herbivória (a rókának kedvező, ha megeszti a nyulat, a nyúlak már kevésbé)
- + 0 detritivória, kommenzalizmus (az elefánt számára semleges, hogy az elpottyantot

„elefántlepényben” a koprofág rovarok dőzsölhetnek)

– – kompetíció (cinegefajok versengése a költődüért vagy gyíkfajok versengése a táplálékért)

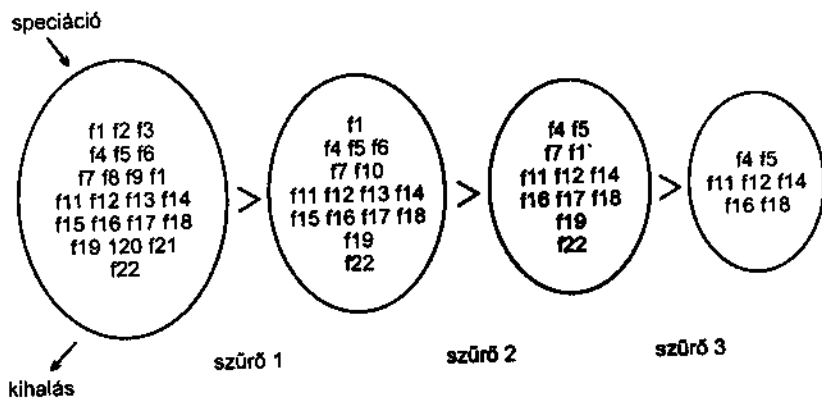
– 0 amenzalizmus (nagytestű állatok eltaposják a gyepet)

00 neutralizmus (általában nem tárgyalt kölcsönhatás; az előző kategóriákat kiegészítő, mesterséges kapcsolatnak tartják)

Hatalmas terepi, kísérletes és modellező erőfeszítések történtek és történnek e kölcsönhatások kutatására. Sokáig a kompetíciót, a versengést tartották a legfontosabb közösségszervező erőnek, mely meghatározza a guildeket, az állatközösségek funkcionális egységeit. Később, a 80-as évektől az egymást segítő fajkölcönhatások fontosságát emelték ki, a kompetíció központi közösségformáló szerepét kétségbe vonták. A legújabb elmélet azonban mindezeknek a kölcsönhatásoknak a jelentőségét vitatja, és a neutralitás alapján értelmezi az oly sok ve-rejtekkel leírt közösségi mintázatokat.

Ez az elmélet a *biodiverzitás egységes neutrális elmélete* (BENE) (Hubbell, 2001), melyet az elmúlt ötven év egyik legfontosabb ökológiai munkájaként aposztrofált Edward O. Wilson. A BENE szerint a közösségi ökológia számos mintázatát egyszerűen meg lehet magyarázni a rendelkezésre álló fajkészletből a közösségbe történő véletlenszerű diszperzióval. Azaz az 1. ábrán feltüntetett szűrők közül a harmadik nem „funkcionális”, véletlenszerűen jutnak be fajok a helyi közösségbe. Ez alakítja ki az ökológiai sodródást (ecological drift), mely fogalom a genetikai sodródás mintájára kapta nevét, és annak analógiájára, az összes egyed azonos születési/bevándorlási, illetve kihalási esélyét jelenti.

Neutrális modellek korábban is voltak, de nem átfogóak. Egy-egy kisebb problémához rendelték mint null-modellt, azaz amihez viszonyítani lehet a természetben



1. ábra • A helyi közösségek kialakulása a teljes regionális fajkészletből (f1-f22: fajok). A regionális fajkészletből a biogeográfiai vagy elterjedési szűrő (Szűrő 1) kialakítja a táji szintű fajkészletet. Például a Kárpát-medence gerinces fajából, mint regionális fajkészletből a Pilisben előfordulóakra szűkíti a kört. Az átfedő előfordulások még nem feltétlenül jelentik a fajok együttes előfordulását, hiszen lényegi környezeti, élőhelyi szűrők is vannak (Szűrő 2), például az azonos élőhelyek iránti alapvető igény (vízi vs szárazföldi). A Pilisben előforduló fajok közül például a kis tavakban, pocsolyákban élőkre szűkül a kör, amely elsősorban békafajokat jelent. És végül a fajok közötti interakciók jelentik a harmadik, fajkölcönhatási szűrőt (Szűrő 3). Ez lehet például a predáció, illetve kompetíció. A példánál maradva, az egyes pilisi tavcskákban előforduló helyi békaközösségeket nagymértékben befolyásolja, hogy vannak-e az adott tavcskában szitakötő lárvák, melyek predációja nagymértékben csökkentheti az ebihalak abundanciáját. A „szűrők” más tér- és időskálán működnek (Lawton, 2000 alapján).

megfigyelt mintázatot. A BENE viszont az első egységes elmélet, mely a biodiverzitás mintázatait, a fajok relatív abundanciáját, a fajszám-terület összefüggést és a speciációt is egyesíti helyi és regionális térszkálákon is. Meghökkenő pontossággal modellezi a faj-abundancia összefüggést vagy a fajszám-terület összefüggést. Az előbbinél a különféle eloszlások (logaritmikus, lognormál stb.) előfordulását is megmagyarázza. Tehát bármennyire is nehéz elfogadni a BENE újszerű elméletét, nem lehet figyelmen kívül hagyni.

A fajkölcsonhatások egy részére nem érvényes a BENE, mivel az elmélet limitált a horizontális, azaz az azonos trofikus szinten álló fajokra, fajegyüttesekre (tehát például az énekesmadarakra, edényes növényekre, futóbogarakra stb. érvényes, de ragadozó-zsákmány, gazda-parazita stb. kapcsolatokra nem). A BENE egész újnak számít, így korai lenne bárminemű állásfoglalást tenni érvényességéről. Ettől Stephen P. Hubbell könyvének ismertetői is bölcsen tartózkodnak. Graham Bell (2001) jóslata szerint a neutralizmusnak kétféle jövője lehet: vagy mint null modell fog szerepelni, és a közösségökológiai vizsgálatok egyik rutinszerű lépése lesz, hogy a neutrális modellhez viszonyítva keressék a kutatók a feltételezett mechanizmusokat, vagy pedig elfogadottá válik, hogy a neutrális teóriák a mechanizmust is azonosították. Ez viszont a közösségökológia új koncepcionális alapozását igényli.

A táplálkozási kapcsolatok rendszerének jellegzetességei

Eddig elsősorban a közösségek leírásával foglalkoztunk, illetve a hasonló táplálkozású fajokból álló közösségeket vizsgáltuk. A továbbiakban egy alapvetően fontos vertikális kapcsolatrendszer vesztünk górcső alá, mégpedig az egymással táplálkozási kapcsolatban álló fajok rendszerét. Kérdésünk, hogy táplálékhálózatok kutatása mennyiben segíthet a közösségek életének megértésé-

ben? A táplálékhálózat több mint pusztán annak felsorolása, mi mit eszik, hiszen implicit módon egy sor jelentős indirekt hatásról is informál (például az azonos vízi gerinctelen táplálékért kacsák és halak között léphet fel forráskompetíció, de közvetlen kölcsönhatás a két faj populációi között nincsen). Ugyanakkor nagyon fontos, táplálkozáshoz kapcsolódó kölcsönhatásokról semmi információt nem nyújt (például a növények és a fitofág rovarok parazitái között létrejövő kémiai kommunikáció ilyen).

A táplálékhálózatok kutatásával kapcsolatban a vélemények erősen megoszlanak. Egyesek szerint a *táplálékhálózatok kutatása lehet az ökológia egyre távolodó részterületeinek közös nevezője*, hiszen ez a talán kicsit elvont témakör alkalmas arra, hogy lekösse a populációbiológusok, a rendszerökológusok, a viselkedésökológusok vagy éppen az ökológia iránt érdeklődő fizikusok figyelmét is. Szép kihívás a fenti területek ismereteinek egységes képbe történő illesztése. Mások viszont azt gondolják, hogy a módszertani nehézségek miatt csak nagyon óvatosan értelmezhetők az eredmények, és a hálózatok inkább csak illusztrációként hasznosak. Az egyik probléma a feladat bonyolultságából adódik, mint fentebb már bemutatottuk: nincs ember (és nem is volt), aki egymagában képes arra, hogy egy közösség trofikus hálózatát megalkossa. Ehelyett három, jól elkülöníthető fázisra tagolódik a munka: terepi adatfelvétel (például begyűjtés elemzése, de ide sorolhatjuk a taxonómiai azonosítást is), sok alapadatból a kapcsolatok összegzése (leginkább több évtizedes kutatómunka nyomán, irodalmi adatok alapján), majd a kész hálózat „vallatása” (ezt sokszor fizikusok végzik, esetenként nagy számítástechnikai apparátussal). A feladatok ilyen megoszlása sokszor azzal a nehézséggel jár, hogy a terepen dolgozó ember nincs pontosan tisztában a felvett adatok sorsával, a lánc végén ülő elméleti szakember pedig nem hoz min-

dig a realitásokat tükröző döntéseket. Azonban igazi közösségi ökológust nem rettentenek el a bonyolult problémák, így a táplálékhálózatok kutatása – módszertani revíziókat követően – megújult erővel lendül fel (egy nagyszerű összefoglaló alapmunka: Polis – Winemiller, 1996). Mára változatos, de igényes módszertan biztosítja a terület elismertségét: a kölcsönhatások erősségének Robert Paine által javasolt terepi mérésétől a Robert E. Ulanowicz-csoport izotópos vizsgálatain át egészen a mikrokozmosz-kísérletekig (Angliában a John Lawton vezette Silwood Parkban, Amerikában például a Tennessee Egyetemen James Drake vezetésével folytak/foynak ilyen kísérletek). Természetesen vannak még tisztázandó kérdések (például a nagy hálózatok aggregációjának módja), de a hálózatelemzés eredményei egyre robusztusabbak: úgy tűnik, valóban egyre pontosabb képet alkothatunk az interspecifikus kapcsolatok additívításáról, az ökoszisztéma sztöchiometriai viszonyairól vagy az energiaáramlás megbízhatóságáról. A táplálékhálózatok kutatásának újabb virágkora részben talán hozzájárulhatott ahhoz is, hogy ismét egyre népszerűbb a rendszer-szintű, holisztikusabb tárgyalásmód a közösségökológusok körében (Higashi – Burns, 1991). Ezen szemlélet gyakorlati gyümölcse pedig nem a faj-, hanem a közösség- (illetve ökoszisztéma-) szintű természetvédelem.

A fajtól a közösségig és vissza

A mai nemzetközi közösségi ökológiai kutatások egyik legizgalmasabb kérdéscsoakra a fajok és közösségek közötti kapcsolatok megértésére irányul. A kapcsolat kétirányú: egyrészt fontos megérteni, mi történik például az erdő élővilágával, ha mondjuk egy harkályfajt alaposan megzavarunk (netán kipusztítunk). Másrészt képet kell nyernünk arról is, hogy a közösség (az élőhely, az ökoszisztéma) általános megzavarása hogyan „csapódik le” egy-egy fajon. Ezek nagyon

nehéz kérdések, de bőven adunk okot arra, hogy fájoan aktuálisak legyenek. Egy könyv (Jones – Lawton 1995), legalábbis címével, kijelöli a jövő imént vázolt egyik legfontosabb csapását.

A probléma mögött elsősorban az az évtizedek során fokozatosan felismert nehézség áll, hogy a *páros fajkölcsonhatások* elemzése sokszor félrevezető, például ha valamilyen indirekt hatást nem veszünk figyelembe. A kutatott téma, például az „A” faj hatása „B”-re, Z területen, esetleg W környezeti hatás mellett, zavaros eredményei a „C” faj jelenléte miatt jönnek ki. Kiderülhet ugyanis, hogy a kutya éppen mondjuk a vizsgált „A” faj predátora parazitáinál, a „C”-nél van elásva. A „minden mindennel összefügg” elv azonban nem vezet túlságosan operatív kutatási stratégiákhoz, így nem lényegtelen a kérdés: ha nem csak a „szomszédok” számítanak, de mégsem törődhetünk az egész közösséggel, akkor hogyan állapítsuk meg, mi hat mire és mennyire (a már meglévő eredményeknek egy, a fókák számára életbevágó alkalmazását lásd Yodzis, 2001). Az indirekt hatások explicit vizsgálata még gyermekcipőben jár, pedig Charles S. Elton már 1927-ben is felvetette, sőt, kristálytisztán meg is fogalmazta a problémát. Mivel azonban az ilyen vizsgálatokhoz egyszerre több fajra van szükség, ráadásul a direkt kapcsolatoknál rendszerint picit gyengébb indirekt kölcsönhatások demonstrálásához több időre is szükség van, máig sem tartoznak a legnépszerűbb kutatási témák közé. Pedig az indirekt kapcsolatok kvantitatív, s egyszer talán prediktív erejű vizsgálata csak az első lépést jelentené az együtt élő fajok relatív fontosságának felbecsléséhez. A már jó ideje folyó elméleti vizsgálódások után az első terepi eredmények éppen az egyik nagy, statisztikai értelemben véve is összehasonlítható táplálékhálózati adatbázisból származnak: mérsékelt övi és trópusi gazda-parazitoid közösségek kapcsán vizsgálta Charles Godfray munka-

csoportja egy indirekt kölcsönhatás, a társzólágos kompetíció erejét. Módszereikkel sikerült becslést adni a vizsgált gazda-parazitoid rendszerek kölcsönhatási hálózatának legfontosabb szereplőire.

Fajok és funkciók

Az ökológusoknak jelentős mértékben a taxonómusok munkájára kell építeniük. Sok esetben ugyanis az aktuális ökológiai probléma megkívánja a részletgazdag, fajsztintű vizsgálatokat. Később azonban meg kell oldani az adatbázis értelmes összesítését – az áttekinthetőség, a kezelhetőség és (nem utolsósorban!) az ökológiai problémafelvetésnek megfelelő funkcionalitás elérése érdekében. Konkrétan: tételezzük fel, hogy egy táplálékhálózat megalkotása segítségével szeretnénk felépíteni egy dinamikai szimulációs modellt mondjuk egy pókpopuláció viselkedésének előrejelzése érdekében. Az fog minket érdekelni, mi hogyan hat a pókra: hogyan befolyásolja a pókok létszámát például táplálékuk vagy éppen a velük táplálkozó fajok bősége (tehát inkább *bottom-up* avagy *top-down* szabályozás alatt állnak-e). Első lépésként nem engedhetjük meg azt a luxust, hogy nem próbáljuk meg az adott közösséget a lehető legrészletesebben feltérképezni: milyen fajok élnek ott, mi mit eszik, esetleg miből mennyit. A kimerítő taxonómiai munka gyümölcse lesz az, hogy meghatározhatjuk, mely fajok tekinthetők redundánsnak *az adott probléma szempontjából*, s így százötven fajt mondjuk tizenöt-húsz, ökológiai funkciókat értelmesen tükröző csoportba lehet sűríteni (mint például repülő rovarok, hálószővő pókok, növényevő rovarok, lágyszárú növények stb.). Mindehhez ugyan feltétlenül szükséges a fajok ismerete, de nagy hiba, ha az ökológus nem meri bátran kimondani bizonyos fajok egy csoportba tartozását. Még nagyobb hiba, ha egy-egy nagy nehezen megalkotott funkcionális csoporthoz aztán az idők

végezetéig ragaszkodik, nem ismerve fel azt, hogy azok csak egy-egy jól megfogalmazott probléma függvényében értelmesek, tehát más kérdésfelvetéshez más funkcionális csoportokat kell alkotni ugyanazon fajokból. Ha viszont gondolatban elvégzünk sok-sok ilyen kísérletet, és egy adott X fajt sohasem vontunk össze másokkal, akkor – igen leegyszerűsítve – arról van szó, hogy ez a bizonyos X faj pótolhatatlan, mások nem helyettesíthetők: valamit tud, amit a többi faj nem. X ilyenkor bátran kimondhatóan kulcsfaj, egy egyszemélyes funkcionális csoport, még ha sokan dinamikai hatásokhoz vagy éppen abundanciaviszonyokhoz kötik is a fogalom pontos használatát.

A fajok relatív fontosságának kvantitatív becslése egyelőre a módszertani háttér körvonalazódásánál tart: az első próbálkozások, katalán és magyar kutatók munkájaként, a táplálékhálózatban elfoglalt pozíció alapján rangsorolják a fajokat. Itt az a kérdés, hogy egy adott faj kihalásának hatására mennyire sérül a kölcsönhatási hálózat. Stuart L. Pimm hasonló jellegű, dinamikai kutatásainak fényében úgy tűnik, bonyolult hálózatok esetében a strukturális megközelítés lehet célravezetőbb. Az egyszerű topológiai modellek realitásának növelése érdekében küszöbön áll a kapcsolaterőségekkel súlyozott hálózatok vizsgálata is, illetve kutatások folynak a prédaváltás (switching) figyelembevételében.

Zárszó

Tanulmányunkban igyekeztünk bemutatni a közösségi ökológia tárgyát, útját, nehézségeit. A hazai ökológia fejlődése és ezzel egyidőben a közösségi ökológia tudományának fellendülése jelzés is, hogy a hazai kutatói szellemi kapacitás és a tudományág helyzete kiemelt figyelmet érdemel. Erre pedig csak részben az alap kutatások miatt van szükség. Legalább ilyen fontos, de sokkal sürgetőbb ok, hogy az élővilág eltűnő sokfélesége egy-egy kiszemelt objektum (faj, popu-

láció stb.) védelmével nem oldható meg. A közösségek megértése szükséges előfeltétele annak, hogy az élővilág komplex rendszereit meg tudjuk óvni.

Köszönetnyilvánítás

Köszönjük Prof. Fekete Gábor, Prof. Gallé László és Dr. Orci Kirill Márk kritikai észrevé-

IRODALOM

- Báldi András – McCollin, Duncan (2003): *Island Ecology and Contingent Theory: The Role of Spatial Scale and Taxonomic Bias*. *Global Ecology and Biogeography*, **12**, 1-3.
- Bell, Graham (2001): *Neutral Macroecology*. *Science*, **293**, 2413-2418
- Fekete Gábor (1998): *A Közösségi ökológia frontonala*. Scientia Kiadó, Budapest
- Gotelli, Nicholas J. – Graves, Gary R. (1996): *Null Models in Ecology*. Smithsonian Institution Press, Washington
- Gotelli, Nicholas J. – Buckley, Neil J. – Wiens, John A. (1997): *Co-Occurrence of Australian Land Birds: Diamond's Assembly Rules Revisited*. *Oikos*, **80**, 311-324
- Higashi, Masahiko – Burns, Thomas P. (eds.) (1991): *Theoretical Studies of Ecosystems - The Network Perspective*. Cambridge University Press, Cambridge
- Hubbell, Stephen P. (2001): *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, Princeton-Oxford.

teleit a kéziratlan kapcsolatban. A cikk írását az OTKA F/29242, T/37726, D/42189 pályázatok és mindkét szerző esetében a Bolyai Kutatási Ösztöndíj támogatta.

Kulcsszavak: *állatközösség, szigeti ökológia, táplálékhálózat, közösségszerveződés, neutrális elmélet*

- Jones, Clive G. – Lawton, John H. (eds.) 1995. *Living Species and Ecosystems*. Chapman and Hall, New York
- Lawton, John H. (2000): *Community Ecology in a Changing World*. Ecology Institute, Oldendorf/Luhe
- McIntosh, R. P. (1995): *H. A. Gleason's Individualistic Concept and Theory of Animal Communities: A Continuing Controversy*. *Biological Reviews*, **70**, 317-357.
- Polis, Gary A. – Winemiller, Kirk Owen (eds.): *Food Webs - Integration of Patterns and Dynamics*. Chapman and Hall, London
- Southwood, Thomas R. E. (1996): *Natural Communities: Structure and Dynamics*. *Philosophical Transactions of the Royal Society London, Series B*, **351**, 1113-1129.
- Weiber, Evan – Keddy, Paul (eds.) (1999): *Ecological Assembly Rules. Perspectives, Advances, Retreats*. Cambridge University Press, Cambridge
- Yodanis, Peter (2001): *Must Top Predators Be Culled for the Sake of Fisheries?* *Trends in Ecology and Evolution*, **16**, 78-84.

