

Közösségek egymásba ágyazottsága élőhelyszigeteken: alapok és természetvédelmi alkalmazások

Báldi András

*MTA–MTM Állatökológiai Kutatócsoport
Magyar Természettudományi Múzeum
1083 Budapest, Ludovika tér 2. E-mail: baldi@nhmus.hu*

Összefoglaló: A közösségi ökológia egyik fontos területe a szigetek fajösszetételének kialakulásával, illetve prediktálhatóságával foglalkozik. Számos esetben leírták az úgynevezett egymásba ágyazott mintázatot, amikor az egyes szigetek fajkészlete tartalmazza a fajszegényebb szigetek fajait, illetve a rajtuk megtalálható fajok a fajgazdagabb szigeteken is előfordulnak. Egy, az internetről letölthető program segítségével könnyen kvantifikálható az egymásba ágyazottság, illetve az ezt legjobban sértő fajok és szigetek. Ezek alapján következtetni lehet az egymásba ágyazottságot kialakító mechanizmusokra, azaz a szigetvilág, vagy éppen rezervátumhálózat fajkészletének kialakulásáért felelős hatásokra. Ezek ismerete pedig a megőrzést nagymértékben elősegítheti. Ezenkívül az egymásba ágyazott mintázatot sértő fajok, illetve szigetek azonosítása az esetleges specialista fajokra, illetve speciális élőhelyeket tartalmazó szigetekre irányíthatja a figyelmet.

Kulcsszavak: közösségi ökológia, fajösszetétel, ökológiai izolátumok, rezervátumhálózat

Bevezetés

A közösségek szerkezetének leírása és megértése az ökológia kezdetei óta az érdeklődés középpontjában áll, és jelenleg is a legfontosabb vizsgálati témák közé tartozik (Elton 1927, Moskat 1991, Southwood 1996, Fekete 1998, May 1999, Thompson *et al.* 2001, Jordán *et al.* 2002). E vizsgálatok igen jelentős előrehaladását tette lehetővé a szigetek közösségeinek összehasonlító vizsgálata, melynek legismertebb eredménye a szigetbiogeográfia (MacArthur & Wilson 1963, 1967, Whittaker 1998), illetve az ennél tágabb fajszám–terület összefüggés, mely mindmáig az egyik legmarkánsabb közösségi mintázat (Rosenzweig 1995, May 1999). A szigetek mint „természetes laboratóriumok”, egyszerűsített képet mutatnak a kontinentális közösségeket formáló hatások sokféleségéhez képest (Whittaker 1998).

Az alaptudományokon túl, az élőhelyek pusztulása és feldarabolódása, azaz fragmentálódása következtében (pl. Báldi 1996, Standovár & Primack 2001) a valódi szigeteken megfigyelt törvényszerűségek élőhelyszigeteken való gyakorlati alkalmazásának igénye egyre nőtt. Milyen útmutatók adhatók az alapökológia „fegyvertárából” a biodiverzitás pusztulásának megállításához, vagy tovább pon-

tosítva a kérdést, a hazai védett területek, mint élőhelyszigetek közösségeinek a megőrzéséhez? Jelen dolgozat célja nem egy teljes áttekintés adása az idevágó, legtöbbször a gyakorlatban alkalmazhatatlan cikkekről, hanem egy szűkebb terület, a szigetek fajkompozíciójának, azaz fajösszetételének jellemző mintázatainak vizsgálata, illetve az ez alapján adható gyakorlati útmutatók és ezek buktatóinak ismertetése.

Közösségi ökológia szigeteken

Közösségek leírásának három fő területe van, melyek a szigetekre vonatkozóan a következők: fajszám–terület összefüggés, abundancia–terület összefüggés, és a fajösszetétel (Worthen 1996). A jelen tanulmányban vizsgálandó fajösszetétel esetében az első kérdés, hogy sztochasztikus, azaz véletlenszerű-e a fajkészlet egy-egy szigeten, avagy nem (Whittaker 1992, 1998). A véletlenszerű fajösszetételt a híres mangrove szigetek defaunálása során végzett vizsgálatokkal igazolta Simberloff és Wilson (1969). A determinisztikus mintázatot a szintén klasszikusnak számító sakktábla-mintázattal igazolta Diamond (1975). Szintén determinisztikus mintázatot mutatott ki Patterson és Atmar (1986), mely azonban pont ellentétes a sakktábla-mintázattal. Ez a közösségek egymásba ágyazottsága, melyről részletesen lesz szó. Míg a sakktábla-mintázatban a predikció úgy működik, hogyha az egyik faj jelen van, akkor a másik nem található meg egy szigeten, az egymásba ágyazottság pont az együttes előfordulásokon alapul. Értékeljük azonban a két klasszikus mintázatot: Simberloff és Wilson (1969) eredményének az általánosíthatósága korlátozott, lévén igen erős mesterséges behatás érte a vizsgált szigeteket (defaunálás). A sakktábla-mintázat érvényességét pedig mások kétségbevonták nem megfelelő statisztikai elemzések miatt (Connor & Simberloff 1979, Gotelli *et al.* 1997), illetve az ellenőrizhetetlenség miatt, az alapadatok ugyanis nem lettek teljes egészében publikálva, így az eredeti elemzés nem volt megismételhető (Gotelli *et al.* 1997). Wright *et al.* (1998) az irodalomban talált 279 olyan mátrixot, ahol fajok előfordulásai voltak megadva szigeteken, és amelyek rendkívül sokfélel voltak vizsgálati helyet és objektumot tekintve. Bár függött az alkalmazott módszertől, az egymásba ágyazottságot (nestedness) a legtöbb esetre ki lehetett mutatni. A kivételek főleg a kísérletekben használt szigetvilágokhoz tartoztak (pl. defaunálás, immigráció megakadályozása kerítéssel stb.). Az azóta megjelent esetek is igazolták (bár kivételek voltak) az egymásba ágyazottság széles körű elterjedtségét a legkülönbözőbb taxonokra korallszírti halaktól rovarparazitoidokon át madarakig (pl. Honnay *et al.* 1999, McLain & Pratt 1999, Sfenthourakis *et al.* 1999, Cornelius *et al.* 2000, Kisbenedek & Báldi 2000, Kruess & Tscharrntke 2000,

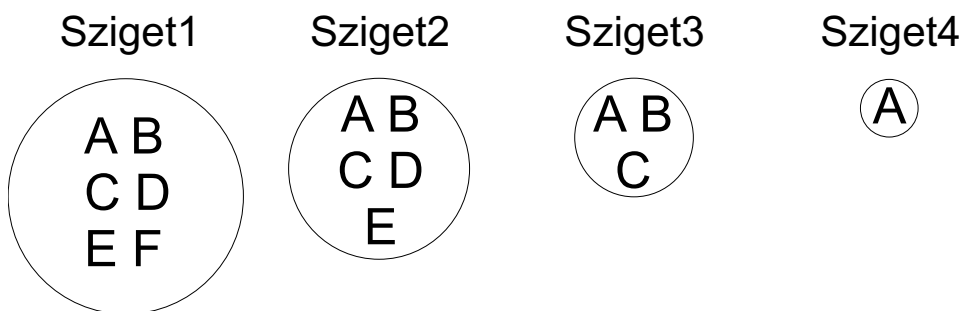
Millien-Parra & Loreau 2000, Bánszegi *et al.* 2000, Ganzhorn & Eisenbeis 2001, Hadly & Maurer 2001, Schmera 2001, Taylor & Warren 2001).

(Álljon itt egy idekapcsolódó érdekes közösségökológiai probléma: mint látjuk, az egymásba ágyazottság széles körben elterjedt a természetben. Csakhogy egy egész új tanulmány szerint a sakktábla-mintázat is általánosan elterjedt (Gotelli & McCabe 2002), ami pedig egy ellentétes mintázatot jelent. Ez olyannyira igaz, hogy ugyanaz a mátrix is lehet egyszerre egymásba ágyazott és mutathat sakktábla-mintázatot is, mindkettőt erősen szignifikánsan (Báldi *et al.* in prep.). Valószínűsíthető, hogy a két módszer eltérő érzékenységgű, és az egymásba ágyazottságban megfigyelhető „zaj”-ban jelenik meg a sakktábla-mintázat.)

Egymásba ágyazottság meghatározása és vizsgálatának módszerei

Egymásba ágyazottságnak nevezzük azt a mintázatot, amikor egy sziget fajkészlete megtalálható a nála nagyobb sziget fajkészletében, illetve tartalmazza a kisebb szigetek fajkészletét (1. ábra; Patterson & Atmar 1986, Cutler 1994). A ritka fajok eszerint elsősorban a nagy fajgazdagságú helyeken fordulnak elő. Ez a mintázat tulajdonképpen prediktálható fajelőfordulásokat jelent a szigeteken, így Darlington (1957) tekinthető az elmélet előfutárának. Figyelembe kell venni, hogy az egymásba ágyazottság vizsgálatakor az egyes minták fajszámát vesszük figyelembe, nem a területet (Whittaker 1998). Mivel azonban a fajszám és a terület általában korrelál (Rosenzweig 1995), a ritka fajok a nagyobb területeken fordulnak elő (de lásd Honnay *et al.* 1999). Az egymásba ágyazottságot a fajok \times szigetek prezencia-abszencia bináris (1, 0) mátrixon vizsgálják (1. táblázat).

A közösségi ökológia alapvető problémája mind a mai napig, hogy a megfelelő, és megfelelően tesztelhető null-hipotézisek megfogalmazása nehéz (pl. Gotelli & Graves 1996). Igaz ez az egymásba ágyazottságra is, ahol a megfelelő



1. ábra. Egy tökéletesen egymásba ágyazott, 4 szigetből és 6 fajból álló hipotetikus szigetvilág

1. táblázat. Egy tökéletesen egymásba ágyazott, 4 szigetből és 6 fajból álló hipotetikus szigetvilág megjelenítése prezencia–abszencia mátrixban

Fajok	A	B	C	D	E	F
Sziget1	1	1	1	1	1	1
Sziget2	1	1	1	1	1	
Sziget3	1	1	1			
Sziget4	1					

randomizálás, illetve standardizálás okoz problémát (pl. Cook & Quinn 1998, Sanderson *et al.* 1998, Johnsson 2001). Az első eljárások már lényegében eltűntek (RANDOM0 és RANDOM1, Patterson & Atmar 1986), részben a kritikák (Andrén 1994), részben az újabb módszerek miatt (lásd később). A random null-modell vizsgálata mellett létező eljárások alkalmazására, és egyszerű metrikák megalkotására is több próbálkozás volt, melyekről Cutler (1994) nyújt áttekintést. Az egymásba ágyazottság kvantifikálására alkalmazták például a Mann-Whitney U tesztet, vagy logisztikus modelleket (lásd bővebben: Cutler 1994). Igen fontos a kétmintás Wilcoxon rang teszt, mellyel az egyes fajok egymásba ágyazottságát lehet statisztikailag értékelni (Simberloff & Martin 1991). Direkt egymásba ágyazottságot mérő indexek közül Patterson & Atmar (1986) N indexe volt az első, azonban ez csak azonos méretű mátrixok (azaz azonos sor és oszlopszám) összehasonlítását tette lehetővé. Már sokkal kedvezőbb tulajdonságúak voltak Cutler (1991), Wright & Reeves (1992), Atmar & Patterson (1993) és Brualdi & Sanderson (1999) indexei. Ezek közül Atmar & Patterson indexét ismertetem részletesen, melynek két oka is van. Az egyik, hogy ez a metrika az egyik legjobbnak tűnik az egymásba ágyazottságot mérő módszerek közül, mint azt Wright *et al.* (1998) áttekintésében kimutatta. A másik, hogy ellentétben a többi indexszel és eljárással, ez könnyedén elérhető, ingyenesen letölthető a világhálóról, három ezzel foglalkozó cikkel együtt (www.fmnh.org/research_collections/zoology/nested.htm). A program felhasználóbarát, magyarázatokkal tűzdelt, az általuk összegyűjtött majd háromszáz mátrixot is tartalmazza. Az 1997-ben íródott kritika is leginkább csak a mátrix méretének korlátait kifogásolta (Kelt 1997), de a mostani verzió már 64 000 cellás mátrixokat is tud elemezni. A szakirodalomban is széles körben elterjedt, a Web of Science szerint 2001-ben és 2002-ben is mintegy 15–15 cikkben alkalmazták a programot.

A „nestedness temperature calculator” program

A „nestedness temperature calculator” (Atmar & Patterson 1995) elméleti alapjait Atmar és Patterson (1993), valamint Patterson és Atmar (2000) fejté ki.

Megközelítésük szerint egy egykor összefüggő terület fragmentálódik, és az eltérő kihalási ráták miatt, melyek a maradványfoltok méretétől függenek, egymásba ágyazottság alakul ki. Ehhez négy feltételnek kell teljesülnie:

- eredetileg azonos élővilág legyen a később izolálódó élőhelyfoltokban,
- a foltok élőhelyei hasonlóak legyenek, és ne változzanak,
- ne legyen gradiens a régióban,
- a fajok izolációja azonos legyen a foltokban.

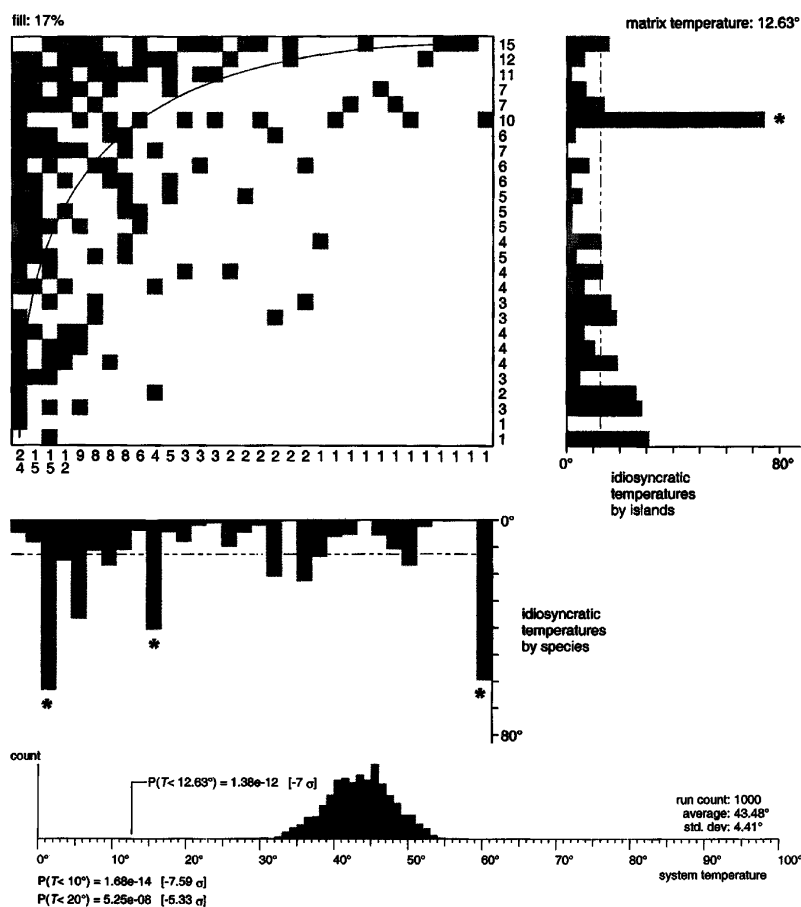
E feltételek Pattersonék többi eljárásaira is érvényesek, és természetesen nem mind és nem mindig érvényesülnek. Ez nem akadályozza az elemzések elvégzését, de az ökológiai értékelésnél figyelembe kell venni az előfeltételek esetleges sérülését.

Az eljárás során a szigetvilág prezencia–abszencia mátrixa átrendeződik egy maximálisan egymásba ágyazott mátrixba, ahol az egyes fajok előfordulásai természetesen nem változnak meg, de a prezenciák a mátrix bal felső sarkában, az abszenciák a jobb alsó sarkában tömörülnek. Ez a mátrixsorok cserélgését jelenti. A metrika az egyes szigeteken előforduló, nem várt jelenléteken és hiányokon alapul. A váratlanság vagy meglepetés a Boltzmann-féle entrópiának, azaz a hőnek felel meg, innen ered az eljárás neve, azaz az egymásba ágyazottság hőmérsékletének mérése. A váratlanságot a rendezett mátrixban a nem várt helyen levő prezenciák helyzete alapján kvantifikálja, végül egy 0-tól 100 fokig tartó skálán adja meg, ahol a 0 (hideg) a teljesen rendezett, a 100 (forró) a teljesen rendezetlen állapotot jelenti. Ez azonban csak akkor igaz, ha a mátrix 50%-ban telített, és négyzet alakú. Más esetekben a program biztosította Monte-Carlo szimulációk segítségével random mátrixok állíthatóak elő, melyekhez a valós mátrix hőmérséklete, azaz egymásba ágyazottsága már közvetlenül viszonyítható. Én a Gurevitch *et al.* (1992) által használt „effect size”-nak megfelelő D indexet alkalmaztam az egymásba ágyazottság mérésére, mely a szimulált mátrixok átlaghőmérsékletének és a valós mátrix hőmérsékletének a különbsége osztva a szimulált mátrixok SD-jével (Báldi 2003).

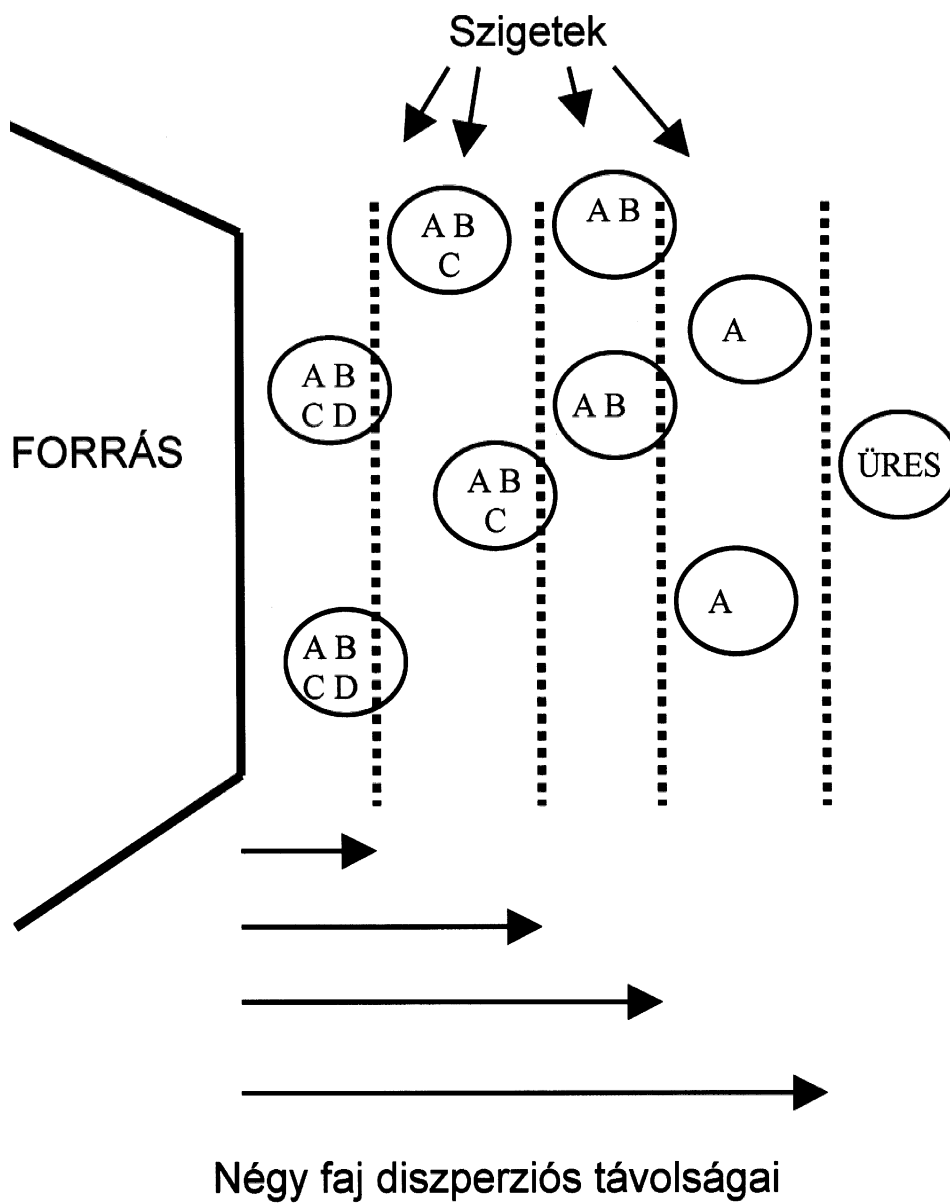
Egy másik hatalmas előnye is van a „kalkulátornak”. A szignifikáns egymásba ágyazottságot, mint már szó volt róla, széles körben kimutatták természetes rendszerekre. Az érdekes kérdés tehát nem mindig az, hogy egymásba ágyazott-e a vizsgált közösség, hanem hogy mely fajok, és milyen mértékben felelősek a váratlan prezenciákért, illetve mely szigeteken van a vártnál több, illetve kevesebb prezencia (Simberloff & Martin 1991). A kiugró értékek (ún. idioszinkratikus fajok és szigetek) azonosítása a kalkulátorban lehetőség nyújt az okozati faktorok értékelésére is. A 2. táblázat egy példát mutat be.

Az egymásba ágyazottságot kialakító mechanizmusok

Az egymásba ágyazottság elterjedtsége a nem várt helyeken előforduló prezenciák vizsgálata mellett a mintázatnak a kialakításáért felelős faktorokra irányította a figyelmet. Az eredeti elképzelések szerint eltérő kihalások vezethetnek egy-



2. táblázat. A Nagy-Szénás és a Kutya-hegy 27 sztyepfoltjában 32 egyenesszárnyú faj előfordulása (fekete négyzetek), maximális egymásba ágyazottságnak megfelelően elrendezve (1992. júliusi minta). A mátrix hőmérséklete 12,63°, ami szignifikáns egymásba ágyazottságra utal, ugyanakkor a telítettsége mindössze 17%, alakja sem négyzet. Ezért a mátrixból 1000 random változatot állítottam elő a Nestedness Temperature Calculator program segítségével, melynek az átlaga 43,48±4,41 lett. Annak az esélye, hogy egy véletlen mátrix hőmérséklete olyan hideg legyen, mint a megfigyelt mátrixé, mindössze $1,38 \times 10^{-12}$ ($p < 0,001$). Tehát szignifikánsan egymásba ágyazottak a sztyepfoltok egyenesszárnyú faj-előfordulásai. A mátrix rendezetlenségéhez átlagon felül járul hozzá a *-gal jelölt sztyepfolt (sok nem várt előfordulás, illetve hiány), illetve 3 faj.



2. ábra. A kolonizáció, mint egymásba ágyazottságot kialakító mechanizmus. Az eltérő fajok (A, B, C, D) diszperziós képessége más, tehát a forrástól távolabbi élőhelyfoltokban csak a jobb diszperziós képességű fajok jelennek meg, az egyre közelebbi szigeteken pedig egyre több, kevésbé jó diszperziós képességű faj. A forrástól vett távolság ismeretében tehát prediktálható egy sziget fajösszetétele, amennyiben a többi szigetet ismert. Vegyük észre, hogy nem a sziget területe a fajgazdagság legfontosabb prediktor változója.

másba ágyazottságra, mivel a nagyobb szigetekről lassabban tűnnek el a fajok (Patterson & Atmar 1986). Valójában számos tényező is kialakíthat egymásba ágyazottságot, például a kihalás, kolonizáció, zavarás, élőhelyek términtázata, hierarchikus niche kapcsolatok és passzív mintavétel (Honnay *et al.* 1999, Patterson & Atmar 2000). A kolonizációra egy példát mutatok be a 2. ábrán. Maga az egymásba ágyazott mintázat nem szolgál információval a potenciális mechanizmusokról, de a rendezett mátrix, illetve a rendezetlenségért nagymértékben felelős fajok és területek révén következtetni lehet a kialakító tényezőkre.

A mechanizmusok „kitalálására” Lomolino (1996) a következő eljárást javasolta: a szigeteket növekvő izoláció, vagy csökkenő terület alapján el kell rendezni, majd mindegyiknél meg kell nézni, hogy a teljes egymásba ágyazottságtól mennyire térnek el. Ez alapján az izoláció és a szigetméret, illetve ezeken keresztül a szelektív bevándorlás, és a szelektív kihalás hatása az egymásba ágyazottságra mérhető.

Természetvédelmi alkalmazások

Természeti környezetünk rohamos pusztulása (pl. Standovár & Primack 2001) miatt egyre több kutatás irányul gyakorlati kérdésekre, vagy legalább tárgyalja a kutatási eredmények természetvédelmi alkalmazásának lehetőségét is. Nem kivétel az egymásba ágyazottság irodalma sem, hiszen például a részletesen tárgyalt „temperature calculator” kiindulási alapja az extinkció. Ez nem meglepő, Patterson és Atmar logikája ugyanis az volt, hogy a biodiverzitás csökkenése miatt globálisan az extinkció dominál a fajok előfordulásában a kolonizáció és a speciáció felett (Patterson & Atmar 1986). Igaz, Cook és Quinn (1995) kimutatták a kolonizáció alapvetően fontos szerepét is, így rezervátumok tervezésekor nemcsak a kihalások megakadályozása kell, hogy a fő cél legyen, hanem a gyenge diszperziós képességű, veszélyeztetett fajok kolonizációjának segítése is.

Amennyiben egy szigetvilág, akár egy rezervátumhálózat adott csoportja egymásba ágyazott, akkor máris több lényeges következtetés adódik:

- egy kihalási veszélyeztetettséget kapunk, hiszen ha egy faj csak egy és kis területen fordul elő, akkor a nagyobb és/vagy több területen előfordulókhoz képest nagyobb az eltűnésének a veszélye;
- az egyes fajok eltérően szenzitívek a fragmentációra, mert eltérő kihalási ráták vannak;
- a kolonizáció szerepe nem egyensúlyozza a kihalásokat;
- nagyobb területű rezervátumok képesek csak megőrizni a teljes fajkészletet (Patterson 1987);

- a ritka fajok indikálják a nagy fajszámot (Honnay *et al.* 1999).

Az egymásba ágyazottság alkalmazása során a publikációkban a legtöbb természetvédelmi konklúzió mindössze annyi, hogy erős az egymásba ágyazottság, tehát nagy rezervátumok vagy élőhelyfoltok védelme szükséges a teljes fajkészlet megőrzéséhez (pl. Bolger *et al.* 1991, Hecnar & M'Closkey 1997). Ez önmagában nem túl érdekes, viszont számos veszélyt rejtget:

- az egymásba ágyazottság szignifikáns lehet akkor is, ha „zaj” van a rendszerben, például egy kiugróan értékes fajunk habitat specialista, de nincs nagy területigénye (lásd a „legértékesebb” hazai gerinces taxonunkat a parlagi viperát (Báldi *et al.* 2001), amely kis területű, gyakran nem is védett maradvány gyepfoltokban él (pl. Újvári *et al.* 2000, Korsós *et al.* 2001));
- kimutatták, igaz elsősorban tengeri szigetek alapján, hogy az endemizmusok a kevésbé fajgazdag szigetek fordultak inkább elő (Cook & Quinn 1995);
- nem szabad összekeverni a fajgazdagság és a területméret alapján történő egymásba ágyazottság vizsgálatokat, mivel nem biztos, hogy a legfajgazdagabb terület a legnagyobb is. Például ha nem kihalás, hanem élőhelyi sokféleség a fő mechanizmus, akkor a legdiverzebb foltokat kell védeni, amelyek, például Honnay *et al.* (1999) esetében nem a legnagyobbak voltak.

Az alábbiakban a meglepően kis számú, valóban hasznos útmutatókat adó esettanulmányokból mutatok be egy-két példát.

Yiming *et al.* (1998) 10 kételtű fajt vizsgált 20 tengeri szigeten. A közösség igen erősen egymásba ágyazott volt, kiugró (váratlan) előfordulások nélkül, így a legfajgazdagabb sziget természetvédelmi prioritása indokolt.

A Guam melletti kis szigetek gyíkjait vizsgálta Perry *et al.* (1998). Az egymásba ágyazottság elemzése révén kimutatták, hogy a gyíkok előfordulását egy predátor jelentősen befolyásolja, illetve hogy a kis rezervátumok nem megfelelően hatékonyak a gyíkok védelmében.

Igen érdekes kísérletet tett McDonald és Brown (1992), amikor a globális felmelegedés hatását vizsgálta. Emiatt ugyanis a délnyugat USA-beli hegycsúcsok boreális élőhelyei összeszűkülnek, így az ott élő emlősök lokális kihalásai várhatóak. McDonald és Brown modellje a legveszélyeztetettebb fajok azonosítására tett kísérletet, a 14 faj és 19 hegycsúcs közösségének szignifikáns egymásba ágyazottsága alapján. E munkában inkább az a tanulságos, ahogyan Skaggs és Boecklen (1996), finoman szólva, atomjaira szedte az eredeti McDonald és Brown modellt, rengeteg problémára rávilágítva:

- a történeti előfordulások elnagyoltak voltak;
- a felhasznált recens előfordulási adatok már elavultak voltak;
- az élőhelyszigetek izoláltságát nem vizsgálták;

- csak a kihalást vizsgálták, pedig más tényezők is szerepet játszhatnak az egymásba ágyazottság kialakulásában;
- az egyes fajok eltérő ökológiáját nem vették figyelembe;
- ehhez hozzátenném, hogy már Preston (1962) óta ismert, hogy a valóban értékelhető és megbízható „szigeti” vizsgálatokhoz jóval több faj, illetve sziget vizsgálata szükséges (pl. Báldi & McCollin 2003).

Skaggs és Boecklen (1996) különben is a fajonkénti egymásba ágyazottságot javasolja (mely a „nestedness temperature calculator” idioszinkratikus értékei), mert a faji különbségek így nem mosódnak össze, ami alapvető a természetvédelemben.

Jó példa a faji különbözőségekre 13 trópusi ragadozómadár előfordulása, mely nem mutatott egymásba ágyazottságot, mert a fajok között igen jelentős élőhelypreferencia eltérések voltak (mező, erdők szegélye, illetve belseje) (Thiollay 1993). Így az egyik előfeltétel, a hasonló élőhelyek megléte sérült. Másik példa Hamburg erdős területeinek madárvilága, ahol az összes fajra szignifikáns egymásba ágyazottság mutatkozott, de külön a generalista fajokra (pl. feketeterítő, kékcinege, széncinege, erdei pinty stb.) nem: ezek lényegében mindenhol előfordulhattak (Ganzhorn & Eisenbeis 2001).

Az egymásba ágyazottság természetvédelmi alkalmazása során körültekintőnek kell lenni. Hansson (1998) például azt találta, hogy növényekre és madarakra, azon belül is külön az élőhelyfoltok belsejében és szegélyében előforduló fajokra, eltérő egymásba ágyazottság értékek jönnek ki.

A jövő

Ahogy lenni szokott, a kezdeti nehézségek utáni felbuzdulást szkeptikusabb vizsgálatok követik. Így az egymásba ágyazottság kritikája, hogy alapvető szempontokat nem vesz figyelembe, például a mintavételt, pedig nem minden fajnak azonos a detektabilitása, ami torzításokat eredményez (Cam *et al.* 2000), illetve nem tükrözi a közösség abundanciális mintázatát, ami pedig részben a közösségek megértése miatt lényeges, részben a detektabilitáson keresztül az adatok torzított-ságát eredményezheti (Andrén 1994, Báldi 2000a, Báldi 2003).

Egy új szempont is felmerült, miszerint az egymásba ágyazottság nemcsak az általában vizsgált nagyobb térszkálákon jelenik meg populációs folyamatként (kihalás, vándorlás stb.), hanem már egész kis térléptékben is, például madarak (Báldi 2000b), illetve lepkék (Summerville *et al.* 2002) előfordulása kicsi élőhelyfoltokban, akár napi, táplálkozási mozgások miatt. Ekkor természetesen a háttérmechanizmusok relatív jelentősége is erősen változhat.

Egy másik perspektivikus terület, ha az egymásba ágyazottságot nem térben, hanem időben tekintjük, ahol időbeli és nem térbeli mintavételi egységek szerepelnek. Ekkor a mindegyik időpontban regisztrált faj a legelterjedtebbnek felel meg, amelyik mindegyik térbeli szigeten előfordul (Simonetti 1994, Hadly & Maurer 2001). Érdeemes lenne az egyre jelentősebb monitorozó adatbázisok elemzését is elvégezni.

*

Köszönetnyilvánítás – Köszönöm Dr. Jordán Ferenc építő kritikáját. A cikk megvalósulását a Dr. Herbert Hoi és a bécsi Konrad Lorenz Institute által biztosított nyugodt körülmények, valamint az OTKA F/29242 pályázat támogatása tette lehetővé.

Irodalomjegyzék

- Andrén, H. (1994): Can one use nested subset pattern to reject random sample hypothesis? Examples from boreal bird communities. – *Oikos* **70**: 489–491.
- Atmar, W. & Patterson, B. D. (1993): The measure of order and disorder in the distribution of species in fragmented habitat. – *Oecologia* **96**: 373–382.
- Atmar, W. & Patterson, B. D. (1995): *The nestedness temperature calculator: a Visual Basic program, including 294 presence–absence matrices.* – AICS Research Inc., University Park, NM, USA and The Field Museum, Chicago, IL, USA.
- Báldi, A. (1996): Élőhelyek fragmentálódásának hatása állatközösségekre. – *Természetvédelmi Közlemények* **3–4**: 103–112.
- Báldi, A. (2000a): Az abundancia hatása izolátumok fajkészleteinek egymásba ágyazottságára. – *Acta Biol. Debr. Oecol. Hung.* **11**: 35.
- Báldi, A. (2000b): Madárközösségek szerveződése a Velencei-tó nádszigetein. – Szünzoológiai Szimpózium, Előadás kivonatok. MÓTE-MTM, Budapest, p. 7.
- Báldi, A. (2003): Extinction disorders the species composition of metacommunities: an empirical approach. – *Acta zool. hung.* **49**(3): 159–165.
- Báldi, A. & McCollin, D. (2003): Island ecology and contingent theory: the role of spatial scale and taxonomic bias. – *Global Ecology and Biogeography* **12**: 1–3.
- Báldi, A., Csorba, G. & Korsós, Z. (2001): Setting priorities for the conservation of terrestrial vertebrates in Hungary. – *Biodiversity and Conservation* **10**: 1283–1296.
- Báldi, A. Vörös, J. & Anthony, B. (in preparation): Community composition and co-occurrences of amphibians and reptiles in Hungarian reserves.
- Bánszegi, Z., Báldi, A. & Bankovics, A. (2000): Fajszám-terület összefüggés és közösségek egymásba ágyazottsága védett területeken. – *Ornis Hungarica* **10**: 17–26.
- Bolger, D. T., Alberts, A. C. & Soulé, M. E. (1991): Occurrence patterns of bird species in habitat fragments: sampling, extinction, and nested species subsets. – *American Naturalist* **137**: 155–166.
- Brualdi, R. A. & Sanderson, J. G. (1999): Nested species subsets, gaps, and discrepancy. – *Oecologia* **119**: 256–264.
- Cam, E., Nichols, J. D., Hines, J. E. & Sauer, J. R. (2000): Inferences about nested subsets structure when not all species are detected. – *Oikos* **91**: 428–434.

- Connor, E. F. & Simberloff, D. (1979): The assembly of species communities: chance or competition? – *Ecology* **60**: 1132–1140.
- Cook, R. R. & Quinn, J. F. (1995): The influence of colonization in nested species subsets. – *Oecologia* **102**: 413–424.
- Cook, R. R. & Quinn, J. F. (1998): An evaluation of randomization models for nested species subsets analysis. – *Oecologia* **113**: 584–592.
- Cornelius, C., Cofré, H. & Marquet, P. A. (2000): Effects of habitat fragmentation on bird species in a relict temperate forest in semiarid Chile. – *Conservation Biology* **14**: 534–543.
- Cutler, A. (1991): Nested faunas and extinction in fragmented habitats. – *Conservation Biology* **5**: 496–505.
- Cutler, A. H. (1994): Nested biotas and biological conservation: metrics, mechanisms, and meaning of nestedness. – *Landscape and Urban Planning* **28**: 73–82.
- Darlington, P. J. (1957): *Zoogeography: the geographical distribution of animals*. – Wiley, New York, USA.
- Diamond, J. M. (1975): Assembly of species communities. – In: Cody, M. L. & Diamond, J. M. (eds): *Ecology and evolution of communities*. – Harvard University Press, Cambridge, MA, USA, pp. 342–444.
- Elton, C. (1927): *Animal ecology*. – Sidgwick and Jackson, London, 209 pp.
- Fekete, G. (szerk.) (1998): *A közösségi ökológia frontvonalai*. – Scientia Kiadó, Budapest, 233 pp.
- Ganzhorn, J. U. & Eisenbeis, B. (2001): The concept of nested species assemblages and its utility for understanding effects of habitat fragmentation. – *Basic and Applied Ecology* **2**: 87–95.
- Gotelli, N. J. & Graves, G. R. (1996): *Null models in ecology*. – Smithsonian Inst. Press, Washington, USA.
- Gotelli, N. J. & McCabe, D. J. (2002): Species co-occurrence: a meta-analysis of J. M. Diamond's assembly rules model. – *Ecology* **83**: 2091–2096.
- Gotelli, N. J., Buckley, N. J. & Wiens, J. A. (1997): Co-occurrence of Australian land birds: Diamond's assembly rules revisited. – *Oikos* **80**: 311–324.
- Gurevitch, J., Morrow, L. L., Wallace, A. & Walsh, J. A. (1992): A meta-analysis of competition in field experiments. – *American Naturalist* **140**: 539–572.
- Hadly, E. A. & Maurer, B. A. (2001): Spatial and temporal patterns of species diversity in montane mammal communities of western North America. – *Evolutionary Ecology Research* **3**: 477–486.
- Hansson, L. (1998): Nestedness as a conservation tool: plants and birds of oak-hazel woodland in Sweden. – *Ecology Letters* **1**: 142–145.
- Hecnar, S. J. & M'Closkey, R. T. (1997): Patterns of nestedness and species association in a pond-dwelling amphibian fauna. – *Oikos* **80**: 371–381.
- Honnay, O., Hermy, M. & Coppin, P. (1999): Nested plant communities in deciduous forest fragments: species relaxation or nested habitats? – *Oikos* **84**: 119–129.
- Johnsson, B. G. (2001): A null model for randomization tests on nestedness in species assemblages. – *Oecologia* **127**: 309–313.
- Jordán, F., Molnár, I. & Vida, G. (2002): Táplálékhálózatok megbízhatóságelméleti elemzése. – In: *Szupraindividuais biológiai kutatások*. – MTA ÖBKI, Vácrátót, pp. 9–18.
- Kelt, D. A. (1997): Nestedness temperature calculator. – *Bulletin of the Ecological Society of America* **78**: 63–65.
- Kisbenedek, T. & Báldi, A. (2000): What factors govern orthopteran community structure and species prevalence? Pp. 97–107. In: Lockwood, J. A., Latchininsky, A. V. & Sergeev, M. G. (eds): *Grasshoppers and grassland health*. – NATO Science Series. Kluwer Academic Publisher, Dordrecht, Netherlands.

- Korsós, Z., Kovács, T. & Péchy, T. (2001): *A rákosi vipera múltja, jelene, jövője*. – Fővárosi Állat- és Növénykert, Budapest.
- Kruess, A. & Tschamntke, T. (2000): Effects of habitat fragmentation on plant–insect communities. – In: Ekbom, B., Irwin, M. E. & Robert, Z. (eds): *Interchanges of insects between agricultural and surrounding landscapes*. – Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp. 53–70.
- Lomolino, M. V. (1996): Investigating causality of nestedness of insular communities: selective immigrations or extinctions? – *Journal of Biogeography* **23**: 699–703.
- MacArthur, R. H. & Wilson, E. O. (1963): An equilibrium theory of insular zoogeography. – *Evolution* **17**: 373–387.
- MacArthur, R. A. & Wilson, E. O. (1967): *The theory of island biogeography*. – Princeton University Press, Princeton, 203 pp.
- May, R. M. (1999): Unanswered questions in ecology. – *Phil. Trans. R. Soc. London B* **354**: 1951–1959.
- McDonald, K. A. & Brown, J. H. (1992): Using montane mammals to model extinctions due to global change. – *Conservation Biology* **6**: 409–415.
- McLain, D. K. & Pratt, A. E. (1999): Nestedness of coral reef fish across a set of fringing reefs. – *Oikos* **85**: 53–67.
- Millien-Parra, V. & Loreau, M. (2000): Community composition and size structure of murid rodents in relation to the biogeography of the Japanese archipelago. – *Ecography* **23**: 413–423.
- Moskát, C. (1991): Multivariate plexus concept in the study of complex ecological data: an application to the analysis of bird–habitat relationships. – *Coenosis* **6**: 29–89.
- Patterson, B. D. (1987): The principle of nested subsets and its implications for biological conservation. – *Conservation Biology* **1**: 323–334.
- Patterson, B. D. & Atmar, W. (1986): Nested subsets and the structure of insular mammalian faunas and archipelagos. – *Biol. J. Linn. Soc.* **28**: 65–82.
- Patterson, B. D. & Atmar, W. (2000): Analyzing species composition in fragments. – In: Rheinwald, G. (ed.): *Isolated vertebrate communities in the tropics. Bonner Zoologische Monographs* **46**: 9–24.
- Perry, G., Rodda, G. H., Fritts, T. H. & Sharp, T. R. (1998): The lizard fauna of Guam’s fringing islets: island biogeography, phylogenetic history, and conservation implications. – *Global Ecology and Biogeography Letters* **7**: 353–365.
- Preston, F. W. (1962): The canonical distribution of commonness and rarity. – *Ecology* **43**: 185–215, 410–432.
- Rosenzweig, M. L. (1995): *Species diversity in space and time*. – Cambridge University Press, Cambridge.
- Sanderson, J. G., Moulton, M. P. & Selfridge, R. G. (1998): Null matrices and the analysis of species co-occurrences. – *Oecologia* **116**: 275–283.
- Schmera, D. (2001): Community structure of caddisfly larvae (Insecta: Trichoptera) in the streams of the Northern Mountains. – In: Tóthmérész, B. (ed.): *Abstracts of AbuDiv 2001*. p. 48.
- Sfenthourakis, S., Giokas, S. & Mylonas, M. (1999): Testing for nestedness in the terrestrial isopods and snails of Kyklades islands (Aegean archipelago, Greece). – *Ecography* **22**: 384–395.
- Simberloff, D. & Martin, J.-L. (1991): Nestedness of insular avifaunas: simple summary statistics masking complex species patterns. – *Ornis Fennica* **68**: 178–192.
- Simberloff, D. & Wilson, E. O. (1969): Experimental zoogeography of islands: the colonization of empty islands. – *Ecology* **50**: 278–296.
- Simonetti, J. A. (1994): Impoverishment and nestedness in caviomorph assemblages. – *Journal of Mammalogy* **75**: 979–984.
- Skaggs, R. W. & Boecklen, W. J. (1996): Extinctions of montane mammals reconsidered: putting a global-warming scenario on ice. – *Biodiversity and Conservation* **5**: 759–778.

- Southwood, T. R. E. (1996): Natural communities: structure and dynamics. – *Phil. Trans. Roy. Soc. L. Series B* **351**: 1113–1129.
- Standovár, T. & Primack, R. (2001): *A természetvédelmi biológia alapjai*. – Nemzeti Tankönyvkiadó, Budapest.
- Summerville, K. S., Veech, J. A. & Crist, T. O. (2002): Does variation in patch use among butterfly species contribute to nestedness at fine spatial scales? – *Oikos* **97**: 195–204.
- Taylor, C. M. & Warren, M. L. (2001): Dynamics in species composition of stream fish assemblages: environmental variability and nested subsets. – *Ecology* **82**: 2320–2330.
- Thiollay, J.-M. (1993): Response of a raptor community to shrinking area and degradation of tropical rain forest in the south western Ghats (India). – *Ecography* **16**: 97–110.
- Thompson, J. N. *et al.* (2001): Frontiers of ecology. – *BioScience* **51**: 15–24.
- Újvári, B., Korsós, Z. & Péchy, T. (2000): Life history, population characteristics and conservation of the Hungarian Meadow Viper (*Vipera ursinii rakosiensis*). – *Amphibia-Reptilia* **21**: 267–278.
- Whittaker, R. J. (1992): Stochasticism and determinism in island ecology. – *Journal of Biogeography* **19**: 587–591
- Whittaker, R. J. (1998): *Island biogeography. Ecology, evolution, and conservation*. – Oxford University Press, Oxford.
- Worthen, W. B. (1996): Community composition and nested-subset analyses: basic descriptors for community ecology. – *Oikos* **76**:417–426
- Wright, D. H. & Reeves, J. (1992): On the meaning and measurement of nestedness of species assemblages. – *Oecologia* **92**: 416–448.
- Wright, D. H., Patterson, B. D., Mikkelsen, G. M., Cutler, A. & Atmar, W. (1998): A comparative analysis of nested subset patterns of species composition. – *Oecologia* **113**: 1–20.
- Yiming, L., Niemelä, J. & Dianmo, L. (1998): Nested distribution of amphibians in the Zhoushan archipelago, China: can selective extinction cause nested subset of species? – *Oecologia* **113**: 557–564.

Nestedness of communities in habitat islands: basics and applications

A. Báldi

Animal Ecology Research Group, Hungarian Academy of Sciences
and Hungarian Natural History Museum
H-1083 Budapest, Ludovika tér 2, Hungary; E-mail: baldi@ludovika.nhmus.hu

An important area of community ecology is the organisation and predictability of species composition of assemblages. Nested subsets pattern was described in many insular systems, where nestedness means that species composition of species rich islands is a subset of the richer island, and contains all species of the less species rich islands. Nestedness can be easily quantified, using the free software “Nestedness Temperature Calculator”. Important points for nature conservation is the possibility to evaluate mechanisms and idiosyncratic species and islands. This knowledge can give important guidance for the management of fragmented habitats, or reserve archipelagos.

Key words: community ecology, species composition, ecological isolates, reserve network