

## Válaszok Doktori értekezésem bírálóinak

### Válasz Tóthmérész Bélának

Bírálom, akinek dicsérő szavait köszönöm, dolgozatom kapcsán lényegében két, nagyon általános kérdést feszeget:

- Vannak-e, lehetnek-e az ökológia tudományának általános elvei, elméletei?
- Tudhatnak-e ezek bármit is mondani a terepi vizsgálatok számára?

Megpróbálom venni a bátorságot ahhoz, hogy e kérdések érdemét ne kerüljem meg. Optimistább alapfelütésű szakmákból érkezve, ideértve a fizikát és az evolúcióbiológiát, adaptív dinamikát is, bizony mélyen és tartósan zavarba ejt az a körülmény, amit bírálóm – remélem túlozva – úgy jellemez, hogy „...a többség már feladta a nyolcvanas évek elején”. Sokszor érzem azt, hogy ezzel a pszichológiai helyzettel való küszködés talán nehezebb is, mint a konkrét problémák kezelése. Nekem legalább is mindig nehezebb volt – de talán éppen ez adja a dolgok izgalmát.

Magam nem érzem sem avitt, sem naiv optimizmusnak azt a várakozást, hogy minden más természettudományhoz hasonlóan az ökológiának is legyen egy konzisztens elméleti rendszere. S nem gondolom azt sem, hogy ezt a jövőben kell elkezdni kialakítani, mert ami eddig volt, az csak kuszaság. Meglévő, régóta meglévő, általánosan ismert és elismert gondolatok pontosítását, matematizálását szánám saját hozzájárulásomnak.

Nyilván szelektíven olvasok, azt, ami számomra áttekinthető. Ahogy számomra összeáll a kép, Darwintól (Lotka-n és Volterra-n, Grinnel-en, Gause-n és Eltonon keresztül) világos út vezet a 60-as, 70-es évek, a Hutchinson-MacArthur éra gondolati szintéziséhez, amely lerakta e tudományág a lényegét illetően máig érvényes alapjait. Mondanom sem kell, hogy ez a gondolatrendszer az első pillanattól kezdve, és azóta is folyamatosan az empirikus kutatásokkal szoros kapcsolatban fejlődött, és fejlődik. A felsoroltak közül csak Lotka és Volterra tekinthető – bírálóm szavaival – „képletírós fajtá”-nak, a többiek *elsősorban* voltak empirikus kutatók.

Mi is a '80-as évek nagy elbizonytalanodásának lényege?

Módszertani szempontból az, hogy a MacArthur-stílusú „stratégiai” modellezés hamar elérkezett lehetőségei határához. Ennek az elméleti kultúrának alapelve, hogy minden gondolatot az elképzelhető legegyszerűbb modellen mutasson be. Csakhogy akkor *természetesen* ez a modell nem való, nem alkalmas arra, hogy egy bonyolultabb konkrét szituáció konkrét leírását adja. A matematikus végzettséggel terepökológus MacArthur fel tudott volna írni bonyolultabb modelleket is – de értette, hogy indulásként nem erre van szükség. A bonyolultabb, részletesebb modell ugyanis nem általában realiztikusabb, hanem csak akkor, ha az összes bonyodalom valóságghűen szerepel benne – amihez sokszor nem tudunk eleget. Ráadásul a bonyolultabb-részletesebb modell érvényességi köre jó esetben is egy nagyon specifikus ökológiai helyzetre korlátozódik, általános gondolatok bemutatására, pláne bizonyítására nem alkalmas.

A stratégiai modellek így illusztrációi, és nem bizonyítékai az ökológiai alapgondolatoknak. Azaz, valamilyen értelemben talán mégis. MacArthur valószínűleg értette azt is, hogy a modellek elbonyolítása nem változtatna azokon a szemléletesen is belátható alapvető konklúziókon, amelyek bemutatására a stratégiai minimál-modellek szolgálnak. A bonyolultabb modellben is verseny lenne a hasonlók között, hisz másképp nem lehet. Ilyen

értelemben a stratégiai modellek azért nem csak ábrák a könyvben. Hozzájárul a biztonságérzetünkhöz, hogy legalább a legegyszerűbb modellben alaposan megnéztük a dolgot. De mindenestre, e modellek *nem* azonosak az ökológia elméletével, amely mind a mai napig lényegében verbális jellegű.

Ez a fajta megértés, amely egyszerre támaszkodik a stratégiai modellezésre és a nem formalizált, de azért mély és alapos biológiai gondolkodásra, pontosabban e kettő szinergiájára, azonban nem kommunikálódott megfelelően. A szakma zöme számára a didaktikusan igen egyszerű modellek váltak a „matematikai modell” archetípusává, amelyek a matematika megingathatatlan tekintélyét voltak hivatottak az ökológia kissé bizonytalanak érzett tudománya számára kölcsönözni.

Azonban a nyolcvanas évek örvendetesen egyre részletesebb empirikus kutatása egyre kevésbé tudott mit kezdeni az ökológia nem-formalizált fogalmaival – azok nem elég pontosak, nem eléggé jól definiáltak a konkrét szituációkra nézvést. Ha pontosítjuk őket az egyik szempontból, akkor még értelmezhetlenebbek lesznek a másik terepszituációban. Hazánkban Juhász-Nagy Pál (1986) volt az, aki iskolateremtő módon hívta fel a figyelmet az „operativizálás” problémájára, vagyis az elegendően pontos ökológiai nyelv hiányára.

Az ökológiai verbalizmus ellehetetlenülése lehetetlen helyzetbe hozta a stratégiai modelleket is. A támogató-illusztráló szerepből az „ellenőrizni való elmélet” státuszába kerültek, amelyben természetesen csak megbukni tudtak. Kialakult, és mélyen rögzült a szakma egy részében az a percepció, miszerint a matematikai modelleknek köze nincs azokhoz a tényleges ökológiai viszonyokhoz, amelyekkel a terepen nap, mint nap szembetalálkoznak. Bírálóm is jövő időben fogalmaz a modellek és a terep-valóság viszonyáról: „... jó lenne, ha a kettőnek egyszer köze lenne egymáshoz!”. Ez a helyzet öngeneráló: ha a „modellezésnek” nincs sikere az ökológus közvélekedésben, akkor nem lesz motiváció a minimál-modelleknél mélyebb matematikai elméletépítésre, s így esély sincs a helyzet megváltoztatására.

Tartalmi szempontból viszont a nagy elbizonytalanodás lényege a populációreguláció és a kompetitív kizárás elvének megkérdőjelezése. Hardin híres 1960-as cikke – amely a „complete competitors cannot coexist” gyönyörű alliterációját adta a szakmának – írja le az ökológia megosztottságát e tekintetben. Egyfelől vannak a darwini alapgondolat követői. *Ha* úgy tekintünk egy populációra, mint szaporodóképes egyedek összességére, *akkor* elkerülhetetlen az a következtetés, hogy a populáció „mértni haladvány” szerint növekedjen mindaddig, amíg bele nem ütközik a szaporodásának egy korlátjába. Ha ez így van, akkor fajok egymással annyiban vannak versenyben, amennyiben ugyanabba a szaporodási korlátba ütköznek. Másfelől vannak azok, akik ezt nem tekintik perdöntő gondolatmenetnek, legfeljebb terepen ellenőrizendő hipotézisnek. A 60-70-es évek fénykorának lényege a darwini gondolatmenet alapvető elfogadása volt, a nagy elbizonytalanodásé ennek kétségbevonása.

Ez természetesen csak tendenciaszerűen van így. Hutchinson (1975) sem tulajdonított a kompetitív kizárás elvnek olyan megkerülhetlenséget, mint Hardin. Csak viszonyítási pontnak tekintette: „kivéve a kivételeket”. Külön is nagyon érdekelte, nem kellene-e a planktonok sokféleségét a Gause-elv környezeti fluktuációk okozta érvénytelenné válásával magyarázni. Huston (1979) fejlesztette a kétséget ökológiai világgépé, a zavarás elméletévé.

A nyolcvanas években az ökológusok egy része számára meghatározóvá vált az a gondolat, miszerint az előző évtizedek útkeresése túlértékelt a kompetíciót és a kompetitív kizárást

egyéb ökológiai kölcsönhatásokhoz képest. (Például a Begon-Harper-Townsend tankönyv képviseli ezt az álláspontot.) Csakhogy, mint a dolgozatban is kifejtettem, ez az érvelés egy terminológiai félreértésen a „kompetíció” szó fokozatos jelentésárnyalat váltásán alapul. A kifejezés Darwinnál még a „versengés” általános fogalmát takarta, a „létért való küzdelem”-mel egy sorban. A modern ökológiai irodalomban viszont már az „erőforrásokért való versengés” sokkal specifikusabb értelmében szerepel. Azonban a „kompetitív kizárás” kapcsolatban a szó a régi széles értelemben szerepel, s ebben az értelemben marad logikai szükségszerűség akkor is, ha a populációt nem táplálékhiány limitálja.

A MacArthur-Hutchinson-i szintézissel szemben azonban negyedszázad alatt sem született világos, s így matematizálható, ellen-elmélet. Azt, hogy miért is ne nőne a szaporodóképes egyedek populációja növekedési korlát nélkül exponenciálisan, soha senki nem tudta pontosan megmondani. És főleg, soha senki nem mert hozzányúlni ahhoz a kérdéshez, hogy ha a kompetitív kizárás kétségbe vonható, akkor vajon a természetes szelekció elmélete miért is nem? Azt a darwini megértést, ami a niche-elméletnek (ha van ilyen...) is az alapja, hogy a hasonlók között elkerülhetetlenül verseny van – nem feltétlenül forrásokért –, és csak a különbözőség vezethet a verseny csökkenéséhez, soha nem írta felül egy mélyebb, alaposabb megértés. Csak a kétség és az elbizonytalanodás.

A kilencvenes években már visszafelé leng az inga. Chesson (1991) nyomtatékkal megismétli Hardin (1960) gondolatmenetét a kompetitív kizárás megkerülhetetlenségéről, de már arra koncentrálva, hogy ezen a tér-időbeli heterogenitás sem változtat. Ha a környezet térben és időben bonyolult és fluktuál, akkor mindezen bonyodalomokra való kiátlagolás után kapjuk egy élő változat szaporodási sikerét. És a sikeresebb győzni fog – ha csak nincs valami, ami miatt a két faj esetében másképp kell átlagolni. Vagyis ha elegendően különböznek. Ugyanő cikkek sorában dolgozta ki ezen átlagolások elméletét, s ezzel együtt a téridő-fluktuációk okozta együttélés egy tipológiáját.

Számtalan modell született a bonyolult világban való együttélés különféle módozatairól, Amarasekare (2003) tartalmaz egy friss összefoglalót. Igaz természetesen, hogy a téridő-heterogenitások léte lényegesen nagyobb fajdiverzitás fenntartását teszi lehetővé. De nem azért, mert a fluktuációk, a zavarás lecsökkenti-lelassítja a kompetíciót úgy általánosságban, különbözővé válás nélkül, hanem azért, mert a bonyolultabb környezetben több mód van az ökológiai különbözővé válásra – meghatározott csereviszonyok mentén.

Lehet definíciós ügynek tekinteni, hogy milyen típusú elkülönüléseket nevezünk niche-szegregációnak. Már Hutchinson számára kérdés volt, hogy az általa felsorolt „kivételek” közül melyek sorolhatóak mégis vissza a niche-elmélet hatálya alá további furmányos niche-tengelyek bevezetésével. Szerintem például az összes, a dolog csak matematikai széklábfaragás kérdése. De vajon ez csak szócsavarás, vagy valódi értelme van?

Magam azt gondolom, hogy itt a biológiai világkép egy alapvető eleméről beszélünk: minden egyes fajnak fel kell mutatnia egy csak őrá jellemző alkalmazkodási módot (azaz egy külön növekedési korlátot, a reguláció egy csak rá jellemző módját) – vagy nem talál helyet magának. Az Amarasekare review már ezt a visszatért szemléletet tükrözi. S ennek megfelelően használja a niche szót teljes általánosságban, de a formális definiálás minden kísérlete nélkül.

A növényökológián belül David Tilman munkásságának van kiemelkedő szerepe. A hetvenes évek végétől járja a konzisztens utat, elbizonytalanodás nélkül: a növények közti versengés

mechanisztikus modellezése, és az ezen alapuló következetes gondolkozás útját (lásd egyebek közt: Tilman, 1982). Nála elmélet, terepvizsgálat és kísérleti munka szoros kölcsönhatásban létezik. Az épület nincs kész, és ami van, az is vitatott. Nagyon is vitatott. Philip Grime, a növényökológia másik nagy alakja alapjaiban vonja kétségbe az út helyességét – de a matematikai modellezés igénye nélkül (vö. Grime, 2007). Meggyőződésem, hogy ha a Grime-i gondolatok lényegét, például a C-S-R klasszifikációt (Grime, 2001), megfelelően modelleznénk, akkor azok konzisztenciába kerülnének, és jól továbbépítenék a Tilman-i modelleket (vö. Grace, 1990; Tilman, 2007). De addig is: a Tilman-i vállalkozás volumene és tudományos impaktja egyértelműen tanúskodik a modern természettudományként művelhető ökológia lehetőségéről. Ebben a kontextusban egyáltalán nem néz ki úgy, mintha a terepvizsgálatok és a modellezés között áthidalhatatlan távolság lenne.

Valamilyen értelemben tehát kezünkben az új szintézis – amely alapjaiban azért nem különbözik a régitől. De a látszat mást mond. A számtalannál számtalanabb modell – amely számtalanféle viszonyban van az empiriával – inkább a szétesettséget, a közös elvek hiányát látszik sugallni. Noha a meghatározott módokon, csereviszonyok mentén történő különbözővé válás alaptéma, az egész csak a verbalizmus szintjén tart kapcsolatot a niche-gondolattal, Hutchinson niche-tengelyeivel pedig még úgy sem. Chesson elmélete sem volt képes szemlélet-meghatározó, szintetizáló erővé válni – és nem csak azért, mert cikkei túl nehéz olvasmányok. A niche fogalmát Leibold (1995), Chase & Leibold (2003) elemzése visszahozta ugyan az ökológiai köztudatba – de ez a koncepció sem látszik elegendőnek lenni a bonyolult világ bonyodalmainak befogadására. S a Tilman-i épület sem olyan monolit, mint szeretne lenni. E gondolatör két alapvető forrás – a talajbeliek és napfény – szerepére épül, s ennyiből bizony nehéz kihozni a növényvilág diverzitását. Figyelembe kell venni sok minden egyebet, a különböző talajmélységből felvehető forrásoktól a felülkolonizáción alapuló együttélési módokig – de ezek már utólagos és szervesen addíciók az elmélethez.

Kedves barátaim is járták, járják azokat az utakat, amiket itt elbizonytalanodásként jellemezek. A velük való sok-sok vita egyike volt alapvető motivációimnak – vitapartnereimnek legalább annyi hálával tartozom, mint azoknak, akikkel együtt dolgoztam. Jórészt nekik íródik, amit írok. Hogy a sok-sok bizonytalan beszélés helyett lehessen valami világosat és konzisztenset mondani. S főleg: az evolúció elméletével is konzisztenset. Olyan kályhát, amitől minden vitában el lehet indulni.

Azt akartam megmutatni, hogy az általános kérdéseket pontosan meg lehet vizsgálni, és meg is lehet oldani a maguk általánosságai szintjén. Ehhez azt kell tenni, hogy nem „modellezzünk” a szó ökológiában megszokott értelmében, hanem az alapgondolatokat felírjuk pontos matematikai alakban. E kályha természetesen messze lesz a tereptől, bent a meleg szobában.

Ha lesz, aki úgy érzi, hogy irrelevánsan messze van, ezt tisztelettel elviselem. De magam biztos vagyok abban, hogy az ökológiában sincs királyi út. Nincsenek, és nem is lesznek nagy elméleti hókuszpókuszok. Nem fog a semmiből előállni valami nagy szintézis, amely hirtelen szintetizálja az elméletet a tapasztalással. Be kell járni a hosszú utat az alapgondolatoktól a konkrét problémák részleteiig – ahogy minden más természettudományban is bejárják. A kémia kályhája, az elektron hullámfüggvénye sincs közelebb ahhoz, ami a lombikban fortyog.

Számomra az adaptív dinamika világa (dolgozatom 3. és 5. része) adta meg az általános elvek és az empirikus valóság közötti hosszú, de azért végigjárható út élményét. Az evolúciós szinguláris stratégiák osztályozásáról szóló cikkeink tíz éve jelentek meg. Ezek nem kevésbé voltak általánosak, és így a konkrét valóságtól távoliak, mint az értekezésben ismertetett

ökológiai eredmények. Ki kellett várni pár évet ahhoz, hogy ne csak a szűk baráti körünk olvassa és értse ezeket. De mostanára a két alapcikk összesen 298 hivatkozást kapott, a bennük kifejtett elmélet pedig széles körben alkalmazásra talált. Teljesen természetes mindenkinek, hogy nem az adaptív dinamika általános elveinek, hanem konkrét alkalmazásainak kell prediktíveknek lenniük. Alkalmazás pedig sok van, s ezek már a „szokásos” evolúciós modellek közé tartoznak, amelyekről nem általában, hanem külön-külön kell kérdezni, milyen távolságot tartanak az empirikus valóságtól. Mindenesetre, a matematikai elmélet megkerülhetetlensége az evolúcióbiológiában már nagyon rég nem kérdéses.

Másrésről mégis, az adaptív dinamika egészének is van fontos üzenete az evolúciós elmélet egésze számára. Ez pedig az, hogy az adaptív speciáció – tehát az ökológiai lehetőség által hajtott fajképződés – természetes következménye az elméletnek. A gondolat a biológiai szemlélet számára magától értetődőnek látszik ugyan, de természetellenessé válik, ha a gyakoriságfüggetlen szelekciót állítjuk gondolkodásunk középpontjába. Lehet, és kell is természetesen az adaptív speciációt a konkrét szinten modellezni. De akkor az – jó esetben – egy specifikus lehetőségnek látszik, olyan konkrét feltevésekkel, amelyekről nehezen eldönthető, hogy mennyire teljesülnek valós esetekben. Ha azonban tudjuk az általános elemzésből, hogy megfelelő ökológiai háttérrel az evolúció elég könnyen bekonvergálhat a fitness egy minimumába, ahol diszruptív szelekció hat rá, akkor a dolog optikája már teljesen más. Jó, ha van egy öszkép.

Dolgozatom 3.2 ábrája előzetes eredményként mutat be a korábbiaknál részletesebb adaptív speciációs szimulációt, amely Janne-Tuomas Seppanen-nel és Ulf Dieckmann-nal közös munka. A vizsgálattal azóta elkészültünk. Van egy világos, ellenőrizhető predikció, ami eddig nem volt ismeretes. Ez pedig az, hogy a két faj közötti reproduktív izoláció csak egy hosszú folyamat eredményeként válik teljessé. Addig a két populáció között folyamatos a géncsere annak ellenére, hogy ökológiailag már elkülönültek. Nagyon különbözik ez a jóslat a klasszikus elméletétől, amikor a géncsere teljes megszűnése tekintetik az eltérő adaptáció megindulása előfeltételének. Izgalommal várom a fejleményeket.

Ökológiára visszatérve, biztosan állíthatom, hogy a fajok sokféleségének alapja a populációjuk szabályozásának módjában való eltérés, amit akár niche-szegregációnak is hívhatunk. De azt, hogy a konkrét esetben mi szabályozza az egyik fajt, és mi a másikat, soha nem lesz lehetséges a szobából megmondani. Segít akkor ez valamit? Vagy csak üresjárat? Azt gondolom, hogy a konkrétabb szinten történő modellvizsgálatokat lényegesen megkönnyíti, ha tudjuk előre, hogy a következő modellben is ez lesz az alapvető szerkezet.

Ha terepi növényökológus volnék – mint ahogyan nem vagyok az –, a Tilman iskolához tartoznék, mert ezt érezném érthető beszédnek. Ebben a kontextusban szentségelnék, hogy kevés a két szabályozó forrás a réten található rengeteg virághoz. És örülnék, ha ebben a helyzetben nem tanácsalannak kellene éreznem magamat, hanem tudhatnám, hogy feladatom van: ki kell derítenem, milyen tényezők szabályozzák őket – mindegyik fajt külön-külön, mert úgy kell. Nem feltétlenül azon a tér-idő skálán, amelyen én otthon vagyok, és vizsgálati léptékemnek gondolnám, hanem azon, amelyen a faj létezik. Silvertown (2004) növényi niche-szegregációról szóló összefoglalóját tekinteném kiindulópontnak. És nem azt kérném az elmélészekről, hogy mondjanak nekem valami ennél konkrétabb tesztelhető hipotézist – hogy is tudhatnának kiagyalni valami értelmeset a szobában? – hanem akkor kérném a segítségüket, ha feltámad bennem egy konkrét gyanú, hogy az X növényfaj létének lényege az Y típusú

szabályozáshoz való alkalmazkodás. Mert modellezni akkor lehet, ha van mit, ha van gondolat.

De terepi ökológus nem vagyok, a kályhától elvezető lépegetésen dolgoztam tovább a dolgozat beadása óta eltelt másfél évben is – még mindig bőven a meleg szobában. Szilágyi András kollégámmal foglalkoztunk a térben heterogén környezetben zajló niche-szegregációval. Ez is szorosan összefügg az adaptív speciáció kérdésével. Mint dolgozatom 6. fejezete bemutatja, az adaptív speciáció mechanizmusát – a közvélekedéssel ellentétben – nincs ok a szimpatikus esetre korlátozni. A 6. fejezet adaptív dinamikai elemzése mögé tartozó niche-elmélet a dolgozatban még nem szerepel, ezt csinálta András végig. Alapja a „strukturált populációk” elmélete – amely tágabb módszertani szempontból is nagyon fontos. Arról szól, hogyan lehet egy populáció heterogenitását konzisztensen beleépíteni az elméletbe. Vagyis arról, hogy viszonyul az egyszerű elmélet a bonyolultabb valósághoz.

A fluktuáló környezet nehezebb ügy. Szilágyi Andrással ennek általánosabb kezelésén is dolgozunk, de egy konkrét elemzés az, ami már készen van és bemutatathatók. Kalle Parvinen-nel megvizsgáltuk a fluktuáló zavarás által kompetíció-kolonizáció csereviszony révén fenntartott együttélés egy a korábbiaknál realiztikusabb modelljét. A jelenséget „patch occupancy” modellekkel szokás leírni. Azaz, feltételezik, hogy egy foltban egyszerre csak egy faj lehet jelen, de azt egy másik felülkolonizálhatja. Ilyenkor a papír nagyon türelmes: bármit előírhatunk a felülkolonizációt illetően, s az jön ki, hogy akár hány faj együttélhet ilyen módon. Mi azonban felírtuk a realiztikusabb modellt, amely ténylegesen végigköveti a szukcesszió dinamikáját a foltban, miközben nem téveszti szem elől a metapopulációs szintet sem. (Ebben is a strukturált populációk elmélete volt segítségünkre – a metapopulációs változatban.) Ekkor már világosan látszik a niche-szegregációs struktúra. A folt kora az a niche-tengely, amelyet az egymást váltó fajoknak fel kell osztaniuk egymás között – és a korlátozott hasonlóság miatt nem fog néhánynál több faj ily módon együttélni.

Noha ez a modell pontosan azt a biológiai szituációt írja le, amely a fluktuáló zavarás által fenntartott diverzitás alapesetének szokás tekinteni, végtelen sok folt esetében matematikailag nem különbözik egy determinisztikus modelltől. Egyszerre demonstrálja a fluktuáció diverzitás-fenntartó szerepét is, és azt is, hogy principális különbség az egyensúlyi és a stacioner módon fluktuáló környezet ökológiája között azért nincsen.

Mint azt a dolgozatban is kifejtettem, a niche-szegregáció természetesen nem minden. Mivel egyáltalán nem biztos, hogy egy adott helyen az ökológiai lehetőségek ténylegesen be vannak töltve, egyáltalán nem szükségszerű, hogy a tényleges fajszámot pusztán a niche-ek számbavétele alapján lehessen jósolni. Ilyenkor van létjogosultsága a sziget-biogeográfiai képnek, amely fajok bevándorlásának és kihalásának dinamikus egyensúlyával foglalkozik. Ez már egy másik szint, mint amivel én foglalkoztam.

Hubbel neutrális elméletéhez való viszony nehezebb ügy. Ezen elmélet alapfeltevése, miszerint a fajok ökológiailag egyenértékűek, szigorúan véve nem lehet igaz. Ebben az esetben, ha az egyik faj szert tenne bármilyen előnyre, gyorsan kiszorítaná az összes többit. Ezt természetesen Hubbel is tudja. Az általa javasolt áthidalás azonban hibás. Ő azt mondja, hogy az egyensúlyi nulla növekedés az, amely megszünteti a beállt populációk közötti fitness-különbségeket. Csak hogy ez a mechanizmus, hogy tudniillik az egyes fajok növekedési rátája külön-külön zérusra szabályozódik, csak niche-szegregáció esetén működik, tehát a neutrális elmélet feltevései mellett nem!

Völgyes Dávid kollégámmal dolgozunk a neutrális elmélet és a niche-elmélet viszonyán, egyelőre nem tudok érdekes eredményekről beszámolni. A probléma neheze az, hogy a niche-elméletnek – sok ellenkező állítás dacára – nincs világos jóslata a fajok abundancia-eloszlására. Ez ugyanis egyszerűen azon múlik, hogyan specifikáljuk a táplálékellátottságot az egyes niche-eken belül. De gondunk van magával a neutrális elmélettel is. Az ugyanis csak igen hosszú idő átlagában jósolja az elmélet következményekén bemutatott abundancia-eloszlásokat – egy adott vizsgálat időpontjára nézvést viszont nem. A nagy fajszerű társulások diverzitásának titka még feltáráásra vár, ez a feladat természetesen nincs elvégezve annak kijelentésével, hogy a magyarázatot a niche-elmélettel konzisztenciában kell keresni.

A válasz elkészítése kapcsán az említett kollégákon kívül Pásztor Erzsébet segítségét köszönöm.

#### *Hivatkozott irodalom*

- Amarasekare, P. (2003) Competitive coexistence in spatially structured environments: a synthesis. *Ecology Letters*, 6: 1109-1122
- Chase, J. M. and Leibold, M. A. (2003) *Ecological niches: linking classical and contemporary approaches*. The University of Chicago Press, Chicago
- Chesson, P. (1991) A need for niches? *Trends in Ecology and Evolution*, 6: 26-28
- Grime, J. P. (2001) *Plant strategies, vegetation processes and ecosystem properties*, 2<sup>nd</sup> edition. Wiley & Sons.
- Grime, J. P. (2007) Plant strategy theories: a comment on Craine 2005. *Journal of Ecology*, 93: 1041-1052.
- Grace, J. B. (1990) On the relationship between plant traits and competitive ability. In: J. B. Grace & D. Tilman: *Perspectives on plant competition*. Academic Press.
- Hardin, G. (1960) Competitive Exclusion. *Science*, 131: 1292-1297
- Huston, M. A. (1979) A general hypothesis of species diversity. *American Naturalist*, 113: 81-101
- Hutchinson, G. E. (1975) Variations on a theme by Robert MacArthur. In: *Ecology and Evolution of Communities*, M. L. Cody and J. M. Diamond (eds.), Harvard Univ Press, Cambridge MA
- Juhász-Nagy P. (1986) Egy operatív ökológia hiánya, szükséglete és feladatai. Akadémiai Kiadó, Budapest
- Leibold, M. A. (1995) The niche concept revisited: mechanistic models and community context. *Ecology*, 76: 1371-1382
- Tilman, D. (1982) *Resource Equilibrium and Community Structure*. Princeton University Press, Princeton
- Tilman, D. (2007) Resource competition and plant traits: a response to Craine et al. 2005. *Journal of Ecology*, 95: 231-234
- Silvertown, J. (2004) Plant coexistence and the niche. *Trends in Ecology & Evolution*, 19: 605-611.

Budapest, 2007. május 8.

Meszéna Géza

## Válasz Gallé Lászlónak

Bírálóm dicsérő szavait köszönve, bírálatának érdemét a niche Hutchinson-i és a Juhász-Nagy Pál (továbbiakban: JNP) -féle fogalmának összehasonlításával válaszolom meg. Ennek kapcsán, után térek majd ki bírálóm többi kérdésére. Az alábbiak jórészt Kőszeghy Kolossal és Pásztor Erzsébettel évek alatt folytatott beszélgetéseken alapulnak.

Előrebocsátom, hogy a bírálóm által említett egri niche-dispután magam is ott voltam. Akkor többet nem értettem belőle, mint amennyit igen. Mindenesetre, ott, illetve a JNP-vel való más hasonló „disputákból” táplálkozik sok minden, ami azóta is foglalkoztat, s amiről a dolgozatom is szól. Ott értettem meg a Gause-elv központi szerepét, és a vele kapcsolatos gondolati bizonytalanságot, ott értettem meg a Hutchinson-i niche-tengelyeket, és azt, ahogy JNP problémának tekinti őket. Emlékszem dilemmájára, hogy vajon lehet-e az idő niche-tengely. A dolgozatban nem vállalkoztam arra, hogy életművéhez érdemben viszonyuljak – ezt most próbálom pótolni a niche fogalom vonatkozásában.

Hardinnak a kompetitív kizárásról szóló 1960-as cikke írja le azt a szituációt, amelyben az ökológus szakma egyik fele a kompetitív kizárás (complete competitors cannot coexist) elvét (más néven: Gause elv) elvitathatatlan logikai szükségszerűségnek tekinti, míg egy másik része tesztelendő hipotézisnek, amelyet a tapasztalás bizony nem feltétlenül támaszt alá. Hardin itt egy 1944-ben lezajlott konferenciára hivatkozik, megjegyezve, hogy a szituáció azóta alig változott. Ő sem tudta megváltoztatni. Noha nagyon világos és egyszerű szavakkal nagyon egyértelműen kiáll az első nézet mellett, ez nem változtatott a szakma kétlelkűségén. Az sem, hogy Peter Chesson 1991-ben megismételte a világos és egyszerű szavakat, most már külön arra kihegyezve, hogy azok érvényén a környezet térben, időben heterogén/fluktuáló mivolta sem változtat. A Gause-elvvel kapcsolatos dilemma velünk volt a disputákon, s az ökológus társadalom ezen a megosztottsága talán még mind a mai napig fennáll. S ez van a niche-fogalom bizonytalanságának mélyén is.

Hutchinson kiindulópontja egyértelműen a referenciapontnak elfogadott Gause elv. A „Miért van annyiféle állat?” híres Hutchinson-i kérdése mögött a kompetitív kizárás problémája húzódik meg. A kérdést nem az indokolta, hogy nem nézte volna ki az evolúció folyamatából, hogy létrehozson ilyen sok állatfajt. Azt kérdezte: mi akadályozza meg azt, hogy a kompetitív kizárás radikálisan lecsökkentse a túlélő fajok számát? JNP „metametodológiai kvadruplett”-je (JNP, 1986) nyomán úgy fogalmazhatnánk, hogy Hutchinson

**Centrális Hipotézise [CH]:** „Csak egyetlen állatfaj él a Földön, a legrátermettebb, amely kizorítja az összes többi.”

**Centrális Ténye,** amelyet természetesen korlátlan mennyiségű adat támaszt alá, az, hogy a [CH] hamis.

**Centrális Problémája:** Ha a [CH] hamis, akkor adott objektumra, adott kikötésekkel milyen mértékben és miért hamis? (Ez természetesen már szószerinti idézet JNP-től.)

A Hutchinson-i niche egy kísérlet az így értelmezett [CP] megválaszolására, vagyis a Gause elv operacionalizálására. Ez teljesen világos lesz, ha Hutchinson nagy összefoglaló művének, az „An introduction to population ecology”-nak (1978) a niche-fejezetébe belenézünk. A fejezet a tipográfiailag is kiugró „Gause” szóval kezdődik, majd a Gause-elv és a niche-fogalom összekapcsolódó tudománytörténetével foglalkozik, amíg el nem jut a híres niche tengelyekhez.



Hutchinson szövege egyszerű, világos és érthető szöveg, egyszerű, világos és érthető gondolatokat jelenít meg a nem-formális szöveg pontosságai szintjén. Kétféle niche-változót különböztet meg. A „scenopoetikus” változó mai szóval egy környezeti kondíció, mint például a hőmérséklet. (JNP a milliő-tér változójának nevezné.) Értelemszerűen fennáll egy kapcsolat a milliő-tér (illetve a scenopoetikus niche-változók) és a topográfiai tér között: a „valódi” tér minden egyes pontjában mérhető egy hőmérséklet. Ezzel szemben a „bionomikus” niche-változó a táplálék valamilyen tulajdonsága, például mérete. Természetesen fel sem merül, hogy a bionomikus változót le akarjuk képezni a topográfiai térre. A topográfiai tér egy adott pontjában ugyanis nem egyetlen meghatározott magméret, hanem a különböző méretű magok egy eloszlása található.

Ha ezen a ponton még emlékszünk arra, mivel is kezdődött a fejezet, és tudjuk, hogy az egész niche-fejezet a Gause elvről szól, akkor minden teljesen világos a kétféle tengellyel kapcsolatban. Fajok között két alapvető módon csökkenhet le a kompetíció annyira, hogy együttélésük lehetővé váljék: vagy nem ugyanott élnek, ami alapvetően akkor következik be, ha környezeti igényeikben különböznek, vagy pedig, ha ugyanott élnek, akkor más fogyasztanak. Az előbbi a scenopoetikus, az utóbbi a bionomikus niche-tengely menti elkülönülés. Mindenképpen, az együttélést a niche-térbeli elkülönülés teszi lehetővé – ez az, amiről Hutchinson beszél.

Ha azonban megpróbáljuk Hutchinson tengelyeit kiemelni a Gause-elv kontextusából, azonnal tökéletesen értelmét veszíti az egész. Lehet scenopoetikus változókat is mérni, és bionomikusakat is. De ugyan miért kellene ezt a két tökéletesen különböző jellegű változót, amelyek tökéletesen különböző viszonyban vannak a topográfiai térrel, a „niche” szó alatt összezagyválni? Ugyan miféle gondolati mélység lehetne egy ilyen kutyulásban?

A scenopoetikus tengely volt előbb, Hutchinson 1957-es cikkében még csak ez szerepel. Teljesen konzekvensen, hiszen leszögezi, hogy egyetlen meghatározott forrás által limitált fajokról beszél. Ekkor valóban csak a scenopoetikus típusú elkülönülés lehetséges. Az, hogy funkcióban is lehetséges egy folytonos tengely menti szétválás, csak MacArthur & Levinsnek a korlátozott hasonlóság gondolatát bevezető cikkében (1967) tűnik fel tíz évvel később, Lack-nak a Darwin-pintyeken végzett vizsgálata nyomán.

De Hutchinson sem teljesen konzisztens. Az említett könyvfejezet vége felé, Maguire-re hivatkozva, már előkerül a tápanyag *mennyisége*, mint niche változó. Ez logikus is a milliő-tér szemléletben, hisz a tápanyag adott helyen mérhető koncentrációja épp úgy egy környezeti változó, mint a hőmérséklet. De a fajok a tápanyag minőségének, és nem mennyiségének terét osztják fel egymás között. Így a táplálékmennyiség, mint niche-tengely képzavar, ha még mindig a Gause-elv operacionalizálásáról beszélünk.

JNP természetesen tisztában volt a Gause elv alapvető fontosságával az ökológiában általában, és a niche-elmélettel kapcsolatban különösen. Én is tőle hallottam. De nem kívánta Hutchinson módjára a gondolkozás *kiindulópontjának* tekinteni. Ez nagyon világos az egi disputa JNP-előadásának (1987) szövegében. A „Gause” szó, amivel a Hutchinson fejezet kezdődik, JNP-nél a szöveg vége felé, ott is zárójelben, s nem logikai szükségszerűségként, hanem mint „Gause hiptézis” fordul elő.

Láthatóan nagyon mély kulturális okai vannak ennek, nem biztos, hogy teljesen értem őket. A Gause elv akkor logikai szükségszerűség, ha a populációkra úgy tekintünk, mint amelyek egyedekből állnak, amelyek születnek és meghalnak, amelyek populációinak tehát dinamikája

van, még hozzá exponenciális dinamikája, amelyet egy regulációs mechanizmus szabályoz nulla hosszú távú növekedésre. JNP azonban nem az efféle „bottom up” gondolkozásmódban hitt. Úgy gondolta, szigorúan el kell választani a leírási szinteket, a leírás diszciplínáit.

Alaptörekvése volt, hogy kialakítsa a szünbiológia nyelvét olyanra, hogy abban bármi pontosan megfogalmazható legyen. Aztán majd meglátjuk, mit mond a tapasztalás arról, mit is kell megfogalmaznunk. Még az is lehet, hogy majd a Gause elv érvényét kell kijelentenuk ezen a nyelven. De semmi esetre sem konstruálhatjuk a nyelvet eleve olyanra, hogy az már szerkezetében prejudikáljon egy állítást. És a JNP-i [CH] bizony minden, csak nem a kompetitív kizárás prejudikálása. Éppen ellenkezőleg, a [CH] nála így szól: „Bárhol, bármikor bármilyen populáció a természetben bármilyen mennyiségben megtalálható”.

Ebből a helyzetből világosan következik, hogy JNP-nek a scenopoetikus és a bionomikus niche tengelyekkel ezen a fogalmi szinten nem volt mit kezdenie. Az egri disputa JNP-szövegében ezek elő sem kerülnek, megfelelően annak, hogy az 1957-es Hutchinson-cikk a hivatkozott kiindulópont. A fogalmakat természetesen ismerte. Én is tőle hallottam erről a dichotómiáról egy másik, Bugacra kihelyezett dispután, ahol Pali megoldatlan matematikai problémaként vezette elő a kétféle tengely viszonyát. Szerintem azonban a probléma ilyen értelemben nem létezik. Vagy elfogadom kiindulópontul, hogy a niche-tér a Gause-elv operacionalizálása, és akkor a dolog – a pontosság adott szintjén – minden további nélkül érthető, vagy nem fogadom el, és akkor minden további nélkül nyilvánvalóan értelmetlen.

Mivel a scenopoetikus és a bionomikus tengelyek megnevezés nem terjedt el széles körben, a dolgozatban a *habitat* és a *funkció* megjelölést használtam; az utóbbi általánosabb, mint a táplálékban való különbözőség. Korábban a Magyar Tudományban írt cikkemben – Miller (1967) „Pattern and process in competition” című cikke nyomán – a „laccím” és „foglalkozás” kifejezésekkel kísérleteztem, de nem volt vele sikerem a barátaim körében. A pontosság szempontjából hozzátenném, hogy a habitat és funkció elkülönítése léptékfüggő. Nézőpont kérdése, hogy mikrohabitatot (oecus-t) a „laccím” pontosításának tekintjük, vagy már az adott laccím alatt üzött „foglalkozás” részleges specifikálásának.

Sokan, sokféle hasonló szóhasználattal éltek, élnek az irodalomban. De JNP is, bírálóm is meglehetősen erős szavakkal szól a habitat/funkció, laccím/foglalkozás típusú terminológiákról annak említése nélkül, hogy ez a megkülönböztetés lényegileg hasonló Hutchinson dichotómiájához. JNP-nek is, bírálómnak is tökéletesen igaza van: ezek valóban „csontig hatoló ostobaság”-ok, ha a niche teret a millió térrel, a niche-t pedig az egy populáció ökostátuszával akarjuk azonosítani.

De legyen világos: az egyetlen populáció ökostátuszaként felfogott, tehát tisztán scenopoetikus niche-nek csak akkor van köze a kompetitív kizáráshoz, ha populációinkat mindössze egyetlen erőforrás limitálja. Vagyis ha funkcionális differenciálódásra nincs lehetőség, illetve az nem érdekel minket. Semmilyen jövőbeni matematikai fejlődés nem fog változtatni azon az egyszerű tényen, hogy a millió-tér egy adott pontjában, tehát azonos körülmények között, ugyanazzal a JNP-i értelemben vett niche-el megélhet több mint egy faj. Pali ezt az érvelést talán vitatná, és azt mondaná, hogy az ugyanazon a topográfiai helyen fellelhető populációk ökostátusza sem azonos, hisz más változókat választanak ki maguknak, mint „ténylegesen ható”-akat. De ha felsoroljuk mindazokat a változókat, amelyek legalább egy számunkra érdekes fajra hatnak, azaz a társulás ökostátuszát tekintjük, akkor ez az ellenérv elesik.

S noha e válaszban a kérdést Hutchinson és JNP felfogásának különbségére hegyeztem ki, azért ez a kétféle attitűd a niche-el kapcsolatban – amit bírálóm úgy fogalmaz, hogy vajon a fogalom auto- vagy szüncentrikus-e – végigkíséri a téma történetét. Mint írtam, már Hutchinson-nál sem teljesen konzisztens a dolog. Másrészt viszont minden olvasmányélményem és beszélgetésem azt támasztja alá, hogy „niche elmélet”-en *mindig, mindenki* a niche-átfedés és a kompetíció viszonyát, illetve kapcsolatát a koegzisztenciával érti (vö. Case, 2000). De akkor az ezen elmélet szempontjából vett niche-tér nem JNP millió-tere, hanem a scenopoetikus és bionomikus tengelyek Hutchinson-féle tere.

Mondom pontosabban. Kompetitív kizárás az azonos módon szabályozott, tehát azonos növekedési korlátba ütköző populációk között van. Ha a niche térre úgy akarunk gondolni, ahogy a „niche elmélet” gondol rá, vagyis mint arra a valamire, amit a fajoknak fel kell osztaniuk egymás között ahhoz, hogy köztük a verseny lecsökkenjen, és így együttélhessenek, akkor a niche tér nem lehet más, mint a növekedési korlátok – a dolgozat terminológiájával: a szabályozó tényezők, illetve változók – halmaza. Ennek a halmaznak természetesen nem kell egy folytonos sokaságot alkotnia. De alkothat is: a táplálékul szolgáló magok méretének folytonos eloszlása például megvalósítja ezt az esetet. Lényeges: a mag *mérete* a (bionomikus) niche változó, nem pedig a *mennyisége*. Az utóbbi maga a szabályozó változó, amiből ez esetben folytonos sok van, minden magmérethez egy. A különböző helyeken, különböző körülmények között fellelhető szabályozó tényezők mennyisége külön változóként jelenik meg a modellekben, tehát ezeket matematikailag különböző tényezőknek kell tekinteni. Gyakran, például egy hőmérsékleti gradiens esetén, a lehetséges körülmények egy folytonos skálájával állunk szemben. Ekkor ismét folytonosan sok szabályozó változónk lesz: minden egyes hőmérsékletértékhez egy – mondjuk – magkoncentráció. Ilyenkor a környezeti kondíció, például a hőmérséklet a (scenopoetikus) niche változó.

Van azonban egy csavar. Egyetlen táplálékforrás mennyisége nem niche változó. Ha több a táplálék, nagyobb populáció fog rajta megélni, és ennyi. De ha már két forrásunk van, akkor ezek inputjainak (supply rate) *aránya* már egy olyan környezeti változó, amelynek függvényében egész más fajok lehetnek jelen az adott helyen. A tápanyaginputok arányai tehát már szerepelhetnek scenopoetikus niche változóként.

Hogy ez akkor kezd egyre zavarosabbá válni? Valójában nagyon egyszerű marad az egész, az összes potenciális komplikációval együtt is, amelyből persze még sok van, ha mindig a kályhától indulunk. Melyek azok a változók, amelyek az növekedés-szabályozás visszacsatoló hurkában szerepelnek? Ezen változók *felsorolása* a niche tér, mert ezt a halmazt kell felosztani. Ha folytonos sok ilyen változónk van, akkor az őket *indexelő* mennyiség a niche-változó, amit egy „niche-tengely”-el lehet ábrázolni.

Ez a válasz „relatív hiány” kérdésére is: mi van akkor, ha készletből van elég, de a populáció tagjai nem férnek hozzá? Ebben az esetben az adott populációt a készlet *számára* hozzáférhető része regulálja. Könnyen előfordulhat, hogy két különböző populáció ugyanazt a tápanyagot fogyasztja ugyan, de annak két különböző rész-készletéhez fér hozzá – akkor ez két különböző szabályozó változó. A természetes szituációkat általában tekintve hasonló a helyzet. A probléma attól válik áttekinthetővé, ha mindig megnézzük, hogy mi a helyzetnek megfelelő dinamikus modell szerkezete.

A reguláló tényezők természetesen nem csak negatív, kompetitív hatásokat közvetíthetnek a populációk között. Egy préda szegény kénytelen pozitív hatással lenni ragadozójának populációjára, s egyre több szó esik az ökológiában a „facilitáció” jelentőségéről is. Ez a

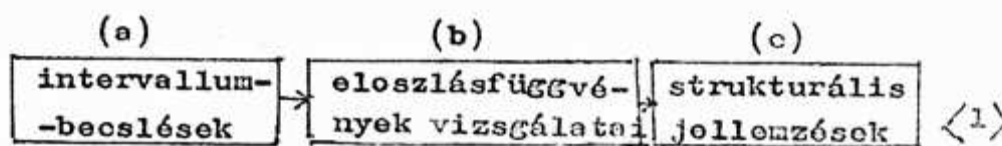
dolgozatban leírt alapelmélet szerkezetén mit sem változtat. Következményein annál inkább, s ez még feltárássra vár. Az alapkérdés, ami majd szisztematikus áttekintésre szorul, az az, hogy egy-egy új faj belépése tipikusan csökkenti-e az „üres” niche-ek számát, vagy éppen ellenkezőleg, újabbakat hoz létre. Ez utóbbi eset lehet a nagy diverzitású társulások titka.

Egy valamit azonban nagyon határozottan le kell szögezni a nem-kompetitív kölcsönhatásokkal kapcsolatban. Elegendően hasonló fajok között *biztosan* kompetitív a kölcsönhatás. Ellenkező esetben ugyanis a fajokon belül sem lenne kompetitív az egyedek viszonya, s a populáció növekedése nem lenne korlátozva. Határozott tévedés tehát az a gondolat, miszerint a nem-kompetitív kölcsönhatások jelentőségének felismerése gyengíti a kompetitív kizáráson alapuló ökológiai gondolkodás létjogosultságát.

Az azonos növekedési korlátba ütközés matematikailag azt jelenti, hogy a populációk  $C$  impakt és  $S$  szenzitivitás vektorai, amelyek a populációknak a szabályozó tényezőkre való hatását, illetve az azoktól való függését írják le, egyeznek meg. Még pontosabban, a kompetitív kizárás felléptéhez már az is elegendő, hogy a populációknak vagy a  $C$ , vagy pedig az  $S$  vektorai egy irányba esnek. A kompetitív kizárás fellépte pedig pontosabban azt jelenti, hogy ilyenkor a fajok együttéléséhez finomhangolás kell. Előnyök-hátrányok akár mesterséges adagolásával természetesen mindig egyensúlyban lehet tartani versengő populációkat. De a kompetitív kizárási szituációban a pontos kiegyensúlyozottságtól való bármilyen kis eltérés a rosszabbik faj kieséséhez fog vezetni.

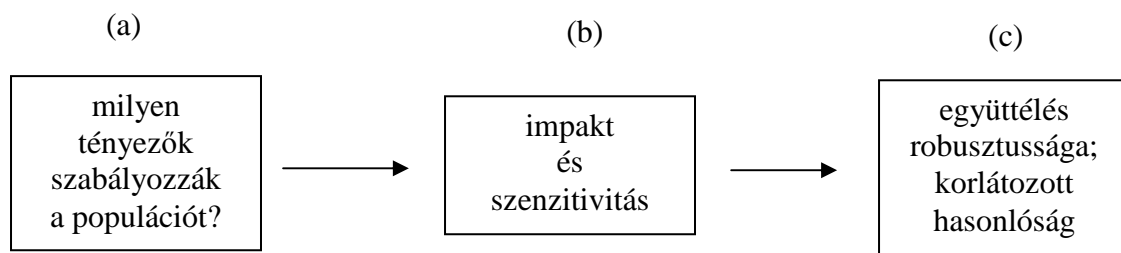
Természetesen, ha fajok *minden* ökológiai és demográfiai paraméterükben *pontosan* azonosak, akkor a finomhangolás máris megvalósult. Ez egy matematikai lehetőség fajok niche-szegregáció nélküli együttélésére. Bírálom is utal rá, máshol is olvastam, hogy vannak valós példák, amikor ez a lehetőség valósulhat meg. De amikor a két faj egyedei ránézésre megkülönböztethetők, és nem csak szexuális jelzéseik révén, akkor már nem hiszem el, hogy a testméretben, testalakban, stb. észrevehető valószínűleg jóval több, mint 1%-os különbség ellenére 1% alatt lenne a demográfiai paraméterek közti különbség. Ugyan mért lenne? De ha a demográfiai paraméterekben van 1% különbség, akkor majdnem biztos, hogy a növekedési rátákban is van, s a sikeresebb faj néhány száz generáció alatt kiszorítja a másikat. A „neutrális” együttélés lehetőségét tehát egymástól jól megkülönböztethető fajok esetében gyakorlatilag elképzelhetetlennek tartom.

Az egri dispután elhangzott JNP előadás egy központi eleme a következő „megismerési út”:



A klasszikus niche-elméletben az (a) stádium felel meg annak, amikor a faj niche-ét mint a niche-tér egy részalmazát adjuk meg, (b) annak, amikor azt pontosabban, a forrás-hasznosítási függvénynel/görbével jellemezzük, s (c) jelenti a strukturális következmények megértését.

Az általam prezentált elmélet is elmondható ezen séma szempontjából:



(a) annak megállapítása, hogy az összes elvileg lehetséges reguláló tényező közül a konkrét fajt melyik szabályozza, és melyik nem. A „forráshasznosítás” fogalma sajnos inoperatív. Helyette a (b) szinten minden egyes szabályozó tényezővel kapcsolatban meg kell vizsgálni, hogy az adott faj arra milyen hatást gyakorol, illetve attól milyen mértékben függ. Az összes szabályozó tényezőre vonatkoztatva ezek a mennyiségek alkotják a faj  $C$  impakt és  $S$  szenzitivitás-vektorát. A (c) szint a niche-szegregáció és az együttélés viszonyának, tehát a kompetitív kizárásnak és a korlátozott hasonlóságnak a dolgozatban prezentált elmélete.

A faj és szabályozó környezete közötti kétirányú kapcsolatot leíró  $C$  és  $S$  vektorok szerepe teljesen szimmetrikus, lényegében azonos állítások vonatkoznak rájuk. *Együtt* operativizálják az erőforráshasznosítás gondolatát. Az, hogy bírálom az impakt niche-t nem szereti, a Leibold-féle niche-konceptióval függ össze. Leiboldnak hatalmas érdeme, hogy a niche általános fogalmát visszahozta az ökológiai köztudatba és elkezdte összekötni a forráskompetíciót és a predációt mechanisztikus szinten leíró modellekkel. Impakt vektornak majdnem pontosan ugyan azt nevezi, mint én. Nála azonban a másik irányú kapcsolatot a „requirement niche” írja le, ami millió-tér-szerűen a táplálék*mennyiségek* tere. Ily módon Leibold a fent elemzett problémákat – szerintem illogikusan – összemossa a kölcsönhatás kétirányúságának kérdésével. És nála nincs niche-tér, amit fel kellene osztani a versenyzők között – a szemléletes kép tehát elvész.

Hutchinson (1978) egyébként nem tulajdonított a kompetitív kizárási elvnek olyan megkerülhetetlenséget, mint Hardin. Csak viszonyítási pontnak tekintette: „kivéve a kivételeket”. Külön is nagyon érdekelte, nem kellene-e a planktonok sokféleségét a Gause-elv környezeti fluktuációk okozta érvénytelenné válásával magyarázni. Chesson (1991) azonban nyomatékmal megismétli Hardin (1960) gondolatmenetét a kompetitív kizárás megkerülhetetlenségéről, de már arra koncentrálva, hogy ezen a tér-időbeli heterogenitás sem változtat. Ha a környezet térben és időben bonyolult és fluktuál, akkor mindezen bonyodalomokra való kiátlagolás után kapjuk egy élő változat szaporodási sikerét. És a sikeresebb győzni fog – ha csak nincs valami, ami miatt a két faj esetében másképp kell átlagolni. Vagyis ha elegendően különböznek. Ugyanő cikkek sorában dolgozta ki ezen átlagolások elméletét, s ezzel együtt a téridő-fluktuációk okozta együttélés egy tipológiáját.

Számtalan modell született a bonyolult világban való együttélés különféle módozatairól, Amarasekare (2003) tartalmaz egy friss összefoglalót. Igaz természetesen, hogy a téridő-heterogenitások léte lényegesen nagyobb fajdiverzitás fenntartását teszi lehetővé. De nem azért, mert a fluktuációk, a zavarás lecsökkenti-lelassítja a kompetíciót úgy általánosságban, különbözővé válás nélkül, hanem azért, mert a bonyolultabb környezetben több mód van az ökológiai különbözővé válásra – meghatározott csereviszonyok mentén. Lehet definíciós ügynek tekinteni, hogy milyen típusú elkülönüléseket nevezünk niche-szegregációnak. De itt

a biológiai világkép egy alapvető eleméről beszélünk: minden egyes fajnak fel kell mutatnia egy csak őrá jellemző alkalmazkodási módot (azaz egy külön növekedési korlátot, a reguláció egy csak rá jellemző módját) – vagy nem talál helyet magának. Az Amarasekare review már ezt a visszatért szemléletet tükrözi. S ennek megfelelően használja a niche szót teljes általánosságban, de a formális definiálás minden kísérlete nélkül.

Szilágyi András kollégámmal foglalkoztunk a térben heterogén környezetben zajló niche-szegregációval. Mint a dolgozatom 6. fejezete bemutatja, az adaptív speciáció mechanizmusát – a közvélekedéssel ellentétben – nincs ok a szimpatikus esetre korlátozni. A 6. fejezet adaptív dinamikai elemzése mögé tartozó niche-elmélet a dolgozatban még nem szerepel, ezt dolgozta ki András. Alapja a „struktúrált populációk” elmélete – amely tágabb módszertani szempontból is nagyon fontos. Arról szól, hogyan lehet egy populáció heterogenitását konzisztensen beleépíteni az elméletbe. Vagyis arról, hogy viszonyul az egyszerű elmélet a bonyolultabb valósághoz.

A fluktuáló környezet nehezebb ügy. Chesson (1994) két fluktuáció-indukálta együttélés-stabilizáló mechanizmust különböztetett meg. A „storage effect” lényegében a fluktuáció által lehetővé tett időbeli niche-szegregációt jelenti (v.ö. Christiansen & Fenchel, 1977, 69. oldal). A „storage” kifejezés arra utal, hogy időbeli niche-szegregáció esetén mindegyik populációnak túl kell élnie valahogyan a számára kedvezőtlen időszakot is. Például úgy, hogy vannak bűvőhelyek, amelyekben – ha kis létszámban is – de átvészelik a rossz időszakokat. A második mechanizmus, az „effect of relative non-linearity” a mi nyelvünkön azt jelenti, hogy a reguláló tényezők fluktuációját leíró paraméterek (mint a variancia) újabb reguláló változókként jelennek meg a nemlineáris átlagolás nemtrivialitása következtében (lásd. Levins, 1979 valamint Kisdi & Mészéna, 1993 modelljeit).

Elméletünk a következőképpen terjeszthető ki általánosan a tér-időben stacionáriusan fluktuáló környezet esetére. Kiindulásul tekintsük a reguláló változók minden egyes tér-idő-pontban felvett értékét *külön* reguláló változónak. Ezek után nézzük meg, hogy a változók e kollekciónak melyek azok a kombinációk, amelyekhez a populációk valóban különböző módon viszonyulnak. Bizonyos esetekben ezek a kombinációk a változók tér-időbeli átlaga, varianciája, stb. lesznek – ez a relatív nemlinearitási effektus. Egy periódikus környezetben viszont az egy cikluson belüli időpontok a lényegesen különbözőek, míg a különböző periódusok egymásnak megfelelő időpontjai ekvivalensek. Ilyenkor a periódusnak megfelelő *ciklikus* időváltozó mentén lehet szegregálódni, a ciklus különböző pontjaihoz tartozó reguláló változók a lényegesen különbözőek. Ez lesz a „storage effect”.

S ezen a ponton válaszolhatok a Palitól oly régen hallott kérdésére: lehet-e az idő niche-tengely? A probléma természetesen az, hogy miután egy fajnak hosszú ideig kell fennmaradnia, nem lehet, hogy időben lokalizált legyen. A *ciklikus* idő felosztása a válasz.

De van egy már elkészült konkrét elemzés, amit bemutathatok. Kalle Parvinen-nel megvizsgáltuk a fluktuáló zavarás által kompetíció-kolonizáció csereviszony révén fenntartott együttélés egy a korábbiaknál realiztikusabb modelljét. A jelenséget „patch occupancy” modellekkel szokás leírni. Azaz, feltételezik, hogy egy foltban egyszerre csak egy faj lehet jelen, de azt egy másik felülkolonizálhatja. Ilyenkor a papír nagyon türelmes: bármit beleírhatunk a felülkolonizációt illetően, s az jön ki, hogy akár hány faj együttélhet ilyen módon. Mi azonban felírtuk a realiztikusabb modellt, amely ténylegesen végigköveti a szukcesszió dinamikáját a foltban, miközben nem téveszti szem elől a metapopulációs szintet sem. (Ebben is a struktúrált populációk elmélete volt segítségünkre – a metapopulációs

változatban.) Ekkor már világosan látszik a niche-szegregációs struktúra. A folt kora az a niche-tengely, amelyet az egymást váltó fajoknak fel kell osztaniuk egymás között – és a korlátozott hasonlóság miatt nem fog néhánynál több faj ily módon együttélni.

Noha ez a modell pontosan azt a biológiai szituációt írja le, amely a fluktuáló zavarás által fenntartott diverzitás alapesetének szokás tekinteni, végtelen sok folt esetében matematikailag nem különbözik egy determinisztikus modelltől. Egyszerre demonstrálja a fluktuáció diverzitás-fenntartó szerepét is, és azt is, hogy principális különbség az egyensúlyi és a stacioner módon fluktuáló környezet ökológiája között azért nincsen.

A populációk és reguláló tényezők közötti kétirányú kapcsolat terepen való kimérhetőségét Goldberg (1990) elemzi. Nem hívja ugyan niche-nek a dolgot, de ez mindegy. A dolog jelentőségére való tekintettel érdemes lenne minél több ilyen vizsgálatot végezni. Ezek azonban – munkaigényességük folytán – csak esettanulmányok lehetnek. A legtöbb ökoszisztéma esetében nyilván meg fogunk elégedni az (a) szintű leírással, vagyis annak kvalitatív kiderítésével, hogy melyik fajt milyen növekedési korlátba ütközik. Ha tehát azt kérdezi bírálóm, mit kell vizsgálni a terepen a dolgozatban leírtak szempontjából, akkor igen egyszerű a válasz. Folyamatosan fel kell tenni magunknak a Darwintól származó kérdést: miért nincs jelen az adott fajnak még több egyede? Természetesen mindig meg kell találni azt a tér-idő léptéket, amelyen ez a kérdés az adott faj szempontjából értelmesen vizsgálható. Ha felmerül egy válasz-lehetőség, akkor annak kell utánamenni, a terepen is, modellezéssel is.

Wilson (1980) és Łomnicki (1988) elméleteit eddig nem ismertem. Belenézve a könyvekbe világos, hogy mindketten, különböző aspektusból bár, a populációk struktúráltságának következményeivel foglalkoztak. Munkáik tehát a struktúrált populációk elmélete segítségével lennének beintegrálhatóak az ökológia egészének elméletébe – ez a feladat azonban elvégzésre vár. Tudomásom szerint e két könyvet nem ismerik, nem hivatkozzák azok, akik a struktúrált populációk elméletével foglalkoznak. Bírálóm sugalmazásával ellentétben az ügyben semmilyen érdemem nincsen.

Bírálóm amúgy is kifogásolja, hogy a dolgozat első részében „olykor nem világos, hogy saját egyetértő véleményét is interpretálja-e vagy csak a megjelölt forrásmunkákra hivatkozik”. A probléma lényege az, hogy sokszor magam sem tudom pontosan eldönteni, hogy mi tekinthető az ökológiában elfogadott, lefektetett tudásnak. A dolgozat második és harmadik része tartalmazza azokat a matematikai eredményeket, amelyeket téziseimben is összefoglaltam. E két részben gondosan ügyeltem arra, hogy megmondjam minden gondolatról és eredményről, ha nem tőlem származik. Az első rész az összképről akart szólni, amiért az egésznek értelme van. Természetesen nem képzelem, hogy ennek jelentős részét magam találtam ki. Azt talán remélhetem, hogy képleteimmel magam is hozzájárultam az összkép stabilitásához – de nem kifogásolhatom, ha valaki úgy érzi, eddig is így gondolta.

Botta-Dukát Zoltánnak köszönöm, hogy az egi disputa JNP anyagát számomra előkerítette.

#### *Hivatkozott irodalom*

- Amarasekare, P. (2003) Competitive coexistence in spatially structured environments: a synthesis. *Ecology Letters*, 6: 1109-1122
- Case, T. J. (2000) *An Illustrated Guide to Theoretical Ecology*. Oxford University Press, Oxford
- Chesson, P. (1991) A need for niches? *Trends in Ecology and Evolution*, 6: 26-28

- Chesson, P. (1994) Multispecies competition in variable environment. *Theoretical Population Biology*, 45: 227-276
- Christiansen, F. B. & Fenchel, T. M. (1977) *Theories of populations in biological communities*. Springer-Verlag, Berlin
- Goldberg, D. E. (1990) Components of resource competition in plant communities. In: J. B. Grace & D. Tilman: *Perspectives on plant competition*. Academic Press.
- Hardin, G. (1960) Competitive Exclusion. *Science*, 131: 1292-1297
- Hutchinson, G. E. (1957) Concluding remarks. *Cold Springs Harbor Symposium. Quant. Biol.* 22: 415-427.
- Hutchinson, G. E. (1978) *An introduction to population ecology*. Yale University Press.
- Juhász-Nagy P. (1986) Egy operatív ökológia hiánya, szükséglete és feladatai. Akadémiai Kiadó, Budapest
- Juhász-Nagy P. (1987) Kitekintő észrevételek. (A mai niche-kutatáson innen és túl.) In: *A niche problémaköre. Biológus disputa előadásai*.
- Kisdi É. & Meszéna G. (1993) Density Dependent Life History Evolution in Fluctuating Environment. In: *Adaptation in Stochastic Environments, Lecture Notes in Biomathematics*, Springer-Verlag, 98: 26-62.
- Levins, R. (1979) Coexistence in a variable environment. *American Naturalist*, 114: 765-783.
- Łomnicki, A. (1988) *Population ecology of individuals*. Princeton University Press, Princeton.
- MacArthur, R. H. & Levins, R. (1967) The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *American Naturalist*, 101: 377-385
- Miller, R. S. (1967) Pattern and Process in Competition. *Advanced Ecological Research*, 4: 1-74
- Wilson, D. S. (1980) *The natural selection of population and communities*. The Benjamin/Cummings Publishing Company Inc., Menlo Park, CA

Budapest, 2007. május 8.

Meszéna Géza



## Válasz Padisák Juditnak

Bírálom dicsérő szavait is, kritikáját is köszönöm. A bírálat függelékében felsorolt hibákat, a mások által felfedezettel egyetemben, a dolgozatban kijavítottam, a honlapomon már a javított verzió szerepel.

A számozott kérdésekre a sorszámmra való hivatkozással válaszolok.

### 1) A *fitness fogalma*.

A dolgozat terminológiai problémái, amelyeket készséggel elismerek, slendriánságom mellett abból is adódnak, hogy nem volt kedvem folyamatosan természetellenesen komplikált megfogalmazásokkal kerülgetni azt a tényt, hogy a dolgozat témaválasztása több biológiai diszciplínát metsz át, eltérő terminológiákkal, beszédmódokkal és pontossági igényekkel. Arra azért igyekeztem vigyázni, van ahol sikertelenül, hogy fontos kérdésekben ez ne okozzon félreértést.

A terminológiai alapkérdés: ki az alany? Szigorúan véve, a második rész matematikai elméletei *replikátorok* versengéséről, evolúciójáról és együttélésükről szólnak. Az ökológiai tárgyalásban ezen tipikusan egy genetikailag homogénnek elképzelt – valószínűleg szexuálisan szaporodó, de ez az adott kontextusban nem lényeges – faj egyedeit értjük. Az utolsó fejezetben viszont önreplikáló makromolekulákról esik szó, amelyekre azért természetesen pontosan érvényes a 4. fejezet ökológiai elmélete. Így ha a terminológiai pontossághoz akartam volna mindenek felett ragaszkodni, akkor az egyedül elegendően általános replikátor szót kellett volna használnom úgy az ökológiai, mint a prebiológiai fejezetekben.

Az adaptív dinamikai részek a legproblémásabbak, hiszen itt az elképzelt alkalmazás a speciáció elmélete, amikor is a populáció szexuális jellegének alapvető fontossága van – viszont egy ilyen populáció egyede – szigorúan véve – nem replikátor. Ez az adaptív dinamikai típusú modellezés sajátossága, amely először aszexuális modellen vizsgál meg olyan jelenségeket is, amelyekben azután nagyon is lényegesek lesznek a genetikai vonatkozások is. A dolgozat természetesen tárgyalja az ebből eredő tényleges problémákat és súlyos vitákat – de nem akartam a terminológiai következményeket a dolgozaton végighurcolni.

Amit sajnálok: az alany szabadon hagyása következtében magyarázat nélkül inkonzisztensé vált az, ahogy a dolgozat a populáció szót használja. Biztosan nem mendeli populációra, ivarosán szaporodó élőlények szaporodási közösségére gondoltam – hisz szigorúan véve replikátorokról van szó. Ezt nem tehettem azért sem, hisz a dolgozat háttérében az adaptív speciáció gondolata áll – amikor is fokozatosan válik szét egy mendeli populáció kettővé, fokozatosan szűnik meg köztük a szaporodási közösség, lásd a dolgozat 3.2. ábráját. Az átmenet lassúsága, amelynek során hosszú ideig eldönthetetlen, hogy egy vagy két mendeli populációról beszélhetünk, egy fontos publikálás alatt lévő eredményünk. De már a replikátorok szintjén megfogalmazott adaptív dinamikában is folyamatos nyűg, hogy egy populációnak csak az ugyanazon stratégiát követő egyedek összességét hívjuk-e, vagy az összes egyedét, amely a tárgyalásban szerepel. Folytonos stratégiaváltozó esetén se így, se úgy nem igazán jó. Nem alakult ki egységes szóhasználat.

A legáltalánosabb populáció-fogalmat talán Juhász-Nagy Pál fogalmazta meg: „adott élőlényféleség adott tér-idő-intervallumban” (Juhász-Nagy, 1986, 27. o. (c) pont). Magyarán: a specifikus elemzés érdeklődése kapcsán dől el, hogy az egyedek milyen széles osztályát soroljuk egy populációba; általános szabály nem alkotható (lásd JNP-nél ugyanott, (d) pont).

A fitnessz 25 oldalon közölt definíciójával is az a baj, hogy nem mondtam meg, mit jelent benne a populáció szó. Pótolom. Itt az azonos genetikai állományú replikátorok összességét jelenti. A Bírálóm által említett inkonzisztencia viszont nem áll fent. Ha a fitnessznek ezen definíciója egy populációra vonatkozik, akkor természetesen a fitnessz-különbségek populációk közötti különbségek, tehát populációk *közötti* szelekcióról beszélünk.

A fajon belüli és a fajok közötti versengés lényegi azonossága alapmotívuma a dolgozatban kifejtetteknek. Ez a lényegi azonosság teszi lehetővé, hogy folytonos adaptív út vezessen egy új faj kialakulásához. Ezzel a háttérrel semmi akadályát nem látom annak, hogy a fajok közötti kompetitív kizárást is fitnessz-különbség okozta szelekciós folyamatnak tekintsünk/nevezzük.

Az irodalomban fellelhető számos fitnessz definíció egymással nem jól összevethető, hisz egyrészt nagyon különböző érvényességi körre, másrészt nagyon különböző pontossági igényre fogalmazták meg őket. A legközismertebb fitnessz-fogalom talán a bevezető populációgenetika könyvek túlélési szelekciós modelljében szereplő. Ilyenkor a *genotípus túlélése* a genotípus fitnessze – és élünk azzal az elég abszurd feltevessel, hogy a szaporodási paraméterekben nincs különbség. Erre a feltevésre pedig azért van szükség, mert különben nem az egyedhez, hanem a párhoz lehetne általánosan fitnessz értéket rendelni, és minden nagyon elkomplikálna. Elég sajnálatos, hogy egy ennyire specifikus, a biológiai realitástól ennyire elrugaszkodott és általánosíthatatlan fogalomalkotás vált a szakma számára meghatározó élménnyé. Ami után minden további konkrét probléma a fitnessz fogalmának újabb és újabb bonyodalmát is jelenti.

Olyan fitnessz-fogalmat amelynek az általánosságai szintje megegyezik a természetes szelekció gondolatáéval, akkor lehet alkotni, ha nem a genotípushoz, hanem a replikátorhoz – tehát a génhez, és nem a genotípushoz – akarunk fitnessz-értéket rendelni. Ebben a kontextusban egyértelmű, hogy a replikátor-populáció exponenciális növekedési rátáját kell fitnessznek tekinteni (Metz és mtsi., 1992). Ilyenkor lesz ugyanis érvényes az az állítás, amely a fitnessz-fogalom létjogosultságát adja: a nagyobb fitnesszű replikátor kiszorítja a kisebb fitnesszűt. Ez az az elegendően robusztus fitnessz-koncepció, amely nem fog minden egyes komplikációtól kérdésessé válni.

## 2) A kompetitív kizárás fogalma.

Két összefüggő, de azért különböző állítást szokás kompetitív kizárási elvnek nevezni:

(a) A teljesen általános állítás úgy szól, hogy a fajok együttélésének szükséges feltétele az ökológiai differenciálódás, azaz „complete competitors cannot coexist.” A gondolat eredeti szerzője fellehetetlen, fokozatosan keletkezett a 19-20. század során (Hutchinson, 1975, 1978). Ez az állítás köthető Gause (1934) és Hardin (1960) nevéhez is. Bár Gause-t nem olvastam, kettejük állítása közötti érdemi különbségről nem tudok. A niche eredeti fogalma is ezen tételhez köthető: az együttéléshez szükséges differenciálódást hívjuk niche differenciálódásnak (itt újra Hutchinson, 1975, 1978 a definitív hivatkozás). Chesson (1991) szögezte le nyomatékkal, hogy – a Hutchinson (1961) által felvetett gondolattal ellentétben –

az elv általános és megkerülhetetlen érvénye alól a környezet heterogén és fluktuáló mivolta sem ad felmentést.

**(b)** A szűkebb értelmű állítás szokásos megfogalmazása szól úgy, hogy nem élhet több faj együtt, mint a rendelkezésre álló (táplálék)források száma. Ez az állítás természetesen csak az egyensúlyi forráskompetíció esetére érvényes. Egyetlen erőforrásra nézvést (hogy tii. azon csak egy faj élhet meg) az állítás Volterra-tól származik. Több forrás esetére vonatkozó állítás tudomásom szerint MacArthur és Levins (1964) írták le először; Hardin (1960)-ban nem szerepel. Az állítást Levin (1970) terjesztette ki az forrás-kompetíciónál általánosabb körülményekre azzal, hogy a források helyett mindazokat a tényezőket számolni kell, amelyek benne vannak a populációszabályozás visszacsatoló hurkában. Ezt a kiterjesztett állítás már általánosan érvényes (legalább is az egyensúlyi esetben) – de természetesen azon az áron, hogy a „szabályozó tényező” fogalma kevésbé konkrét, mint a táplálékforrása.

Ráadásul, a táplálékforrások, illetve a szabályozó tényezők száma nem feltétlenül véges: a magméret kontínuum a szokásos példa folytonosan sok különböző forrásra. A biológia szóhasználat sokszor nevez ugyan egy ilyen kontínuumot egyféle forrásnak, de ez a szóhasználat nem konzisztens azzal, ahogy a leszámolásra szükség lenne a (b) elv szempontjából.

Alapvető, és sokszor idézett eredmény, hogy a nemegyensúlyi dinamika több faj együttélését teszi lehetővé, mint ahány forrás van. Lásd Levins (1979), Kisdi & Meszéna (1993) és a dolgozatot arról, hogyan vehető ez a helyzet figyelembe a szabályozó tényezők megfelelő értelmezésével – de ez a matematikai lehetőség még nem bizonyította létjogosultságát. (Én hiszek benne.) De függetlenül attól, hogy a (b) típusú kompetitív kizárási elv kiterjeszhető-e értelmesen fluktuáló környezetre, az (a) típusúnak érvényesnek kell lennie. Ellenkező esetben a természetes szelekció sem működne fluktuáló környezetben.

A kettőt megkülönböztetendő, a dolgozatban (a)-t *kompetitív kizárási elv*-nek, míg (b)-t *diszkrét kompetitív kizárási elv*-nek neveztem. Az elsőnek van világméretű jelentősége a biológia egésze számára: minden egyes faj egy külön, csak rá jellemző ökológiai lehetőséget ragad meg magának, amihez alkalmazkodik, amelyen belül ő a legjobb. A dolgozatban egyebek közt arra törekedtem, hogy a kétféle elvet a korlátozott hasonlóság kapcsolódó elvével együtt egységes matematikai keretben fogalmazzam meg pontosan.

### 3) *Fitoplankton-kemosztát.*

A pontosítást köszönöm.

### 4) *A populáció fogalma.*

Az 1) pontban erről általánosságban már szóltam. Konkrétan a 14. oldalon a populáció szó – a nélkül, hogy ezt megmondtam volna – nem az egyes fajok hanem az egész társulás populációját jelöli. Ha JNP-t jól értem, ő beszélhetett volna fitoplankton-populációról. De ha ebben tévednék, akkor is, a dolgozat egészét illetően nem lehet a populáció fogalmát egy faj populációjára szűkíteni. A terminológia elvi szabadon hagyása viszont megkövetelte volna, hogy a konkrét szituációkban világosabban fogalmazzak – elnézést.

## 5) A niche-tér fogalma.

A dolgozatban kifejtett koncepció szerint a reguláló tényezők *halmaza* tekintendő niche-térnek. Ez a logikus választás, ha ragaszkodunk ahhoz, hogy niche tér az, amiben való elkülönülés szükséges a kompetitív kizárás elkerüléséhez. Ez utóbbi a niche eredeti fogalma, nem a „hipertér”. Hutchinson (1978) számára is, erről hosszan írtam Gallé Lászlónak írott válaszómban.

Hutchinson a niche-tengelyek bevezetését így indokolja (Hutchinson, 1978, 158. o.): „It is assumed that at least ideally all the variables that affect a particular species are capable of being ordered linearly.” *Ordered*. Ez *nem* jelenti azt feltétlenül, hogy ezen változók folytonosak tartoznak lenni. Ha nem áll rendelkezésre a táplálékméret egy folytonos skálája, mert csak háromféle: kicsi közepes és nagyméretű táplálék létezik, akkor Hutchinson ezt a három méretet rendezte volna el lineárisan. Ha történetesen az összes „tengely” néhány ilyen diszkrét pontból áll, akkor természetesen Hutchinson niche „tere” véges sok pontból áll. Ha én jól értem, a szerző ezt a kérdést egyszerűen túl banálisnak érezte ahhoz, hogy az idézett megfogalmazásba rejtett általánosításra további mondatokat pazaroljon. Folytonos tengelyeket rajzolt, mert ezt érezte általánosabbnak, de soha semmi olyat nem mondott, ami ezt a folytonosságot érdemben kihasználja.

A véges sok pontból álló niche-tér tehát egy teljesen természetes biológiai helyzet. Az első általam ismert leírása annak, hogy véges sok különböző táplálékforrás véges sok niche-nek felel meg Rescigno & Richardson (1965)-ben található. A szövegből úgy néz ki, hogy ez akkor egy magától értetődő szóhasználat volt. Nem kellett még olyan komplikáltan mondani, hogy a „niche tér véges sok pontból áll”, mert még nem volt a hipertér a referenciapont. Ugyanez habitatbeli elkülönülés esetében Levene (1953) híres cikkére megy vissza: minden egyes habitat egy külön niche.

A véges sok pontból álló niche-tér és a véges sok szabályozó tényező tehát pontosan ugyanaz. Ilyen esetekben a fent említett diszkrét kompetitív kizárási elv miatt az együttélő fajok számát a niche-tér pontjainak száma, azaz a szabályozó tényezők száma limitálja.

Sajnos már Hutchinson-nál elkezdődik az a képzavar, amely a táplálék *menyiségét* tekinti niche-változónak. Ily módon egy folytonos teret tekintünk akkor is, ha csak véges sok szabályozó tényezőnk van. De ez a tér nem az a tér. Természetesen, a táplálékmenyiség is egy változó, mégpedig ez már tényleg folytonos is, csak hogy ennek a változónak a terét *nem* osztják fel a fajok egymás között, az ilyen változók terének nincs köze ahhoz, amit niche-elméletnek szoktak nevezni. S itt utalok újra Gallé Lászlónak írott válaszómba.

## 6) Demográfiai paraméterek: egyed-, vagy a populáció- jellemzők?

A demográfiai paraméterek az egyedekre vonatkozó statisztikai jellemzők: valószínűségek és várható értékek. Ezek, mint minden statisztikai jellemző, elvileg úgy definiálhatóak, mint egy képzeletbeli, végtelenhez tartó elemszámú mintán megfigyelt relatív gyakoriság, illetve átlag. Gyakorlatilag, a statisztikai paramétereket közelítően határozzuk meg egy praktikus elérhető véges elemszámú mintán.

A demográfiai paraméterek esetében természetesen a populáció a legnagyobb praktikus rendelkezésre álló minta. Azzal azonban, hogy a demográfiai paramétereket definíciószerűen is a populációs gyakoriságokkal/átlagokkal azonosítsuk, két elvi probléma van:

- Mivel a populáció véges, a rá vonatkozó átlagok még maguk is valószínűségi változók.
- Elvileg sem beszélhetnénk arról, hogy a populáció esetleg heterogén a demográfiai paraméterek vonatkozásában.

Képzeljük el, hogy tudjuk, hogyan függ az egyed mortalitása testsúlyától, genetikai összetételétől, dohányzási szokásaitól, stb. Ekkor a populáció minden egyes egyedéhez *külön-külön* rendelhetünk egy mortalitási értéket. Ez természetesen valami olyasmi lesz, mint amikor azt mondjuk: az eső valószínűsége a holnapi napon 20%.

Nem lesz végtelenhez tartó számú példányunk a holnapi naphól, de még elegendően sok sem (sajnos). Hogyan falszifikálható akkor egy ilyen állítás? Vonjuk össze mindazon napokat, amelyekre a meteorológus 20%-os esővalószínűséget jóslt! Ezek meteorológiai helyzete teljesen eltérő lehet – csak az a közös bennük, hogy az összes tényező figyelembe vétele után a 20%-os adat kalkulálódott.

#### *Hivatkozott irodalom*

- Chesson, P. (1991) A need for niches? *Trends in Ecology and Evolution*, 6: 26-28
- Gause, G. F. (1934) *The struggle for existence*. Williams and Wilkins, Baltimore
- Hardin, G. (1960) Competitive Exclusion. *Science*, 131: 1292-1297
- Hutchinson, G. Evelyn (1961) The paradox of the plankton. *American Naturalist*, 95: 137-145
- Hutchinson, G. Evelyn (1975) Variations on a theme by Robert MacArthur. In: *Ecology and Evolution of Communities*, M. L. Cody and J. M. Diamond (eds.), Harvard Univ Press, Cambridge MA
- Hutchinson, G. Evelyn (1978) *An introduction to population ecology*. Yale University Press.
- Juhász-Nagy P. (1986) *Egy operatív ökológia hiánya, szükséglete és feladatai*. Akadémiai Kiadó, Budapest
- Kisdi É. & Meszéna G. (1993) Density Dependent Life History Evolution in Fluctuating Environment. In: *Adaptation in Stochastic Environments, Lecture Notes in Biomathematics*, Springer-Verlag, 98: 26-62.
- Levene, H. (1953) Genetic equilibrium when more than one ecological niche is available. *American Naturalist*, 87: 331-333.
- Levin, S. (1970) Community equilibria and stability, and an extension of the competitive exclusion principle. *American Naturalist*, 104: 413-423
- Levins, R. (1979) Coexistence in a variable environment. *American Naturalist*, 114: 765-783.
- MacArthur, R. H. & Levins, R. (1967) The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *American Naturalist*, 101: 377-385
- Metz, J. A. J., R. M. Nisbet & S. A. H. Geritz, Stefan (1992) How should we define "fitness" for general ecological scenarios? *TREE*, 7: 198-202
- Rescigno, A. & Richardson, I. W. (1965) On the competitive exclusion principle. *Bulletin of Mathematical Biophysics*, 27: 85-89.

Budapest, 2007. május 8.

Meszéna Géza