

Kozár Ferenc, Samu Ferenc és Jermy Tibor

AZ ÁLLATOK POPULÁCIÓ- DINAMIKÁJA



AKADÉMIAI KIADÓ * BUDAPEST

**AZ ÁLLATOK
POPULÁCIÓDINAMIKÁJA**

3889

KOZÁR FERENC, SAMU FERENC
ÉS JERMY TIBOR

AZ ÁLLATOK POPULÁCIÓDINAMIKÁJA

10142/92

MTAK



AKADÉMIAI KIADÓ • BUDAPEST 1992

508503

MAGYAR
TUDOMÁNYOS AKADÉMIA
KÖNYVTÁRA

ISBN 963 05 6363 0

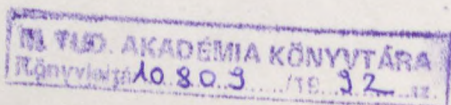
Kiadja az Akadémiai Kiadó, Budapest

Első kiadás: 1992

© Kozár Ferenc, Samu Ferenc, Jermy Tibor, 1992

Minden jog fenntartva, beleértve a sokszorosítást, a nyilvános előadás, a rádió-
és televízióadás, valamint a fordítás jogát is.

Printed in Hungary



TARTALOMJEGYZÉK

Előszó (<i>Kozár Ferenc</i>).....	7
Bevezetés (<i>Kozár Ferenc</i>).....	9
A populációdinamika általános kérdései	11
A populációdinamika helye az ökológiában (<i>Kozár Ferenc</i>)	11
A populációdinamika fogalma (<i>Kozár Ferenc</i>).....	12
A populációdinamika kialakulása (<i>Kozár Ferenc</i>)	12
Populációdinamikai alapfogalmak (<i>Jermy Tibor</i>)	17
A populációdinamikával foglalkozó fontosabb elméletek (<i>Kozár Ferenc és Jermy Tibor</i>)	26
A populációdinamikai szemléletmód változása Magyarországon (<i>Kozár Ferenc</i>).....	45
Populációdinamikai módszerek és modellek (<i>Samu Ferenc</i>)	55
Populációk egyedszámváltozásának leírása	56
Populációdinamikai modellek	67
Populációk egyedszámának szabályozása	110
Összefoglalás (<i>Kozár Ferenc</i>)	134
Irodalomjegyzék.....	137
Tárgymutató	157

ELŐSZÓ

Az elmúlt évtized során a szakmai körök és a társadalom érdeklődése is megnőtt az ökológiai kérdések iránt. Ezt a nagyfokú érdeklődést több fontos problémacsoport fellépése is erősítette. Az egyik és talán a legfontosabb a környezetünk fokozatos elszennyeződése és az ebből eredő ökológiai katasztrófa veszélye. Az ökológia iránti érdeklődés felkeltéséhez jelentős mértékben hozzájárult az a törekvés, hogy elhárítsuk azokat a veszélyeket, amelyek a társadalom fejlődéséből, az ipari termelésből, a mezőgazdaság és az állattenyésztés fokozódó intenzitásából származnak. Felmerülhet továbbá annak a lehetősége, hogy ha az ökológiai ismereteket tudatosan használjuk fel, akkor kevesebb energiával is előállítható ugyanaz a mennyiségű és minőségű termék, energia, stb.

Az ökológia iránti fokozott érdeklődés abból is látható, hogy az országos kutatási programok között helyet és pénzügyi támogatást kapott az ökológia is. Továbbá az 1988-as év nagyon jelentős mérföldkő a hazai ökológia történetében, amikor megrendezésre került az első hazai kongresszus is.

A fokozódó érdeklődés kielégítésére, a kutatásokat végzők munkájának támogatására az elmúlt évtizedben sorra jelentek meg, részben külföldi szerzők magyarra fordított, részben hazai szerzők ökológiai tárgyú művei. Ezek között vannak elméleti jellegűek, módszertaniak, általános érvényűek, vagy egy szűkebb területre (pl. vizek) korlátozódóak. Az egyes ökológiai részdiszciplínákat alaposabban tárgyaló tanulmányok sora azonban hiányzik.

Jelen munkánkkal egy ilyen adósságot kívánunk törleszteni, amikor röviden összefoglaljuk a leíró (verbális) és a formális (matematikai) megközelítéseket összekapcsolva, a populációdinamika történetét, főbb elméleteit és fontosabb módszereit. Ez azért is fontos, mert a populációdinamika, a populációk egyedszámának oknyomozó vizsgálata már századunk

kezdeté óta az ökológia központi problémája. Ennek hazánkban is nagy hagyománya van, de nem ökológiának nevezték és nem ökológusok művelték. A mai hazai ökológiai irodalom ezekről nem, vagy alig vett tudomást és helyette értelmezési problémákkal foglalkozik jelenleg is. A magyarul megjelent kézikönyvekben a populációdinamikának sem szentelnek a fontosságának megfelelő figyelmet és nem sorolták be az ökológia tárgyai körébe. Jelen munkánk ebben az irányban kíván egy kezdeti próbálkozás lenni, amelyben főként állattani példákon mutatjuk be azt, hogy a populációdinamika hogyan fejlődött ki, hogyan változott a szemléletmódja és egyes módszereit ismertetjük, amelyek megfelelő módosításokkal az élővilág bármely csoportjára alkalmazhatók.

KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS

A szerzők hálás köszönettel tartoznak Dr. Juhász-Nagy Pál akadémikusnak a kézirat első változatához fűzött kritikai észrevételeiért és segítő tanácsaiért, Dr. Sáringer Gyula akadémikusnak a kézirat lektorálásáért, dr. Czárán Tamásnak néhány általa készített ábra közlésének átengedéséért, valamint egy sor külföldi kiadónak az ábráik utánközléséhez adott engedélyért. A szerzők köszönettel tartoznak Sárospataki Miklósnak a kézirat nyomdakész változatának számítógépes befejezéséért. A címlapon szereplő színes fotó Nagy Z. László műve, amely egy ragadozó és áldozata halálos kimenetelű küzdelmét mutatja, ehhez csatlakozik Kosztarab és Kozár (1983) ábrája egy pajzstetűfaj és ragadozójának mennyiségi változásairól az évek folyamán.

BEVEZETÉS

Az élőlények egyedszám-ingadozásaira, vagyis a populációdinamikára már évezredekkel korábban felhívta az emberek figyelmét az, hogy egyes élőlények tömegesen elszaporodtak, mint például a sáskajárások idején a sáskák, vagy háborúkat, járványokat követően magának az embernek a lélekszám-változásai. A jelenség, empirikus vizsgálatát követően, céltudatos oknyomozó elemzése egyes demográfusoknál már korábban (Malthus, 1798), de szélesebb körben csak századunk elején kezdődött. Howard és Fiske (1911) munkája tekinthető mérföldkőnek, amely megeremtette a biotikus iskola alapjait is. Ezután sorban jelentek meg a különböző iskolák, amelyek a kérdést más-más oldalról közelítették meg. Ez a terület önálló ökológiai részdiszciplínává csak az 1950-es évek táján vált. Ezt követően már önálló monográfiák megjelenése is jelzi, hogy milyen összetett ez a kérdés (Dajoz, 1974; Anderson és mti., 1979, stb). Az ismereteket azonban jórészt az átfogó és nagyon különböző szempontok szerint megírt ökológiai kézikönyvekből kell összeszedni. A speciális populációdinamikai kézikönyvek nagy része szimpóziumkötet, cikkgyűjtemény vagy olyan mű, ami a téma egy-egy területét tárgyalja részletesebben. Legteljesebbnek Solomon (1969) vagy Dajoz (1974) könyvét tekinthetjük, amelyek azonban már nem a legfrissebbek.

Hazánkban e kérdéskör önálló vizsgálata a növényvédelmi rovartanban kapott legtöbb figyelmet (Jermy, 1967; Kozár és Jermy, 1988). Újabban már a botanikusok (Fekete, 1985) és az ornitológusok (Sasvári, 1986; Sasvári és mti., 1987) is jelentősebb érdeklődést mutatnak e téma iránt. Mindezek ellenére az MTA Ökológiai Bizottságának fontosabb ökológiai fogalmai között (Anonym, 1987) még továbbra sem szerepel önálló címszóként a populációdinamika. Nem térnek ki rá még Juhász-Nagy és Vida (1978), valamint Jakucs és munkatársai (1984) sem. Annak ellenére sem, hogy a hazai meghatározások szerint is az ökológia fő

feladata az élővilág tömegviszonyain alapuló tér-idő-mintázatok magyarázata (Juhász-Nagy, 1986). A már említett Bizottság által kiadott meghatározás (rövidítve) szerint az ökológia feladata azoknak a jelenségeknek a vizsgálata, amelyek a populációk és közösségeik térbeli, időbeli mennyiségi eloszlását ténylegesen meghatározzák. Az ökológia mindkét definíciójában tehát a populáció egyedszám-ingadozása és az ingadozás okainak tanulmányozása (vagyis a populációdinamika tárgya) központi helyet kap.

Tanulmányunk terjedelméhez képest nagyszámú irodalmat sorakoztatunk fel azért, hogy a hazai érdeklődő széleskörben tájékozódni tudjon a terület gazdag irodalmában. A hivatkozott irodalom többsége könyvtárunkban rendelkezésre áll.

A populációdinamika modern fogalom és eszköztára, már a fejlődés sajátosságai miatt is, jelentős mértékben állattani területről ered. Ezek nagy része bizonyára jól hasznosítható botanikai és humán területen is, amely területek azonban sajátosságaik miatt más megközelítést is igényelnek, de erre itt nem tudunk kitérni.

Jelen műben a hazai ökológiai munkáktól eltérően leírjuk e tudományterület hazai történeti előzményeit is, és bemutatjuk azt, hogy mai ismereteink milyen szorosan épülnek a korábbi eredményekre. Úgy gondoljuk, hogy ez a komplex történeti szemléletmód, biztosabb alapot nyújt a populációdinamika gyorsabb és eredményesebb fejlődéséhez.

A POPULÁCIÓDINAMIKA ÁLTALÁNOS KÉRDÉSEI

A POPULÁCIÓDINAMIKA HELYE AZ ÖKOLÓGIÁBAN

Az általunk tárgyalt populációdinamika tartalmazza a szünfenobiológiai, leíró populációdinamikát (Juhász-Nagy, 1986), amely a természetben lezajló jelenséget veszi szemügyre, továbbá az ökológia oknyomozó populációdinamikai ágát, amely a jelenségek magyarázatát keresi. Tehát egy szünbiológiai (szünfenobiológiai és ökológiai) és szündinamikai tudományágat vizsgálunk. A leíró és oknyomozó kutatási ágak összehasonlítását szeretnénk elkerülni, mert ezek célja és módszerei is jelentősen eltérnek, de az aktív kutatómunkában a kettő alig választható el egymástól. A leíró munka célja az is, hogy a későbbi oknyomozó munkához adatokat szolgáltatson, nem pedig egyszerű, steril leltározás, de az oknyomozás sem képzelhető el a jelenség leírása, számbavétele nélkül. A leíró munkához viszont ismerni kell az adatok hátterét, fel kell állítani a munkahipotéziseket, amelyeket kipróbálva megváltozhatnak az adatgyűjtés módszerei is. Így az ok-okozati kapcsolatok feltárása a leíró és oknyomozó munka közelítésével sikerülhet.

Az általunk tárgyalt populációdinamika csak a kiszemelt faj(ok) populációinak egyedszám-ingadozásait vizsgálja, így a szündinamikának csak egy igen kis szeletét érinti. Nem is akar mást, mert más a célja, és nem is tud mást, mert módszerei miatt sem képes szorosan kapcsolódni a biocönológia vagy a szukcesszió sokkal komplexebb kérdésköréhez. Talán, ha a cönózisokat alkotó egyes fajok populációdinamikájáról már sokkal többet tudunk, akkor járulhat hozzá a populációdinamika is bizonyos fokig a közösségek működésének megértéséhez. Kezdeti lépések történtek is ez irányban a táplálékláncolatok feltárása területén például (Cohen, 1978; Pimm 1982; Pimm és Lawton, 1980; Southwood és Comins, 1976 stb).

A POPULÁCIÓDINAMIKA FOGALMA

Jelen munkánkban populáción, összhangban az MTA Ökológiai Bizottságával, az élővilág egyed feletti szerveződésének szerkezeti és működési alapegységét értjük, amely egy bizonyos szünbiológiai vizsgálati szempont szerint azonosnak tekinthető életközösség (például a szaporodás-közösség) (Anonym, 1987).

A populációdinamika egy a természetben lejátszódó jelenség: „Egyed-sűrűség-változás, népeségingadozás: a populációt alkotó egyedek számának alakulása az idő függvényében” (lásd Biológiai Lexikon, 1977). Másrészt a populációdinamika tudományág, amely a szünbiológiához (szünfenobiológia és ökológia) és a szündinamikához tartozik Juhász-Nagy (1985, 1986) terminológiáját követve. A populációdinamika feladata a népeségmozgalom törvényszerűségeinek feltárása (Jermy, 1982). Ez bővebben így is megfogalmazható: a populációdinamika az ökológiának a populációk tér- és időbeli egyedszámváltozásaival és a változásokat befolyásoló tényezőkkel foglalkozó oknyomozó ága. Tárnya a populáció egyedszámváltozása és az azt befolyásoló tényezők. Értelmezésünkben a hangsúly az egyedszámváltozásoknak az időbeni dinamikáján van. Az egyedszámváltozások térbeli mutatói közül ide soroljuk még a populációk elterjedési területükön belül mutatott mintázatait, az egyedszám egyenletességét vagy foltosságát, ezeknek változásait, továbbá az egyedszám-ingadozásokkal kapcsolatos populációs területnövekedést vagy -csökkenést. Az elterjedéssel kapcsolatos további térbeli kérdések ugyanis már átvezetnek a biocönológia vagy a biogeográfia területére.

A POPULÁCIÓDINAMIKA KIALAKULÁSA

A populációdinamikai jelenségek kutatásának, Cole (1957) kitűnő történeti áttekintése szerint, több mint háromezer éves múltja van és már a babiloni, egyiptomi, görög, római és más kultúrákban is foglalkoztak ezeknek a kérdéseknek főként a humán (demográfiai) vonatkozásaival. Ennek ellenére, a múlt század természettudósai és századunk első felének ökológiával már foglalkozó kutatói még saját tudományterületük keretében foglalkoztak az élőlények egyedszám-ingadozásaival. A populációdina-

mikát nem tekintették önálló tudományágnak. Ez a szemléletmód sok szerzőnél napjainkig megmaradt. Köztük számos híres ökológiai kézikönyv szerzője is található (Chapman, 1931; Volterra, 1926; Simpson, Roe és Levontin, 1960; Elton, 1963; DeBach, 1964; Andrewartha és Birch, 1954; Ordish, 1967; Muirhead és Thompson, 1968; Lack, 1970; Krebs, 1972; MacArthur, 1972; Cohen, 1978; Cox és Atkins, 1979; Vandermeer, 1981; Denno és Dingle, 1981; Townsend és Calow, 1981; Gauch, 1984; stb.). Mások, az 1960-as évektől kezdődően a populációökológia keretében foglalkoztak ezekkel a kérdésekkel (Macfadyen, 1963; Smith, 1966; Clark és mti., 1967; Andrewartha, 1970; Dempster, 1975; Kormondy, 1976; Pianka, 1978; Hutchinson, 1978; stb.). Néhány szerző az utóbbi évtizedekben a demográfia, epidemiológia, a populációsabályozás vagy az ökológiai stabilitás keretében tárgyalták e kérdéseket (Van der Planck, 1963; Keyfitz és Flieger, 1968; Van Dyne, 1969; Harper és White, 1974; Christiansen és Fenchel, 1977; Tamarin, 1978; Solbrig és Solbrig, 1979; Solbrig, 1980; Wilson és Bossert, 1981; stb.). Milne (1957) természetes korlátozásról ír (natural control). Nicholson 1933-ban még a populációk egyensúlyáról ír, majd 1954-ben már a populációk dinamikájáról. Az 1950-es években Szevercov (1951), Morris (1957), Solomon (1957), Nicholson (1958) és mások nyomán polgárjogot nyert és populációdinamika néven kezdett terjedni, mint önálló ökológiai tudományág. Az 1960-as években már széles körben használták e szót cikkekben és monográfiákban egyaránt (Kozsancsikov, 1961; Hanson, 1962; Macfadyen, 1963; Kühnelt, 1965; Tischler, 1965; Southwood, 1968; Schwerdtfeger, 1968; Jahontov, 1969; Wattson, 1970; DenBoer és Gradwell, 1971; Duffey és Watt, 1971; Ellenberg, 1971; Huffaker, 1971; Odum, 1971; Dajoz, 1972; Williamson, 1972; Bartlett és Hiorns, 1973; Geier és mti., 1973; Ricklefs, 1973; Sioli, 1973; Timofeev-Reszovszkij és mti., 1973; Varley és mti., 1973; Stugren, 1974; Levin, 1975; Price, 1975; May, 1975; Whittaker, 1975; Coppel és Mertins, 1977; DenBoer, 1977; Jeffers, 1978; Patil és Rosenzweig, 1979; Slobodkin, 1980; Hiorns és Cooke, 1981; Hoppensteadt, 1982; Moss és mti., 1982; Seber, 1982; Van den Bosch és mti., 1982; Voroncov, 1982; Young, 1982; Crawley, 1983; Strong és mti., 1984; stb.). Egy sor önálló monográfia is megjelent ilyen címmel, közülük néhány fontosabb: Viktorov (1967), Solomon (1969), Dajoz (1974), Konikov (1978), Tamarin (1978), Anderson és mti., 1979, Murray (1979), Fedorov és

Gilmanov (1980), Iszaev és munkatársai (1984), stb. A nagyszámu ilyen címmel megjelent tanulmány eredményezte azt, hogy 1968-ban először és azóta folyamatosan a populációdinamika mint önálló címszó megjelenik a Review of Applied Entomology tárgymutatójában is. Tehát az 1960-as évekre tehető a populációdinamikának mint önálló ökológiai tudományágak a kialakulása.

Magyarországon a fejlődés hasonló ütemben zajlott. A szerzők nagy része már 1957-től a populációdinamikát vagy annak magyar változatait (népességmozgalom, népességdinamika) használja (Győrfi, 1957; Berczik, 1966; Jermy, 1967; Ubrizsy, 1968; Gallé, 1973; Kozár, 1974, 1978, 1988, Biológiai Lexikon, 1977; Szentkirályi, 1977; Széky, 1979; Felföldi, 1981; Hortobágyi és Simon, 1981; Izsák és mti., 1981; Udvardy, 1983; Balás és Sáringer, 1984; Juhász-Nagy, 1984; Southwood, 1984; Juhász-Nagy, 1985, 1986, stb). Elenyésző számban előfordult még a régebben gyakran használt gradológia (Fábián, 1965; Török, 1985) vagy az inkább humán területen használatos demográfia szó is (Wilson és Bossert, 1981; Juhász-Nagy, 1986), vagy az egészségügyben (humán, állat és növény) az epidemiológia, illetve járványtan (Ubrizsy, 1968). A Természettudományi Lexikon (1976) még gradológiát és demográfiát említ, viszont a Biológiai Lexikon (1977) már populációdinamikát. Széky (1983) kislexikonában populációdinamika címszó alatt keverednek viszont a közsösségszerkezeti és -populációdinamikai kérdések, míg tárgyunk a gradológia és részben az abundanciadinamikaként szerepel. Juhász-Nagy (1986, 30. oldal) a populációdinamikát mint szűnfenobiológiai diszciplínát említi, de részletesen tárgyalja az ökológia keretei között is a 190–202. oldalakon, ami hasonlóan szerepel egy korábbi dolgozatában is (Juhász-Nagy, 1985). Szembetűnő, hogy Juhász-Nagy és Vida (1978), Jakucs és munkatársai (1984), valamint Précsényi (1984), amikor részletesen írnak populációdinamikai kérdésekről, még nem nevezik meg a tudományágot. A fentiek alapján a tudományág megnevezése:

magyarul – populációdinamika (népességmozgalom, népességdinamika, gradológia vagy tömegszaporodástan, demográfia, epidemiológia vagy járványtan);

angolul – population dynamics;

franciául – dynamique des populations;

németül – Populationsdynamik;
oroszul – dinamika csiszlennoszt.

Természetesen, mint már korábban is utaltunk rá, minden nyelvben egy sor további kifejezést is használtak és használnak napjainkban is.

A magyar nyelvben szereplő gradológia – tömegszaporodás(tan) fogalomkör használata javasolható a jövőben is, de nem mint a populációdinamika társneve, hanem szűkebb értelemben a gradációk (tömegszaporodások) speciális kérdéseinek vizsgálatakor. A demográfia elsősorban a humánbiológiában nyert polgárjogot, de másutt is használható a populációdinamikán belül a különböző fejlődési alakok és korcsoportok létszámváltozásainak leírására. A mikroszervezetek esetében (emberi, állati és növényi betegségek okozói stb.) az epidemiológia használatos. A magyar tudományos nyelvben, a világnyelveken használatos fogalmakhoz való kapcsolódás miatt, a populációdinamika kifejezés ajánlható, míg az ismeretterjesztő művek és alapfokú tankönyvek számára a magyar társnév, a népességmozgalom a célszerűbb kifejezés.

A populációdinamika kialakulásában eléggé élesen elkülönülnek az empirikus és verbális elméletek (leíró), valamint a formális (matematikai) megközelítések. Az utóbbiak fejlődési trendjét és korszakolását Juhász-Nagy (1989) készítette el. Bár minden ilyen besorolás bizonyos fokig önkényes, ennek tudatában megkíséreltünk egy a fejlődést többé-kevésbé hűen tükröző, általánosabb áttekintést adni:

A populációdinamika kialakulásának korszakai

Empirikus és verbális
megközelítések

Matematikai megközelítések
Juhász-Nagy (1989) után
módosítva

I. korszak

Misztikus szemlélet
(teleológiai szakasz,
Southwood, 1968 és Gallé,
1973 szerint)

II. korszak

Naturalista szemlélet (1756–1911)	demográfiai szemlélet (1798–1920)
Buffon (1756)	Malthus (1798)
Darwin (1859)	Verhulst (1838)
Herman O. (1876b)	Guilliard (1885)

III. korszak

biotikus iskola (1911–1958)	A modellezés hőskora (1920–1940)
Howard és Fiske (1911)	Lotka (1925)
Nicholson (1933, 1958)	Volterra (1926)
	Gause (1934)

IV. korszak

Abiotikus iskola (1928–1954)	A realizációs általánosítások első szakasza (1940–1965)
Bodenheimer (1928)	Leslie (1945)
Uvarov (1931)	Lack (1954)
Andrewartha és Birch (1954)	

V. korszak

Komplex iskola (1941–1984)	A mai realizációs periódus (1965-től napjainkig)
Thompson (1956)	May (1975, 1976)
Milne (1957, 1984)	Hassell (1978)
Jermy (1967)	

VI. korszak

Szintetikus iskola (1967-től napjainkig)
Viktorov (1967)
Price (1984)
Kozár (1978b)

Látható, hogy a különböző iskolák kifejlődése legtöbbször több évtizedig eltart, így ezek huzamosabb ideig egymás mellett fejlődnek, és csak egy hosszabb adatgyűjtési periódus után nyílik lehetőség egy újabb, magasabb szintű általánosításra. A matematikai megközelítések mindig bizonyos késéssel követik a verbális elméleteket. Ma még a komplex, illetve a szintetikus elméletekben feldolgozott sok tényező egyidejű kutatása és elemzése igen nagy technikai és elméleti nehézséget okoz. A verbális és formális megközelítések közötti szorosabb együttműködés és kapcsolat jelentősen meggyorsíthatja a terület további fejlődését.

POPULÁCIÓDINAMIKAI ALAPFOGALMAK

Az állatok fejlődését, élettartamát, szaporodóképességét befolyásoló környezeti tényezők hatása végső soron a fajok területegységre vagy téregységre vonatkoztatott egyedszámának, vagyis egyedsűrűségének alakulásában jut kifejezésre. Általános az a tapasztalat, hogy az állatfajok egyedsűrűsége mind a természetes, mind a mesterséges (kultúr) biotópokban állandóan változik. Ezeket a változásokat a fajok népeségmozgalmának (populációdinamika) nevezzük. A növényvédelmi állattannak azt a részét, amely a kártevők populációdinamikáján belül a tömeges elszaporodások törvényszerűségeivel foglalkozik, gradológiának hívjuk.

Az egyedsűrűség két ellentétes folyamat eredőjeként alakul ki: egyrészt a faj szaporodóképessége, a kedvezőtlen környezeti viszonyokkal szembeni tűrőképessége – amit együttesen biotikus potenciálnak is nevezünk – az egyedsűrűség növekedésének irányába hat; másrészt a környezet egésze korlátokat szab az egyedsűrűség növekedésének, ezt a környezet ellenállásának is tekinthetjük.

A népeségmozgalom számszerű kifejezéséhez mindenképp a következő három összetevőt kell tekintetbe vennünk.

1. A peteszám (elevenszülő vagy álelevenszülő fajok esetén a fiatal utódok száma), vagyis az egy nőstény által produkált utódok száma.
2. A nemek aránya. Nyilvánvaló, hogy a biotikus potenciál függ a nőstények viszonylagos számától; minél több a nőstény annál nagyobb.

(Ez természetesen csak addig érvényes, amíg valamennyi nőstény megtermékenyítése biztosítva van).

3. Az egyedfejlődés folyamán mutatkozó életképesség. Számszerűen az egy nőstény utódai közül kifejlődő ivarérett egyedek százalékos aránya fejezi ki. Ennek az ellenkező előjelű megfelelője, vagyis a pusztulási százalék a környezet ellenállását fejezi ki. A peteszámából és a nemek arányából a következőképpen számolhatjuk ki valamely faj egy adott időszak alatt lehetséges egyedszám-növekedését:

$$F = (i \cdot e)c,$$

ahol F az egyedszám növekedése, i a szexuálindex, melyet úgy kapunk, hogy a nőstények számát (f) elosztjuk a hímek (m) és a nőstények számának összegével, tehát $i = f/m+f$; e a peteszám, c a nemzedékek száma a kérdéses időszakban. Az i képletet behelyettesítve:

$$F = (f/m+f \cdot e)c.$$

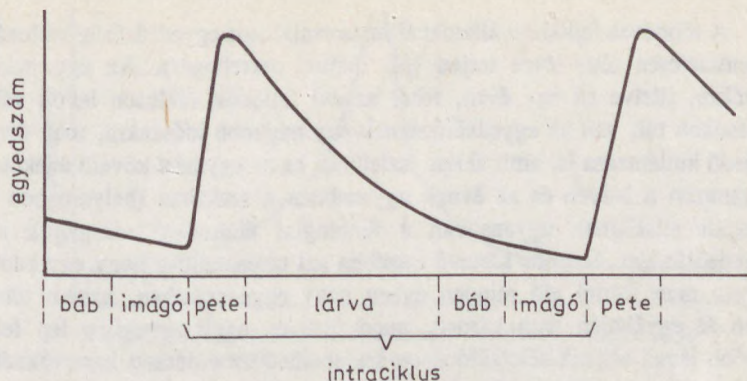
Példa. A közönséges vetési bagolylepke petéinek száma átlagosan 2000-nek vehető, a nemek aránya 1 : 1, és évenként két nemzedék fejlődik. Ennek megfelelően egy év alatt egy nősténytől elméletileg a következő számú ivarérett egyed származhat:

$$F = (1/1+1 \cdot 2000)2 = (0,5 \cdot 2000)2 = 1\,000\,000,$$

vagyis egy év alatt a vetési bagolylepke egyedszáma elméletileg a milliószorosára is emelkedhet.

Ilyen szaporodási arányok a természetben nem, vagy ritkán valósulnak meg, mert az utódok mortalitása többnyire olyan nagy, hogy a nemzedék végén gyakran a kiindulással azonos, vagy ahhoz közel álló egyedsűrűséggel találkozunk. Vagyis a nemzedéken belüli vagy intraciklusos egyedsűrűség-változás többnyire az 1. ábrán látható görbével jellemezhető.

Ha egy nemzedék fejlődésének végén az imágók egyedsűrűsége megegyezik az előző nemzedék imágóiéval, akkor az egyedfejlődés során elpusztult egyedek számarányát — tehát a teljes nemzedékre eső mortalitást —, ami a környezet ellenállását (W) adja meg, a Zwölfer-féle egyenlet (Zwölfer, 1930) alapján számíthatjuk ki:



1. ábra. Az intraciklusos egyedszámváltozás menete

$$W = 100\{(e-m+f)/(e \cdot f)\},$$

ahol e a peteszám, m a hímek, f a nőstények száma.

Példa. A lucernabogár nősténye átlagosan 1500 petét rak, a hím–nőstényarány 1 : 1, tehát $W = 100[(1500-1+1)/1]/1500 = 149 \cdot 800/1500 = 99,87\%$; vagyis, ha a lerakott petéknek mindössze a $100-99,87 = 0,13\%$ -ából fejlődnek ki ivarérett imágók, akkor az egyedsűrűség már változatlan marad!

Az előbbi számításokkal kapcsolatban meg kell jegyezni, hogy a peteszám egy-egy fajra nézve semmi esetre sem tekinthető állandónak, mert az adott imágónépesség élettani állapotától és az aktuális ökológiai viszonyoktól függően igen jelentős eltérések mutatkoznak. Ilyen irányú vizsgálatokhoz a peteszámot a természetes viszonyokat a lehető legnagyobb mértékben megközelítő körülmények között végzett kísérletekkel kell megállapítani.

Az évente több nemzedékben fejlődő fajok esetében, tehát amikor egy tenyészidőre több intraciklus esik, gyakran előfordul, hogy az egyedsűrűség a tenyészidő folyamán emelkedő tendenciát mutat, de a következő év tavaszára ismét az előző évit megközelítő vagy azzal azonos szintre süllyed.

A többéves fejlődésű állatoknál az intraciklusos egyedsűrűség-változás természetesen több évre terjed (pl. májusi cserebogár). Az egy nemzedéken, illetve az egy éven, tehát az évi fejlődési cikluson belüli változásokon túl, van az egyedsűrűségnek egy nagyobb időszakra, több évre terjedő hullámozása is, amit akkor észlelünk, ha az egymást követő években ugyanazon a helyen és az évek ugyanabban a szakában (helyesebben a vizsgált állatfajnak ugyanabban a fenológiai fázisában) vizsgáljuk az egyedsűrűséget. Számos kártevő esetében azt tapasztaljuk, hogy egy adott helyen nem fordul elő minden évben nagy egyedszámban, hanem több éven át egyáltalán nem károsít, majd hirtelen nagy tömegben lép fel, később ismét eltűnik. Ez különösen szembetűnő az erdészeti kártevőknél. Ezeket a nemzedékeken, illetve évi fejlődési ciklusokon felüli mennyiségi változásokat hiperciklusos egyedsűrűség-változásoknak nevezzük.

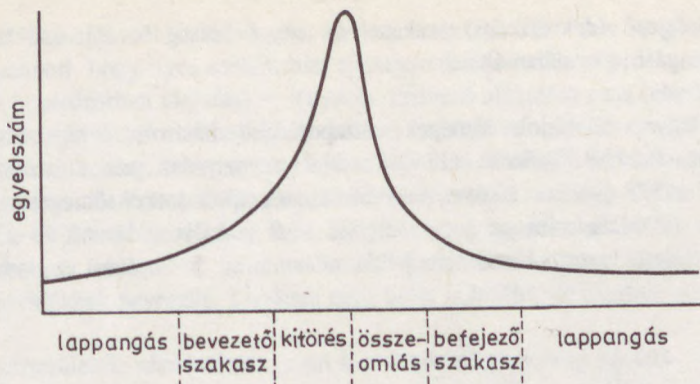
A hiperciklusos egyedsűrűség-változások irányát a nemzedékenkénti reprodukzív ráta (a növényvédelmi irodalomban szaporodási hányadosnak vagy reprodukciós koeficiensnek nevezik) adja meg, amelyet a következő képlettel számítunk ki:

$$R_0 = P_2/P_1,$$

ahol: P_2 az egyik esztendő meghatározott időszakában (fenológiai szakában) megállapított egyedsűrűség; P_1 az előző esztendő azonos szakában (fenológiai szakaszában) megállapított egyedsűrűség. Ezt az évente egy nemzedékben fejlődő (univoltin) fajok esetében az évek összehasonlítására használják. Lényegében ezt a módszert alkalmazza a hazai növényvédelmi gyakorlat is az évente több nemzedékben fejlődő fajokra, amikor az egyes nemzedékek egyedszámát hasonlítják össze és ezt generációs koeficiensnek nevezték (Mészáros, 1964). A viszonylagos egyensúlyi állapotban a koeficiens értéke 1 körül mozog, míg 3 fölött egyes lepkefajok esetében már gradáció kitörése várható.

A többéves fejlődésű fajoknál a nemzedékenkénti reprodukzív ráta (szaporodási hányados) az egymást követő nemzedékek azonos ontogenetikai szakaszaiból határozandó meg.

Ha $R_0 = 1$, akkor az egyedsűrűség nem változik; ha $R_0 > 1$, akkor az egyedsűrűség nő, $R_0 < 1$, akkor az egyedsűrűség csökken. Ha R_0 több egymást követő esztendőn keresztül nagyobb 1-nél, akkor túlnépesedés (gradáció) következik be. A gradáció általában az egyedsűrűség gyors,



2. ábra. A tömegszaporodás lefolyása

igen nagymérvű növekedése, amit egy csúcserték elérése után hirtelen csökkenés jellemez (lásd a 2. ábrát).

A gradáció előtti és utáni időszakban a kérdéses fajnak gyakran csak egészen jelentéktelen a népessége, ez az ún. törzsállomány. Azt az időszakot, amikor csak a törzsállomány fordul elő egy adott területen a gradológiában a lappangás (latencia) szakaszának nevezzük, amelyet növényvédelmi szempontból a kár hiánya jellemez. Maga a gradáció 3 szakaszra bontható:

1. Bevezető (akkreszcens) szakasz: a kártevő egyedsűrűségének növekedése többnyire szigetszerűen, góccokban indul meg. Jellemző a nagy peteszám és az egyedek kedvező egészségi állapota.

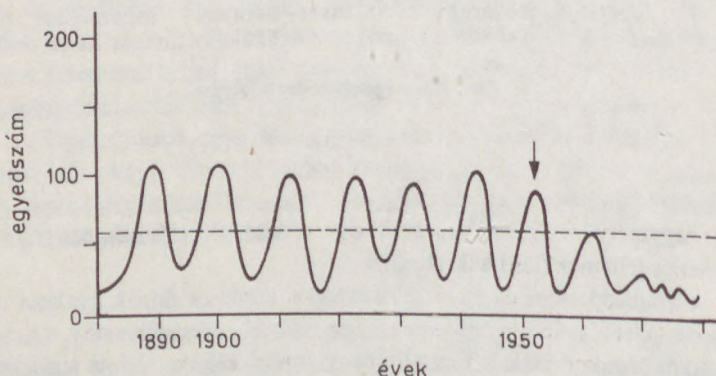
2. Tetőzés (kulmináció) szakasza: a kártevő többnyire nagy területen, nagy egyedsűrűségben lép fel, nagy károkat okoz (erdőkben tarrágás). E szakasz két részből áll, ezek a következők:

a) kitörés (erupció): a gradáció hirtelen, teljes kibontakozása;

b) összeomlás (krízis): a peteszám erősen csökken, az utódok életképessége gyenge, járványos betegségek lépnek fel, paraziták és ragadozók nagy számban jelennek meg; mindezek következtében az egyedszám hirtelen csökken.

3. Befejező (dekreszcens) szakasz: az egyedsűrűség tovább csökken a lappangási időszakban általában észlelt szintre.

Egyes állatfajok tömeges elszaporodása határozott ciklusosságot mutat. Például Kadocsa (1950) szerint a marokkói sáska hazánkban 1062–1879 években 10 éves periódusokban szaporodott el tömegesen, bár Nagy (1964) szerint ez a periodicitás nem szabályos, hanem 8–13 év között ingadozott. Közismert példa a lemming 3–4 éves szaporodási



3. ábra. Az akác-pajzstetű gradációinak alakulása (Blahutiak, 1988 alapján)

ciklusa (Kalela, 1949) Skandináviában. A 3. ábra az akác-pajzstetű gradációinak vázlatát mutatja Blahutiak (1988) alapján, e fajról már Szaakjan-Baranova és mti. (1971) is közöltek hasonló adatsort.

A gradációra hajlamos fajok túlnyomó többségében nem észlelhető azonban határozott és hosszú időszakra (legalább 100 év) kiterjedő ciklusosság. Sőt számos példa van arra is, hogy az egyik helyen ciklusosan túlszaporodó faj elterjedési területének más részeiben aciklusosan szaporodik. Pl. a mezei pocok gradációi Észak-Németországban ciklusosak, Dél-Németországban aciklusosak (Klemm, 1964).

A túlszaporodási jelenségek egyik fontos és, az okok felderítése szempontjából (lásd alább), különösen figyelemre méltó jellemzője, hogy

gyakran nagy földrajzi régióra terjedhetnek ki. Ez arra enged következtetni, hogy ilyen esetekben a tömeges elszaporodást nagyobb régióra ható – elsősorban időjárási – tényezők kedvező alakulása teszi lehetővé.

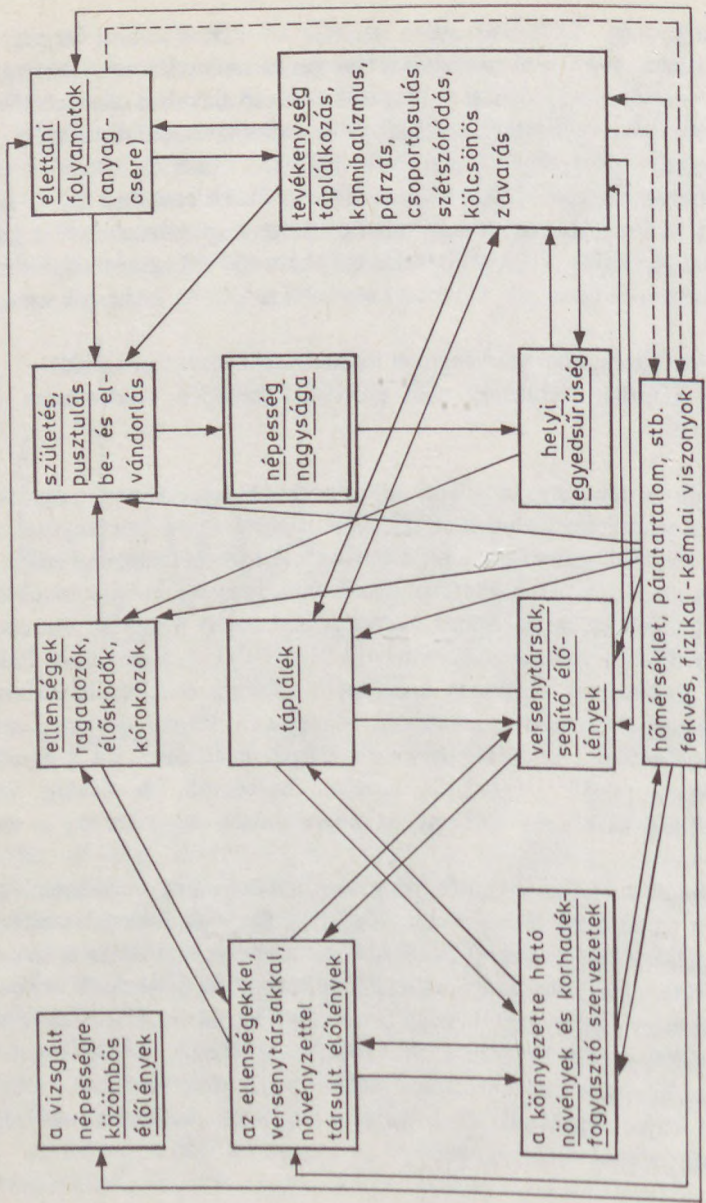
A gradációk térbeli kialakulását vizsgálva mindenekelőtt azt állapíthatjuk meg, hogy a gradációra hajlamos állatfajok időszakos vagy rendszeres túlszaporodására elterjedési területüknek csak egy részén kerül sor, a terület többi részén a faj mindig alacsony egyedszámban van jelen. Azokat a területeket, ahol valamely kártevő tömegesen léphet fel, dűlászvidéknek nevezzük. Gyakran ezen belül is további fokozatok vannak:

1. kárterületek, ahol szórványosan fordulnak elő gazdasági károk,
2. fő károsítási területek, ahol gazdasági károkkal rendszeresen kell számolni.

Például: a répalégy az atlanti klímájú északnyugat-németországi területeken rendszeresen, innen délkelet felé haladva egyre szórványosabban, míg hazánkban már sohasem okoz észrevehető kárt (Manninger, 1960).

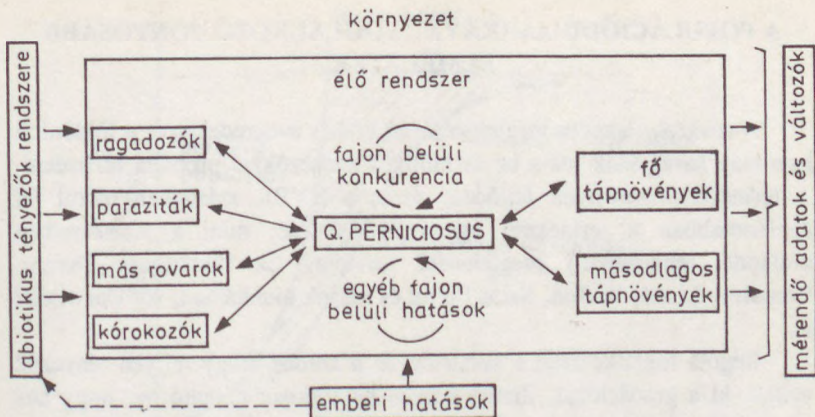
A gradációk másik földrajzi vonatkozása, hogy egyes fajok esetében a térbeli terjeszkedése fokozatos, illetve áthelyeződést mutatnak. Az elsőre kitűnő példa a muszkamoly, amelyről régóta ismert (Scsegolev, 1951), hogy gradációinak központja a dél-orosz síkságra esik, és itt időnként tömegesen elszaporodva gradációja az egymást követő években egyre nagyobb területre terjed ki. Ilyenkor a Kárpát-medencébe, sőt Ausztriába is behatol, majd a gradáció hirtelen összeomlik, és évekig vagy évtizedekig csak igen alacsony az egyedsűrűség ugyanezen a területen.

A túlszaporodás térbeli és időbeli kialakulásának egy másik esete az, amikor „gradációs hullám” vonul végig egy nagyobb földrajzi területen. Erre példa a *Choristoneura fumiferana* tömeges elszaporodása a kanadai Quebec tartományban, ahol a kártevő gradációs gócai 1941 és 1956 között a tartomány legnyugatibb széléről fokozatosan a legkeletebbi végére helyeződtek át (Pilon és Blair, 1961). Hazánkban Szontagh (1977) mutatta ki az erdei gyapjaslepke gradációs hullámainak vonulását. Jonaitis (1988) szerint egyes lepkefajok és paraziták gradációs hullámának terjedési sebessége mintegy 160 km évente.



ÉLETTLEN KÖRNYEZET

4. ábra. A populációdinamikát befolyásoló tényezők kapcsolata (Solomon, 1955 és Jermy, 1967 után)



5. ábra. A kaliforniai pajzstetű populációdinamikáját meghatározó tényezők rendszere (Kozár, 1978a után)

A gradáció okai. A tömeges elszaporodás okainak tisztázása a növényvédelem szempontjából igen nagy jelentőségű, amellyel évtizedek óta sokan foglalkoznak.

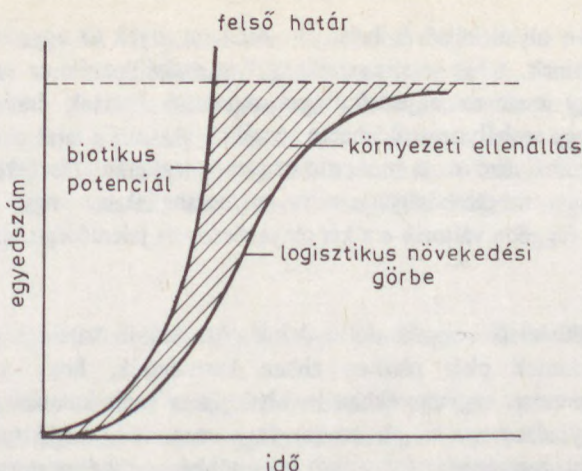
A legfontosabb annak megállapítása, hogy mely tényezők befolyásolják az állatok népszámozgalmait. A 4. ábrán láthatók azok a legfontosabb összefüggések, amelyek az állatok népszámozgalmaival kapcsolatban kimutathatók (Solomon, 1955). Ugyanezeket az összefüggéseket (Kozár, 1978a) egy konkrét faj a *Quadraspidiotus perniciosus* példáján mutatta be (5. ábra). A kultúrbiotópokban mindezekhez még az antropogén tényezők is hozzájárulnak, amelyek az élettelen környezet néhány elemén kívül, közvetve vagy közvetlenül, valamennyi feltüntetett tényezőt érintik. A vázlaton az sincs feltüntetve, hogy valamely hatás közvetlenül vagy a népség genetikai összetételének megváltozásán (szelekció), vagy alkalmazkodási folyamatok (adaptáció) kiváltásán keresztül érvényesül-e; ez beleértendő az egyes komponensek közötti kapcsolatokat kifejező összekötő vonalakba.

A POPULÁCIÓDINAMIKÁVAL FOGLALKOZÓ FONTOSABB ELMÉLETEK

A rovarok tömeges megjelenését az ember évezredekken át a földöntúli hatalmak haragjának tudta be és kultikus eszközökkel próbálta leküzdeni. A természettudományok fejlődése során a XVIII. században merül fel általánosabban a természeti egyensúly kérdése, mint a természetben uralkodó rendezettség megjelenési formája. Ez tükröződik Deram, Broadley, Linné, Buffon, Saint-Pierre és mások munkáiban, sőt Darwinnál is.

Régóta foglalkoztatja a kutatókat az a kérdés, hogy milyen tényezők váltják ki a gradációkat, illetve milyen hatásoknak tudható be, hogy sok állatfaj elterjedési területének egészen vagy bizonyos részeiben állandóan alacsony egyedszámban van jelen. Úgy tűnik, mintha az állatok szaporodóképességével (a környezet ellenállása és a biotikus potenciál elmélete, Chapman, 1931) szemben a környezet ellenállást fejtene ki, ami abban nyilvánul meg, hogy egy adott állatfajból téregységenként maximálisan csak meghatározott számú egyed maradhatna életben. Matematikailag ez a jelenség a következőképpen fejezhető ki: az egyedszámváltozást leíró $dN/dt = r_{\max}N$ differenciálegyenletben $r_{\max}$ értékét állandónak és nullánál nagyobbak feltételezve az egyedsűrűség állandó exponenciális növekedését kapjuk (6. ábra), ami ellentmond a tapasztalatoknak. Ezért fel kell tételeznünk, hogy $r_{\max}$ értéke változik, éspedig az N egyedsűrűség függvényében: alacsony egyedsűrűségnél $r_{\max} > 0$, nagynál $r_{\max} < 0$. Ezt a változó szaporodási koefficiens r -rel jelölve: $r = r_{\max} - CN$, ami azt jelenti, hogy az egyedsűrűség egységnyi növekedésével a szaporodási koefficiens egy állandó C értékkel csökken. Tehát az egyedsűrűség egy bizonyos értékénél $r = 0$. Ezt az egyedsűrűség-értéket K -val jelölve $r_{\max} - CK = 0$, ebből $C = r_{\max}/K$. Az első egyenletbe helyettesítve $dN/dt = N(r_{\max} - CN)$ ebből $dN/dt = N(r_{\max} - r_{\max}N/K) = r_{\max}N(K - N)/K$. Az így kapott logisztikus görbével (6. ábra) jellemezhető az elszigetelt (pl. laboratóriumi) körülmények között fejlődő populációk egyedsűrűségének alakulása, legalábbis bizonyos időszakon belül.

A természetes populációk esetében a helyzet sokkal bonyolultabb, mert $r_{\max}$ értéke nemcsak az egyedszámnak – sőt sok esetben nem az egyedszámnak –, hanem igen sok más tényezőnek a függvénye.



6. ábra. A populációnövekedés elméleti görbéi (Dajoz, 1972, Varley, Gradwell és Hassell, 1973, valamint Kozár és Jermy, 1988 után)

Mindenesetre általános tapasztalat az, hogy a természet határt szab a szaporodásnak („natural control” Thompson, 1956; Nicholson, 1933; „natural regulation” Lack, 1954; „natural balance” Egerton, 1978; Narzikulov, 1979).

A különböző populációdinamikai elméletek ennek a korlátozó vagy szabályozó mechanizmusnak a mibenlétére keresnek magyarázatot. Jelentőségük nemcsak a kérdés biológiai fontossága, hanem a növényvédelem elméleti megalapozása szempontjából is rendkívül nagy. A probléma bonyolult voltát mi sem bizonyítja jobban, mint az, hogy az elmúlt száz esztendő alatt a populációdinamikai elméletek egész légiója született anélkül, hogy a kérdés nyugvópontra jutott volna. A vita főleg a következő kérdések körül folyik:

1. Van-e olyan tényező, amely egyedül tehető felelőssé az egyedsűrűség megszabásáért, vagy mindig és mindenütt a tényezők egy kisebb-nagyobb csoportja hat, és hol az egyik hol a másik tényezőnek (tényezőcsoportnak) nagyobb a jelentősége?

2. Vannak-e olyan külső és belső tényezők, amelyek az egyedsűrűségtől függően hatnak, tehát visszacsatolásszerűen szabályozzák az egyedsűrűséget, vagy csak az egyedsűrűséget módosító hatások érvényesülnek anélkül, hogy szabályozásról lehetne beszélni?

3. Ha a szabályozó és a módosító tényezők egyaránt részt vesznek az egyedsűrűség megszabásában, ezek egyenrangúak-e, vagy a körülményektől függően változik-e a két tényezőcsoport jelentősége, és ha igen, hogyan?

A különböző szerzőknek e kérdésekre adott válaszai rendkívül eltérők. Ennek okát részben abban kereshetjük, hogy a szerzők szemléletét eleve nagymértékben befolyásolja a saját kutatási területük, tehát, hogy alacsonyabb (pl. rovar) vagy magasabb rendű (pl. emlős) állatfajokkal, természetes (pl. erdei) vagy többé-kevésbé mesterséges életközösségekben (pl. raktárakban, egyéves vagy évelő kultúrnövény-állományokban) élő populációkkal, vagy pl. biológiai védekezési módszerek kutatásával foglalkoznak-e. Ez nem meglepő, mert egyre inkább beigazolódni látszik az, hogy a populációdinamikai folyamatok nemcsak az égővi sajátosságoktól, az élőhelyek típusától, hanem a vizsgált állatfaj szerint is lényegesen különböznek egymástól. Ehhez járul még az a körülmény is, hogy a természetes populációkra ható tényezők részletes elemzése huzamosabb időn át rendkívül bonyolult és költséges ökológiai, élettani és genetikai feladat, amelyet tulajdonképpen mind a mai napig egyetlen állatfaj esetében sem oldottak meg teljesen, márpedig enélkül semmilyen elméletet nem lehet véglegesen igazolni.

A terjedelem korlátai miatt csak az elméletek néhány kiemelt típusát tárgyaljuk, a jobb áttekinthetőség kedvéért alapelveik szerint csoportosítva, bár tisztában vagyunk azzal, hogy minden ilyen jellegű csoportosítás bizonyos fókig önkényes.

Itt kell még megjegyeznünk, hogy a populációdinamikai elméleteket – mint arra már Smith (1935) rámutatott – általában olyan fajok vizsgálatára alapították, amelyek gazdaságilag fontosak. Figyelmen kívül hagyták eközben azt, hogy a növényeket károsító, tömegszaporodásra képes rovarfajok az összes növényevő rovarfajnak csak elenyésző töredékét alkotják. Ahhoz, hogy a gyakoriság és ritkaság okait tisztázzuk, Smith elengedhetetlenül fontosnak tartja a „ritka” fajok egyedszámát

megszabó tényezők vizsgálatát. Sajnos, ebben a kérdésben mind a mai napig nem történt előrehaladás. Ezért ma is érvényes Darwin (1859) megállapítása: „Minden országban az állatok valamennyi osztályának óriási számu faját a ritkaság jellemzi. Arra a kérdésre, hogy miért ritka ez vagy az a faj, az a válasz, hogy életfeltételei közül valami kedvezőtlen; de hogy mi az a valami, azt jóformán sohasem tudjuk megmondani.” (ford.J.T.).

Az egyedsűrűségtől függő tényezőkre alapozott elméletek

A hasznos rovarok szerepe évezredek óta ismert volt már, s ezen felismerés kiteljesedése vezetett a Howard és Fiske (1911) által kidolgozott „parazita elmélethez”, amely szerint az állatnépességekre ható tényezők közül csak a természetes ellenségek képesek az egyedszámot szabályozó módon befolyásolni; ezek ugyanis, ha a gazdaállat egyedszáma nagyobb, erősebben, ha kisebb, gyengébben, tehát az egyedsűrűségtől függően csökkentik a gazdaállat egyedszámát.

Lotka (1925) és Volterra (1926) a gazda–parazita (zsákmány–ragadozó) populációpárok matematikai modelljét szerkesztette meg. Ezeket főleg Nicholson (1933, 1954, 1958) és Smith (1935) fejlesztette tovább. Ő vezette be az „egyedsűrűségtől függő tényezők” (density dependent factors) fogalmát. Az egyedsűrűségtől függő és független tényezők csoportosítását Smith (1935) közlése után később többen módosították és továbbfejlesztették.

Varley (1947) bevezette az egyedsűrűségtől fokozatosan függő tényezők fogalmát, Solomon (1957) szerint pedig vannak az egyedsűrűségtől egyenesen vagy fordítottan függő tényezők. Milne (1957) tökéletesen, vagy tökéletlenül függő, Huffaker és Messenger (1964) a reverzibilisen és irreverzibilisen függő, míg Iszaev és Hleboprosz (1977) fenomenológiai elméletükben rövid és hosszú ideig ható (inertial és non inertial) tényezőket különböztetnek meg. Nicholson (1958) biocönotikus elméletének lényege: annak, hogy a természetes populációk egyensúlyban vannak a környezetükkel, elengedhetetlen feltétele, hogy az egyedszámot az egyedsűrűségtől függő, tehát szabályozva korlátozó tényezők (density governing factors) szabják meg. Egyetlen ilyen tényező létezik: a verseny; egyrészt a

fajtársak között a táplálékért, fészkelőhelyért stb., másrészt más fajú élőlények között az azonos táplálékért, valamint a gazdaállat és természetes ellenségei mint tágabb értelemben vett versenytársak között.

Nicholson modelljének gyenge pontja, hogy csak a gazda–parazita populációpárookra érvényes. A biológiai védekezés számos tapasztalata azt mutatja, hogy több parazita-, illetve több ragadozófaj hatékonyabban tud egy gazdaállat-populációt korlátozni, mint mindössze egy természetes ellenség. Hassell és Varley (1969) alkalmassá tette a modellt több parazita-populáció koegzisztenciájának esetére is.

Dajoz (1974) szerint mindezeknek az elméleteknek és modelleknek alapvető hibája az, hogy értelmetlenné válnak olyan környezetben, amelyben más tényezők is változhatnak. Ilyen körülmények között a szabályozó mechanizmus hatását egy tőle független tényező elnyomhatja, pl. az időjárás valamely elemének hirtelen megváltozása.

Az eddig ismertetett elméletek valamilyen külső szabályozó tényezőre épültek, de idetartoznak egyes egyedsűrűségtől függő belső tényezőkre támaszkodó, tehát valamilyen önszabályozást feltételező elméletek is. Ezek magának a populációnak a tulajdonságait tartják döntő fontosságúnak.

Eidmann (1931) és követői a ciklusos populációdinamikai jelenségek túlszaporodási elméletét dolgozták ki, amelynek értelmében a tömegszaporodások azért követik egymást szabályos hullámokban, mert a szaporodás addig tart, amíg az életfeltételek annyira nem romlanak meg, hogy az összeomlás bekövetkezik.

Wynne-Edwards (1965) elmélete szerint – amelyet etológiai elméletnek (más megfogalmazásban populációs homeosztázis) nevezhetünk –, valamennyi populáció képes önmagát olyan, eléggé alacsony szinten tartani, hogy a táplálékhiány, az ellenségek vagy kórokozók hatása elhanyagolható maradjon. Vagyis a populációk rendelkeznek bizonyos homeosztázissal. A homeosztázis mechanizmusában a nagy egyedsűrűségnél fellépő stresszhatások, a territoriális viselkedésformák, hangadás, távolságtartó feromonok, a gerinces állatok társas viselkedésformái (hierarchia) és más tényezők játszanak szerepet, amelyek a populációk szintjét pl. messze a táplálékforrás kimerülésének veszélyével járó szint alatt tartják. Az elmélet a következő egyenlettel írható fel: szaporodás + bevándorlás = nemszabályozott pusztulás + elvándorlás + társas jelenségek által okozott pusztulás. Wynne-Edwards elmélete, amit a gerincesek

populációdinamikájának magyarázatára dolgoztak ki, a gerinctelenek túlnyomó többségére nem érvényes és a legtöbb rovarra sem (Dawkins, 1982).

Ebbe a csoportba soroljuk azokat az elméleteket is, amelyek szerint a rovarok tömeges megjelenését sok esetben a rovarok migrációjával igyekeztek magyarázni, mint erről Kadocsa (1946) is írt.

A populációk genetikai önszabályozásának elméletei a legutóbbi évtizedekben születtek. Az egyik alapvető munkát Franz (1950) közölte, aki tömegszaporodásért felelős gént tételezett fel, amit nem sikerült kimutatni. Később az evolúciós kutatások során az élőlényeket K és r stratégiájú csoportokra osztották, ami genetikailag is alátámasztott (MacArthur és Wilson, 1967). Ez tulajdonképpen Franz (1950) elképzelésének bizonyos fokú felelevenítése, legalábbis populációdinamikai szempontból. Ezt a felosztást Southwood és Comins (1976) használta fel populációdinamikai elméletében (synoptic model), ez tömeges szaporodásra hajlamosabb és kevesbé hajlamos fajokra osztja fel az élőlényeket. Ennek egyszerű gyakorlati megjelenési formája a növényi kártevők populációdinamikai jellemzőik szerinti felosztása, mint gradációra hajlamos és nem hajlamos fajok (Poljakov, 1976; Berryman, 1986; Wallner, 1987).

Ezek az elképzelések a populációdinamikai jelenségek túlzott leegyszerűsítéséhez és néha félrevezető előrejelzésekhez vezethetnek. Chitty (1960, 1967) szerint a populációk genetikai struktúrájában egyedszámtól függő változások mennek végbe, és ezek eredménye a szabályozás. Így pl. Morris (1971) szerint az amerikai fehér szövőlepke kanadai populációiban, ha meleg esztendők követik egymást, túlsúlyba kerülnek azok az egyedek, amelyek egyedfejlődéséhez nagyobb hősszeg szükséges. Egy hirtelen bekövetkező hideg periódusban ezek az egyedek nem fejezik be fejlődésüket és elpusztulnak. A hideg években viszont a kisebb hőigény válik örökletesen dominánssá, s ha a következő időszakban meleg az időjárás, a populáció többsége túlságosan korán jelenik meg, és ezért pusztul el.

Konikov (1978) véleménye szerint is a populációk polimorfizmusa sok esetben jelentős szerepet játszik a szabályozásban (+ effect hierarchy).

Említést érdemel még Pimentel (1961, 1968) genetikai–evolúciós elmélete, amely azt mondja ki, hogy az életközösségekben a növényevő

rovarok és tápnövényeik, a gazdaállatok és paraziták, illetve ragadozók stb. szelekciós kölcsönhatásban fejlődnek (genetikai visszacsatolás), amely az ilyen populációpárok (csoportok) egyensúlyi állapotát eredményezi. Ez magyarázná a behurcolt rovarkártevők nagymérvű túlszaporodását és agresszivitását is. E szerint az elmélet szerint a biológiai védekezés céljából betelepített természetes ellenségek hatékonyságának folyamatosan csökkennie kellene, holott ennek pontosan az ellenkezőjét tapasztalták (Huffaker és mti., 1964). Így Pimentel elméletét nem tekinthetjük igazoltnak.

Kolübin (1976) rámutat arra, hogy a mikropopulációk kereszteződéséből eredő heterózishatással számolni kell a populációdinamikában.

Összefoglalás. A fenti elméletek sok esetben nem adnak magyarázatot sem a tömegszaporodások kialakulására, sem azok összeomlására, ezért úgy tűnik, hogy az egyedsűrűségtől függő tényezők legfeljebb csak bizonyos meghatározott keretek között szabályozhatják a populációkat.

Az egyedsűrűségtől független tényezőkre alapozott elméletek

Az ide sorolható elméletek igen sokfélék, nagyjából egytényezős (időjárási, kozmikus, trofikus), valamint többtényezős elméletekre oszthatók. Valamennyi elmélet megegyezik abban, hogy a független tényezőket tartják döntőnek, és tagadják, vagy legalábbis alárendeltnek tartják az egyedsűrűségtől függő tényezők szerepét a természetes populációk dinamikájában.

Az időjárási vagy klimatikus elméletek alapjai már Ratzeburgnál (1844) megtalálhatók. Egyedül az időjárási tényezőket tekinti lényeges tényezőknek Reh (1925), Bodenheimer (1928), Manninger (1966), Uvarov (fázis elmélet) (1931), Janisch (1938), Sumakov (1940), valamint — meglepő módon — a biológiai védekezéssel foglalkozó számos francia szerző (Dajoz, 1974).

Tulajdonképpen idetartoznak azok a munkák is, amelyek klimatikus tényezők alapján egyes rovarfajok elterjedési területén belül a tömeges elszaporodás valószínűségének különböző fokozatait képviselő zónákat

állapítanak meg (Bremer, 1929; Rubcov, 1937; Bodenheimer, 1955, Savescu és Rafaila, 1978).

Egyes állatfajok szaporodási hullámainak határozott ciklusosságán alapul a ciklusos elméletek kozmikus (vagy heliobiológiai) elmélete, amely az egyedszámváltozások végső okát a naptevékenység ciklusaiban, illetve az ezek által kiváltott ciklusos időjárási eseményekben keresi (Kanervo, 1949; Scserbinovszkij, 1952; Manninger, 1975). Makszimov (1978) elsősorban a rágcsálók gradológiai adatai alapján látja igazoltnak az elméletet. A napfolttevékenységnek megfelelő 11 éves ciklusok mellett 3, 5, 22 és 35 éves ciklusokat is kimutat. Szerinte a ciklusokat a napfolttevékenységen kívül más földi ciklusos jelenségek is kiválthatják, pl. a lemmingekét a Golf-áram ciklusai szabják meg. Beleckij (1986) szerint a vizsgált 70 faj 90%-ában a gradáció egybeesett az erős napfolttevékenységgel. Mezszerin (1979) szerint ciklusossága alapján a populációdinamika biológiai óráként fogható fel, és így az ökoszisztémákban a populációdinamikán keresztül folyik az idő mérése.

Átmenetet képvisel a trofoklimatikus elmélet, amely az erdészeti entomológusok azon tapasztalatain alapszik, hogy sok kártevő rovar csak az erdei fák bizonyos stresszállapotaiban (pl. aszályos évjáratokban) képes tömegesen elszaporodni. Ez az elmélet azt hangsúlyozza, hogy az időjárási tényezők elsősorban a tápnövények minőségén keresztül befolyásolják a rovarok szaporodását (Rudnev, 1962; Poljakov, 1976).

Sapiro és iskolájának trofikus elmélete (Sapiro, 1973; Benz, 1974, Sapiro és Vilкова, 1976) a tápnövényt és annak fiziológiai-alaktani mutatóit tekinti a meghatározó tényezőnek, az állatfajok közötti kapcsolat szerepét pedig alárendeltnek. Később fejlesztette ki Sapiro (1985) az agroökoszisztémát szabályozó triotrofikus rendszert. Ez más nézőpontból bár, de természetes ökoszisztémákra is megfogalmazódott (tritrophic interaction) (Letourneau, 1987). Sztadnickij és Bortnik (1977) pedig a tápnövények térbeli és időbeli eloszlásának folytonosságát, illetve megszakíttatóságát tartja a növényevő rovarok gradációjának kialakulása szempontjából döntő fontosságúnak.

Viktorov (1971) szerint a trofikus elmélet egyik változata a Rafesz (1968) által képviselt energetikai irányzat, amely a táplálékláncban áramló energia mennyiségét veszi figyelembe.

Az egyedsűrűségtől független tényezőknél alapuló elméletek között

kell megemlíteni az antropogén tényezők populációdinamikai szerepére vonatkozó kutatásokat. Az emberi tevékenység hatását elsősorban a mezőgazdasági kártevőkre vizsgálták, és gyakran jutottak arra az egyoldalú megállapításra, hogy a populáció sorsát ebben az esetben ez határozza meg. Balogh (1953) ezt úgy fejezte ki, hogy az agrobiocönózisban a mérleg egyik serpenyőjét az ember tartja. Az ember természetátalakító tevékenységének ismerete vagy a kártevőknek ellenálló növényfajták létezése és más hasonló jellegű tények is hozzájárultak az ilyen elképzelések kialakításához. Az olyan esetek viszont, amikor a legintenzívebb termesztési körülmények között, a maximális technikai lehetőségek alkalmazása ellenére is különböző rovarok tömeges elszaporodása figyelhető meg, vagy amikor egy idő után az ellenálló növényfajták károsítása is megkezdődik, mutatják, hogy ezek a magyarázatok nem általánosíthatók.

Más elméletek szerint egyszerre több, az egyedsűrűségtől független tényező szabja meg az egyedszámot (többtényezős elméletek). Így Thompson (1929, 1956) elsősorban a környezet heterogenitását emeli ki mint alapvető tényezőt. Szerinte a környezet – biotikus elemeivel együtt – elsősorban az abiotikus tényezők állandó ingadozása miatt térben és időben folyton változik. Ahol és amikor az adott fajra kedvezőek a viszonyok, ott az egyedszám emelkedik, de ez sohasem tart eléggé hosszú ideig ahhoz, hogy az egyedszám végtelen értéket érjen el, viszont a kedvezőtlen körülmények sem tartanak eléggé hosszú ideig ahhoz, hogy az egyedszám nullára csökkenjen, kivéve azokat a helyeket, ahol a faj időlegesen kipusztul, vagy ahol egyáltalán nem tud megélni. Az egyedszámot korlátozó tényezők komplexumának térbeli és időbeli változása miatt nincs olyan speciális szabályozó tényező vagy tényezőcsoport, ami a faj természetes korlátozásáért egyedül felelős lenne. Hasonló véleményyt képvisel Naumov (1953, 1958).

Poljakov (1976) főként abiotikus tényezőkkel való korrelációk és egyéb összefüggések alapján készítette el egyes kártevők elterjedésének gyakorisági térképeit, melyek a gradáció térbeli elhelyezkedésének és valamilyen irányban történő mozgásának vizsgálatával együtt (Grippa, 1987; Jonaitis, 1988) a szinoptikus teóriát erősítik (Jahontov, 1969).

Thompsonéhoz igen közel áll Andrewartha és Birch (1954) klimatikus elmélete, amely helyteleníti az egyedsűrűségtől függő és független té-

nyezők megkülönböztetését. Eszerint az állatpopulációk elszaporodásának korlátozása háromféleképpen történhet: 1. a természetes erőforrások (táplálék, fészkelőhely stb.) megszabott voltával, 2. ezeknek az erőforrásoknak az állatok mozgékonyságához és kereső tevékenységéhez képest nehéz hozzáférhetőségével és 3. annak az időszaknak a túl rövid tartamával, ami alatt az $r_{\max}$ értéke pozitív. A természetben valószínűleg az első eset a legkevésbé jelentős és a harmadik a legfontosabb. Az $r_{\max}$ értékének ingadozásában az időjárás, a természetes ellenségek és a környezet bármely más tényezője szerepet játszhat.

Összefoglalás. Az ebben a csoportban tárgyalt elméletek jóval inkább azoknak a tapasztalatoknak szolgálnak magyarázatul, amelyeket a növényvédelmi kutatások során nyertünk, mint az előző fejezetben ismertetett elméletek. Különösen Andrewartha és Birch (1954) elmélete látszik alkalmasnak a populációdinamikai jelenségek általános magyarázatára, mert nem helyesli ugyan a független és függő tényezők megkülönböztetését, de implicite tartalmazza az utóbbiakat is.

A komplex és a szintetikus elméletek

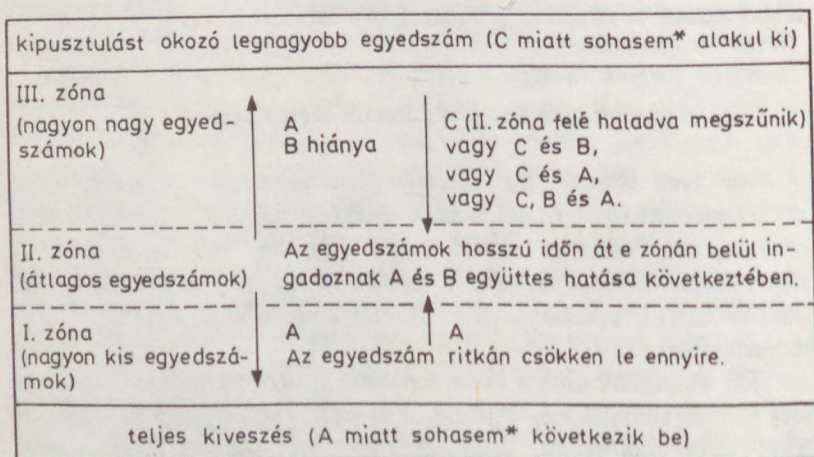
Az ilyen címszó alatt összefoglalható elméletek (Poljakov, 1976 szerint kibernetikus elmélet) szintén rendkívül sokfélék. Közös vonásuk azonban, hogy mind az egyedsűrűségtől független, mind az egyedsűrűségtől függő tényezők szerepét elismerik. A hangsúly a szerzők egyéni beállítottságától, tapasztalatától és kutatási területétől függően különböző tényezőkön van.

Ide sorolandók azok a korai populációdinamikai elméletek, amelyek még nem fogalmazták meg explicite az egyedsűrűségtől függő és független tényezők együttes hatását, de az egész környezet szerepét hangsúlyozták (holocön: Friedrichs, 1930; ecosystem: Tansley, 1935; gradocön: Schwerdtfeger, 1941; Scsegolev, 1951). Bognár (1979) a gradocönelméletet ma is korszerűnek tartja, ezzel szemben Jahontov (1966), Viktorov (1955) és Varley (1949) élesen kritizálja, misztikusnak nevezi, mivel egyensúlyra törekvést tulajdonít a fajnak, és a fajt a környezetéből kiszakítva próbálja vizsgálni. A modernebbek közül Milne (1957) komplex

elmélete (ceiling hypotheses – plafonelmélet) tűnik legátfogóbbnak, amelynek lényege a következőkben foglalható össze:

A környezet a döntő: az egyedszám növekszik, ha a viszonyok megengedik és csökken, ha a viszonyok kedvezőtlenek. A kedvező és kedvezőtlen körülmények térben és időben úgy ellensúlyozzák egymást, hogy a populáció – ingadozó egyedszámmal – állandóan fennmarad, de adott esetben ki is pusztulhat. Egyetlen egyedsűrűségtől függő tényező létezik: a fajon belüli verseny. A természetes ellenségek legfeljebb az egyedsűrűségtől tökéletlenül függő tényezőnek tekinthetők. Hatásuk abban nyilvánul meg, hogy az egyéb tényezők (pl. időjárás) által kiváltott egyedszám-ingadozásokat egy alacsony átlagérték körüli ingadozássá alakítják (7. ábra).

Milne (1957) elméletét a modern ökológusok hosszú ideig negligálták, míg Jermy (1967) a legelfogadhatóbbnak tartotta.



7. ábra. A populációdinamika komplex elméletének vázlata. A: az egyedsűrűségtől független környezeti tényezők (időjárás, egyes természetes ellenségek stb.) összehasonlítása; B: az egyedsűrűségtől tökéletlenül függő környezeti tényezők (egyes természetes ellenségek) összehasonlítása; C: az egyetlen egyedsűrűségfüggő tényező: a fajon belüli verseny; *: sohasem, de csak akkor, ha elég nagy területet veszünk figyelembe, illetve ha a ki- és bevándorlás lehetősége nincs kizárva (Milne, 1957 és Jermy, 1967 után)

Évtizedekkel később feltámadt és reneszánszát éli (Dempster, 1975, 1983; Elliott, 1985), és ma Milne (1984) szerint általános elméletnek tekinthető.

Bizonyos mértékig Milne (1957) elképzeléséhez csatlakozik Den Boer (1977, 1982) is, aki szerint a populációdinamikában igen fontos a „spreading of risk”, a kockázat megosztása. A populációk ezen a módon elkerülhetik a túlnépesedést és a kipusztulást is. Az utóbbi veszélye sokkal nagyobb, mint a túlnépesedés veszélye, így több figyelmet is érdemelne. Szerinte a populációk egyedszámának ingadozását főként a diszperzió befolyásolja, amely egy öröklött és egyedsűrűségtől független képessége a populációknak.

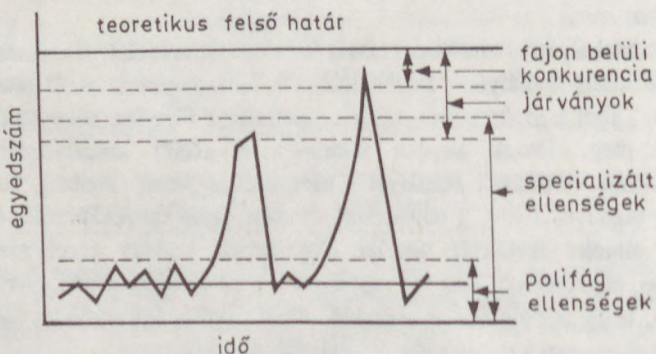
A szintetikus elmélet jelentős képviselője Viktorov (1955, 1967, 1971, 1976), aki egy sor fontos cikkében foglalkozott ennek az elméletnek a továbbfejlesztésével. Szerinte egyre több adat bizonyítja, hogy természetes körülmények között az élő szervezetek populációdinamikája automatikusan szabályozott folyamat. Ez az automatikus szabályozottság az egyedszámváltozások és a szabályozási folyamatok eredménye. Az egyedsűrűséget módosító hatások véletlenszerűen változnak és elsősorban abiotikus eredetűek, hatásuk lehet közvetlen és közvetett. Ezzel szemben a szabályozás, azaz a véletlenszerű ingadozások elsimítása, egyedsűrűségtől függő folyamat, és mint minden szabályozás a negatív visszacsatolás elve alapján hat. Ilyen tényezőkként lépnek fel az intra- és interspecifikus kapcsolatok is. A szabályozó és módosító tényezők elvileg más szerepet töltenek be, ezért mindennemű szembeállításuk lehetetlen és helytelen.

A szabályozó mechanizmusok rendkívül sokfélék lehetnek. Az interspecifikus szabályozó mechanizmusok hatásmechanizmusát mutatja a 8. ábra, ahol a szabályozás az egyedsűrűségtől függően négy lépcsőben valósul meg. Ennek alapján kimondja a „főbb szabályozási mechanizmusok váltásának szabályát”. Meg kell jegyezni azonban, hogy ez az ábra bizonyos fokig, a tényezőket mechanikusan összekapcsoló többtényezős elmélet szellemét tükrözi. Az idézett szabály ezzel szemben bizonyos engedményt tesz az egytényezős elmélet híveinek, mert azt sugallja, hogy mindig van egy önálló, döntő fontosságú tényező vagy tényezőcsoport, ami a populációk dinamikáját meghatározza.

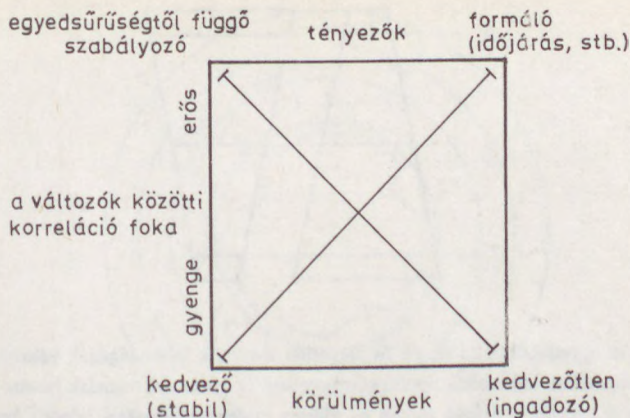
Viktorov nézeteit osztja Bondarenko (1967) és Konikov (1978) is, de Konikov a legfőbb szabályozó tényezőnek az intraspecifikus hatásokat (polimorfizmus, csoporthatás, hierarchia) tartja.

A növényevő rovarok és tápnövényeik közötti kölcsönhatást, mint legfontosabb egyedsűrűség-szabályozó tényezőt, hangsúlyozza Rafesz (1974). Baltensweiler (1976) szerint a gradációk során a megtámadott növényekben a rovarok táplálkozását gátló, sőt toxikus anyagok halmozódnak fel. Ez okozza a gradációk összeomlását, amit a természetes ellenségek fellépése siettet. Ugyanakkor a rovarpopuláció fiziológiailag is leromlik. Az 5-10-15 éves ciklusokat azzal magyarázza, hogy ennyi idő kell a beállott változások fokozatos megszűnéséhez a növényekben, illetve a rovarpopulációkban.

Jelentős adatokkal egészítették ki a szintetikus elméletet Huffaker és Messenger (1964), akik hangsúlyozták, hogy a „formáló” és az egyedsűrűségtől függő tényezők szerepe a faj elterjedési területén belül a szaporodásra kedvező helyektől a kedvezőtlenek felé haladva megváltozik (9., 10. és 12. ábra). Ez jóval egyszerűbben jelenik meg Price (1984) munkájában (11. ábra). Az itt említettek is alátámasztják Grippa (1987) véleményét, hogy az areaközpontban stabilabb az egyedszám és szabályozottabbak a ciklusok. A *Quadraspidiotus perniciosus*-szal Kozár (1978a) kontinentális, zonális, regionális és tápnövény-populáció szinteken vizsgálta a különböző tényezők szerepét a populációk egyedszám-alakulásában, és jelentős eltéréseket tapasztalt (1. táblázat), majd később a



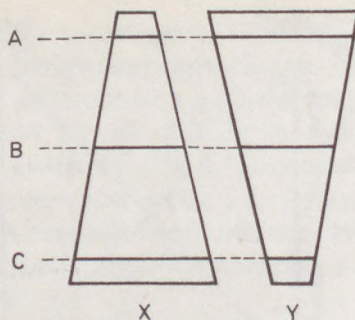
8. ábra. Az egyedszámot szabályozó mechanizmusok váltása az egyedszám függvényében (Viktorov, 1976 után)



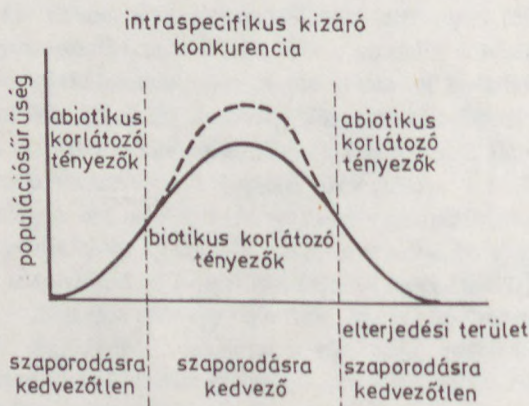
9. ábra. Az egyedsűrűségtől függő és független („formáló”) tényezők fontosságának változása kedvező és kedvezőtlen életkörülmények között (Huffaker és Messenger, 1964 után)

kompetíció elhanyagolható szerepét a populációdinamikában is kimutatta a pajzstetveknél (Kozár, 1987).

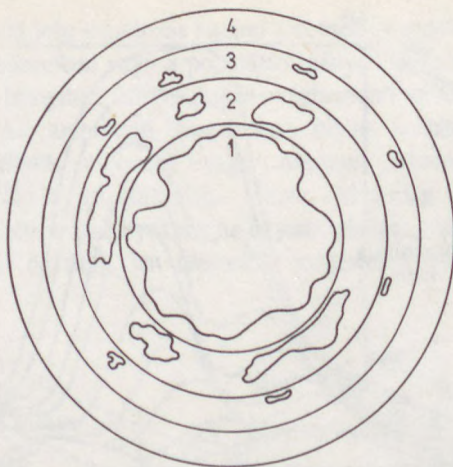
Bizonyos fokig Milne (1957) nézeteit fejleszti tovább Southwood és Comins (1976) is grafikus modelljében (synoptic model) (13. ábra), ami magában foglalja a Viktorov (1976) által leírt szabályozó mechanizmusok váltásának szabályát is, amely szerint a populációsűrűség növekedésével más és más szabályozó tényezők hathatnak (8. ábra). De kiderül az is, hogy ez a váltás főként a K szelektált és az átmeneti fajokra érvényes. A K–r kontinuum r szélén levő fajoknál a természetes ellenségek által kiváltott egyedsűrűség-visszaesés (ravine) már nem tud megjelenni (13. és 14. ábra). A görbék lefutása alapján két stabil és két labilis egyedsűrűség-tartomány figyelhető meg. Az első labilis pont a „kipusztulási zóna” és az „endemikus orom” között van, ahol a kipusztulás fenyeget. Az első stabil pont az „endemikus orom” és a természetes ellenségek által okozott egyedsűrűség-visszaesés (ravine, szakadék) között látható, ahol ha sikeres a szabályozás, akkor hosszú ideig stabil szinten maradhat a populációsűrűség. Magasabb egyedszám mellett viszont (a természetes szabályozás már nem elég hatékony) következik a második labilis pont, amelyet a „kitörési



10. ábra. Az egyedsűrűségtől függő és független tényezők fontosságának változása a populációdinamikában különböző típusú környezetben (a vízszintes vonalak hossza az adott tényező és a populációsűrűség térben és időben mutatott változásai közötti korrelációt mutatja). A környezet: a fizikai és biológiai tényezők állandóan kedvezőek. B környezet: átmeneti helyzet az A és a B között. C környezet: a fizikai és biológiai tényezők szélsőségesek. X szektor: formáló erők (egyedsűrűségtől függetlenek): talaj, éghajlat, megvilágítás, telelőhely, táplálék (mennyiség és minőség), konkurensok, paraziták, ragadozók és betegségek. Y szektor: egyedsűrűségtől függő tényezők (szabályozó mechanizmusok): táplálékért, telelő, rejtőző és szaporodási helyért folyó konkurencia, a populációsűrűség által kiváltott gátló reakciók (Huffaker és Messenger, 1964 után)



11. ábra. A fontosabb szabályozó mechanizmusok kapcsolata a földrajzi elterjedésen belül (Price, 1984 után)

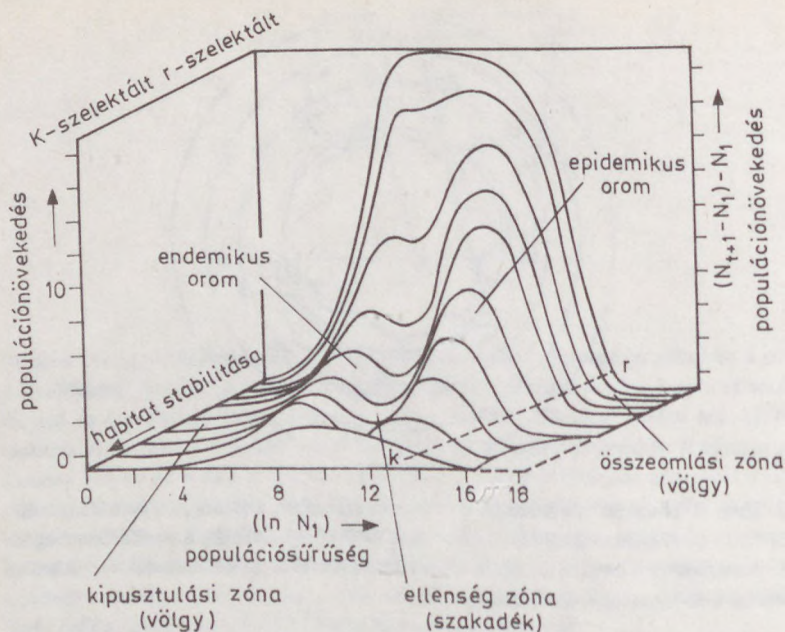


12. ábra. A „formáló” és szabályozó tényezők kapcsolata a földrajzi elterjedésen belül. Az 1., 2. és 3. zóna megfelel a 10. ábra A, B és C környezetének. A 4. zónában csak alkalomszerűen tud megélni a faj, a fizikai feltételek csak időnként teszik ezt lehetővé (Huffaker és Messenger, 1964 után)

1. táblázat. A *Q. perniciosus* pajzstetűfaj populációdinamikáját befolyásoló tényezők hatásának intenzitása különböző földrajzi, ökológiai léptékek esetében (Kozár 1978a után)

Tényezők	Kontinens	Zóna	Régió	Tápnövény- populáció	Izolált növénymi populációk
Hőmérséklet	+++	++	+	+	++
Más abiotikus tényezők	+++	+++	++	+	+
Tápnövény	+	+	++	+++	+++
Természetes ellenségek	+	+	++	+++	+++
Fajok közötti hatások	+	+	+	++	++
Fajon belüli hatások	+	+	+	++	+++
Emberi hatások	+	+	++	+++	+++

+ gyenge hatás, ++ közepes hatás, +++ erős hatás

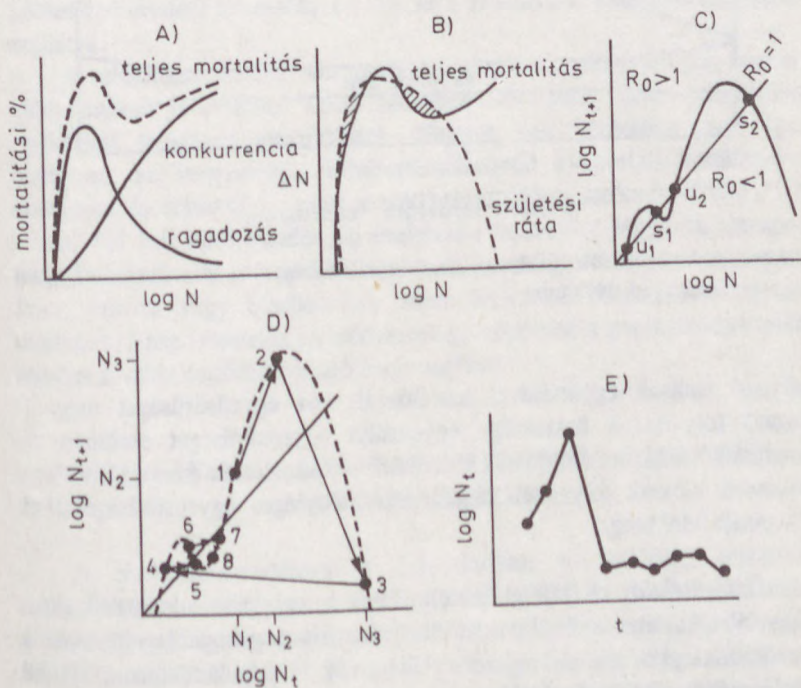


13. ábra. A populációs változások szinoptikus modellje (Southwood és Comins, 1976 után)

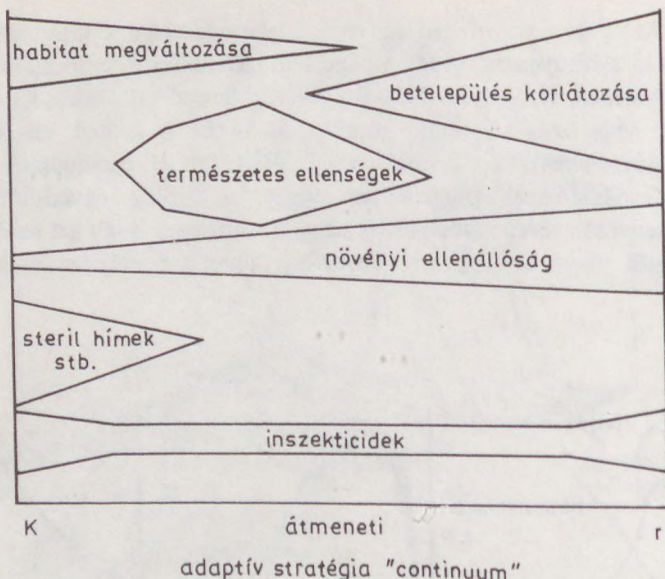
szakasz” („epidemikus orom”) követhet nagy gradációkkal, járványokkal. A gradációt az összeomlási szakasz követi a második stabil ponttal. Ez a komplex megközelítés lehetőséget adott Southwoodnak (1977) arra, hogy szabályozási stratégiát dolgozzon ki a különböző K-r típusú rovarkártevőkre (15. ábra), amit Horn (1988) is elfogadott.

Végezetül álljon itt Schwerdtfeger (1968) „populációdinamikai elvének” megfogalmazása, amely egyuttal a kérdés bonyolultságát jól illusztrálja. Valamely populáció egyedsűrűsége (elsődlegesen) a termékenység, a pusztulási arány, a be- és elvándorlás változásai következtében ingadozik. Az ingadozás amplitúdójának alsó határát az a legkisebb egyedszám határozza meg, amely mellett a populáció még fennmarad, felső határa pedig a környezet felvevőképességétől (kapacitás)

függ. Az egyedsűrűség-ingadozás határai lehetnek állandók vagy változók; az utóbbi a környezetben vagy a populáció igényeiben és teljesítményében beálló véletlen, irányított, illetve önként végbemenő változások következménye lehet. Az amplitúdó megtartását olyan korlátozó folyamatok biztosítják, amelyek egyszerű vagy összetett visszacsatolások szabályozórendszerekkel (Regelkreis), vagyis kizárólag egyedsűrűségtől függő tényezők révén szabályozzák az egyedsűrűséget, vagy azt az egyed-sűrűségtől függő és független tényezők, valamint a véletlen és a sza-



14. ábra. A rovarpopuláció-szabályozás szinoptikus modellje. A): a mortalitás és egyedsűrűség kapcsolata, B): a populációszám és az egyedsűrűség kapcsolata, C): az egymást követő nemzedékek egyedsűrűségének kapcsolata, S1 és S2 stabil egyensúlyi pontok, míg U1 és U2 labilis vagy instabil. D): példa az egyedsűrűség változására 8 nemzedéken át, E): a D adatok ábrázolása idősorban (Southwood és Comins, 1976 után)



15. ábra. A rovarkártevők szabályozási lehetőségeinek arányai az adaptációs stratégiáktól függően (Southwood, 1977 után)

bályozó hatások együttesével korlátozzák. Az egyedsűrűséget megváltoztató folyamatok összessége egyensúlyi egyedsűrűséget eredményez, amelynek szintje az amplitúdó különböző részeire eshet és nagyjából egy hosszabb időszak folyamán megállapított tényleges egyedsűrűségértékek átlagának felel meg.

Összefoglalás. A szintetikus elméletek a leginkább alkalmasak arra, hogy általánosan is és konkrét esetekben is segítséget nyújtsanak a mezőgazdasági és erdészeti kártevők populációdinamikájának értelmezéséhez. Ennek alapján a kártevők populációdinamikáját a legkülönbözőbb biotikus és abiotikus, egyedsűrűségtől függő vagy független, külső vagy belső tényezők együttese határozza meg. Egy adott időben és helyen bármelyik tényező lehet döntő jelentőségű, gondoljunk csak a kártevőknek ellenálló növényekre (pl. a filoxerának ellenálló szőlő), vagy

a biológiai védekezés sikeres eseteire (pl. a vértetű ellen betelepített vértetűfürkés), továbbá egy erős téli fagy vagy egy száraz periódus sok rovar szaporodását döntően befolyásoló szerepére. A tényezők jelentősége azonban térben és időben folyamatosan változik ugyanúgy, ahogy egy ellenálló fajta is elveszítheti ellenállóképességét. Egyetlen tényező szerepét sem célszerű abszolutizálni tehát, még azét sem, amely egy adott helyen és időben döntő jelentőségű. Más esetekben például sok önmagában kis jelentőségű tényező tölthet be együttesen fontos szerepet a populáció életében, amit a parazitatorokkal végzett eredményes védekezések igazolnak. Sok esetben a gradáció lefolyása során is válthatják egymást a különböző eredetű tényezők, ezt írja le a szabályozó tényezők váltásának szabálya.

A szintetikus elmélet sem magyaráz meg önmagában minden populációdinamikai jelenséget, ezért általános formában nem használható gyakorlati feladatok megoldására. Nagyon sok kérdésben még igen hiányosak az ismereteink. Mint szemléletmód gyakorlati kérdésekben szükséges és célszerű is, amit a sok beigazolódott kártevő-előrejelzés is mutat. Fel kell tárnunk minden faj esetében a különböző tényezők szerepét, meg kell határozni a populációdinamikai jelenségek követésére az adott fajra, fajokra vagy biocönózisra nézve leginkább célravezető, legjobb módszert. Ezen ismeretek és módszerek gyarapodása a populációdinamikai elmélet további fejlődését is elő fogja segíteni.

A POPULÁCIÓDINAMIKAI SZEMLÉLETMÓD VÁLTOZÁSA MAGYARORSZÁGON

A természetszemléletet a középkorban a babonás, misztikus elképzelések határozták meg. Réthly (1962, 1970) ír le olyan eseteket, amikor rovardúlások sújtották a különböző országrészeket, és bemutatja a lakosság reagálását. 1541: „Ezen Mária Magdolna nap után másnap oly csodálatos sok sáska jelent meg, hogy a napot elsötétítették. Az emberek csengőkkel, réztányérokkal s mindenféle csendülő szerszámokkal mentek ki a mezőkre, de minden hiábavaló volt, mert Isten büntetése megkezdődött s egymást követőleg 2 évig tartott, a sáskák mindent felzabáltak különösen a szőlőket, s nagy nyomorúságot okoztak.” 1692:

„Az Isten ebben az Esztendőben Sáskákkal is ostorozott bennünket...”. „... melyly Sáskáknak elvesztéséért a Debreczeni Ecclézia ednehány Tsütörtökön böjtölt s a Templomban is minden Tsütörtökön háromszor mentek az isteni szolgálatra.” 1748: „... nagy saskajárás ellen könyörgő istentiszteleteket tartottak.”

A felvilágosult tudós Tessedik (1742–1820) már javasolja, hogy iskolásokkal szedessék össze a saskákat és tojásaikat, majd el is rendelik a saskairtást. A későbbiek során a misztikus elképzelések mindinkább visszaszorultak, és helyüket a konkrét természetvizsgálaton alapuló nézetek vették át, bár leplezettebb formában egészen napjainkig felbukkannak. K.Ö. (1901) szerint a természetben örök rend van: milyen következménnyel járna... „ha a természet örök rendje nem gondoskodnék az egyensúly helyreállításáról”; „... ezt a bölcs egyensúlyt barbár kezekkel igyekszik feldúlni az ember...”. Györffy (1927, 1935) szerint „... a nagy természet maga is igyekszik gátat vetni annak, hogy egyik faj a másik rovására elszaporodjon”.

A misztikus nézetek mellett kialakult az a fogalom, hogy hasznos élőlények, vagyis a biotikus tényezők szerepét hangsúlyozó elképzelés. Már Nagyváthy (1791) és Grossinger (1794) is ír a madarak és a katicabogarak hasznos tevékenységéről és felhasználásukról biológiai védekezésre a kártevő rovarok tömeges elszaporodásának megakadályozásában. Mocsáry (1876) fontos szerepet tulajdonít az *Ichneumonidae* fájainak a természet gazdaságában. Jelentős adatokkal egészíti ki ismereteinket ezen tényezők szerepéről Herman (1876b, 1908, 1910), aki a pókok egyedsűrűség-szabályozó szerepét vizsgálja részletesen, majd a madarak hasznát mutatja be a saskajárások idején és általában a természetben. „Dolgoztak...” (a madarak) „hogy rend legyen a természet életében, különösen, hogy fel ne szaporodhassék a bogárság a rend kárára...”. Tafner (1901) írja, hogy ha egy faj felszaporodik, rögtön fellépnek az illető faj ellenségei, hogy minél előbb helyreálljon a természetes rend. Sajó (1900, 1901) szerint „minden élő szervezet ott bír leginkább elszaporodni, ahol kevés ellenséget talál, illetve ahol a létért való küzdelem még nincs annyira elmergesedve, mint azokon a helyeken, ahonnan az illető szervezet származik.” „... a gyapjas pillét természetes ellenségei jobbára sakkban tartják”. Abafi-Aigner (1907) szerint: „Ha a hernyók száma szerfelett növekszik, akkor megfelelő arányban rovarellen-

ségeik is elszaporodnak, s a hernyók számát megint a rendes mennyiségre szállítják le". Hasonló véleményekkel találkozunk még Merkl (1897), Warga (1925), Győrfy (1927, 1935), Aczél (1938) és mások műveiben is.

Az újabb munkák azonban nem ennyire egyoldalúan kezelik ezeket a tényezőket, hanem más tényezőkkel együtt vizsgálják mint Nechay (1973) és Schmidt (1966), amikor a mezei pocok természetes ellenségeiről írnak. A különböző tényezők kutatása mellett a felhasználás lehetősége is felmerült (Jermy, 1951, 1967; Szelényi, 1950).

A biotikus tényezők közül a tápnövény szerepét a növényevő rovarok szaporodásában Herman (1876a) is már felveti, aki szerint az élősdiek túlszaporodásának oka a növény gyengesége. A tápnövények populációdinamikai szerepéről közölt adatokat Kadocsa (1955), Szalay-Marzso (1955) és Varga (1969) is. Jenser (1961) és Bognár (1979) vizsgálja a tápnövények műtrágyázásának hatását a fitofág atkák tömegszaporodásában.

A rovarmigráció populációdinamikai szerepe már Sajó (1901) művében is felmerül, de részletesebb adatokat Kadocsa (1946, 1950), Mészáros (1964), Mészáros és Vojnits (1967), Benedek (1975) és később Surján és Hercig (1978) munkái közölnek.

A rovargradációk térbeli és időbeli egybeesését vizsgálta Varga és Uherkovich (1974). Ők azok, akik a gradációs hajlam fogalmát vezetik be a hazai irodalomba.

Az endogén tényezők esetenkénti jelentős szerepére utalt Szelényi (1944), amikor megállapította, hogy a lucernaböde gradációját nem abiotikus tényezők, hanem olyan endogén tényezők váltották ki, mint a peteszám növekedése. Sáringer (1961), majd később Deseő és Sáringer (1975) vizsgálta a fotoperiódus szerepét a rovarok termékenységében (fekunditás). Vadász (1973) a mezei pocok feromonjának egyedszám-szabályozó szerepéről ír. Stohl és Csontos (1972) a beltenyészet negatív szerepét állapítja meg e fajnál.

Egy másik nagy tényezőcsoport, az abiotikus tényezők szerepét is több hazai szerző vizsgálta részletesen, többen túl is értékelték a jelentőségét. Herman (1875) szerint a sáskák felszaporodása átlagos tél után várható, enyhe tél után nem. Horváth (1880) dolgozatában a fenológia és a populációdinamika ugyanaz a fogalom. Megállapítja, hogy mindezeket a jelenségeket az időjárás szabályozza. Az éghajlat szerepéről ír Abafi-Aigner (1902). Szelényi (1936) szerint a sárga körtepajzstetű szapo-

rodására legnagyobb hatással az abiotikus tényezők voltak. Györffy (1937) is időjárási hatásokkal magyaráz egyes rovar-tömegszaporodásokat: „Az idei abnormis időjárás folytán a különböző kártevők is szinte abnormis tömegben jelekeznek...”. További adatokkal egészítették ki az abiotikus tényezők szerepére vonatkozó ismereteket Benedek (1972b), Jermy és Sáringer (1955), Kovács (1957), Kozár, (1968), Rácz (1971), Seprős (1970), Szalay-Marzsó (1955), Erdélyi, Benedek és Dobrovolszky (1974), Erdélyi és Topál (1976). A téli felmelegedések hatását vizsgálja kísérletesen Kozár (1974). Az időjárás hatásáról legtöbb adatot Manninger (1947, 1948, 1966, 1975) közöl, aki több kártevőfaj előrejelzését a csapadékviszonyokra, a száraz és nedves évek változásaira alapozza (gabonapoloskák, kukoricamoly, lucernabimbó-gubacsszúnyog stb.). Más tényezők szerepét ugyan nem zárja ki, mégis egyoldalúan e hatásokra épít, és elhanyagolja annak vizsgálatát, hogy az adott kedvező évjáratban miért nem volt mégis mindenütt gradáció.

Az abiotikus eredetű ciklusos populációdinamikai jelenségekre Kadocsa (1950) és Manninger (1975) hívják fel a figyelmet. Kadocsa (1950) írja le, hogy 1888 óta tíz évenként jelenik meg a marokkói sáska, szerinte a ciklusosság több okra vezethető vissza, (természeti adottságok, tömeges írtás stb.). Szelényi szerint (in: Scsegolev, 1951) a fekete mákgyökérbarkó (*Stenocarus fuliginosus*) hazánkban 11 évenként jelenik meg. Hasonló adat nagy számban található a hazai irodalomban.

Az időjárási tényezők szerepének túlértékelését már Sajó (1896 körüli kézirat) is vitatja: „Mivel lehetett volna kényelmesebben magyarázni, mint a klíma...”. Ez ugyan nem volt érthető magyarázat, és tulajdonképpen nem is volt magyarázat, hanem csak a „nem tudomnak” egy kicsit tetszetősebb formába való öltöztetése.

A globális felmelegedésre utaló jelek folytatódása további bonyodalmakat okozhat a populációk dinamikájában. Ennek során az eddig kialakult ciklikus jelenségek megváltozhatnak, a melegkedvelő fajok elszaporodhatnak, a bevándorló, hazánkban nem honos élőlényfajok természetes szabályozó–korlátozó tényezők hiányában tartós, 30–50 évig tartó gradációkat is okozhatnak (Kozár és Nagy Dávid, 1986). Egy ilyen átmeneti helyzetben a hatótényezők kutatása és felderítése további gondokat okozhat.

Viszonylag új keletű az antropogén hatások szerepének vizsgálata a populációdinamikában. Az emberi tevékenység által előidézett változásokra már Herman (1908) is felhívta a figyelmet, amikor így írt: „Ami akkoron túlságra felszaporodott az megtalálta a maga korlátozóját: a veréb a karvalyt, a varjú a sólymot, az ölyvet, a többi a többit. Ezek az ősi idők azonban örökre leáldoztak. Az ország folyói gátak közé kerültek, a rétség eltűnt, a mocsarak lecsapoltatnak, és ahol ezelőtt száz esztendővel nyilalva repült, fészkel, zsibongott a „nagy madártanya”, ott ma eke vasa hasítja a földet, a borona töri a rögöt, s a munka nyomán kél az élet: a szellő érintésétől hullámszik az acélos búza, a lenge rozs, rezgő zab és sok más termés. De evvel a nagy változással a természetények ellensége is megsokasodott; felszaporodott a termést rontó bogárság és más kártékony teremtettség...”. Erre utal Kadocsa (1942) is, aki szerint az ember zavarja meg az egyensúlyt. Ezt a gondolatot fejleszti tovább Balogh (1953), szerinte az agrobiocönózisban az ember fogja a mérleg egyik serpenyőjét, és a mutatót egyhelyben állni kényszeríti. Ez az agrobiocönózisok nagy részét érzékeny, könnyen felbillenő rendszerré teszi. Az antropogén tényezők szerepét (különösen a kémiai növényvédelmet) az agrobiocönózisok életében túlértékelte Nagy Bálint (1966). Az antropogén tényezők szerepének megértéséhez az agrobiocönózisokban újabb adatokat szolgáltatott Bognár (1961) és Jenser (1961), akik az atka-túlszaporodások okait vizsgálták, Benedek (1972a), aki a gyomírtásnak a megporzó méhekre gyakorolt hatását vizsgálta, Nagy S. (1975), aki az üzemi és házikerti almások lepkefaunáját hasonlította össze, és kiterjedtebben Jermy és munkatársai (1979) és más az agroökoszisztémával foglalkozó dolgozatok (Kozár és mti., 1983; Mészáros és mti., 1984; Kozár, 1991 a, b és c). Az emberi tevékenység rovarokra gyakorolt hatásával külön szimpózium foglalkozott Leningrádban 1977-ben (Kozár, 1978b).

Az évszázadok során felhalmozódott ismereteket áttekintve mindinkább nyilvánvalóvá válik, hogy a populációdinamikai jelenségek megismerése, törvényszerűségeinek megértése csak egy komplex szemléletmód (szintetikus elméletek) alapján lehetséges. Egy ilyen szemléletmód gyökerei hazánkban már régóta kibontakoztak.

Ma is érvényesek és tanulságosak Herman (1876b) adatai a pókok -szaporodását befolyásoló tényezőkről. Már Fekete (1878) „súlyegyenről”, „egyensúlyról” beszél, megkülönbözteti a módosító és szabályozó té-

nyezőket, sőt azok váltakozását is. Ez a szemléletmód tükröződik Sajó (1901) és mások műveiben is.

Kiemelkedő Szelényi (1936) munkája, mert a mai divatos „life-table” analízis szempontjai szerint vizsgálta a sárga körte-pajzstetű szaporodását.

A szemléletmód továbbfejlesztésében jelentős munkát végzett Győrfi (1947, 1949, 1950, 1952, 1957, 1963), aki egy sor dolgozatban foglalkozik a legkülönbözőbb tényezők szerepével. 1947-ben kimondja, hogy az elsődlegesen káros rovarok elszaporodásának feltétele az életközösségi egyensúly megbomlása. A biocönózis tagjai egymásra hatnak, és az egész kapcsolatrendszerre hat a környezet. Ha a biocönotikus kapcsolatok lazák, akkor nagyobb a tömeges elszaporodás esélye, ilyenkor az időjárás hatása is fokozottabb lehet. Itt még az egytényezős elmélet talajára csúszik, amikor kimondja, hogy az időjárás adja a „lökést”. Szerinte az eredeti termőhelyen levő, elegyes erdőkben nem szaporodik el a *Lymantria dispar*, mert itt a gazdag fauna megakadályozza az elszaporodást. Külön vizsgálja a paraziták mellékgazdakérdését és megállapítja, hogy ahhoz, hogy a paraziták be tudják tölteni hasznos szerepüket, szükségük van mellékgazdákra, amelyeken állandóan fenn tudnak maradni. Szerinte a gazdanövények megfelelő mennyiségben való jelenléte, az életközösség megbontása, kedvezőtlen időjárás vagy a helytelen gazdálkodás okozhatja a rovarok tömeges elszaporodását. Munkáiban a jóval később megfogalmazott tényezőváltás szabálya is szerepel. Szerinte a hasznos élőlények tartják alacsony szinten a kártevőket. A különböző okok következtében kirobbanó gradációt viszont már nem tudják megakadályozni, a gradáció letörésében a monofág ellenségeknek van nagyobb szerepük. Az erdészeti kártevőknél megfigyelhető tényezőváltás kérdése újabban Szontagh (1977) munkájában merült fel, aki Győrfivel ellentétben a természetes ellenségeket tekinti a gradáció fő megszüntetőinek. Több jelentős tanulmánnyal bővítette ismereteinket Kadocsa (1946, 1955), aki szerint az állatok elszaporodása számos okból eredhet, de minden esetben a kedvező külső és belső tényezők szerencsésebb összetalálkozásának az eredménye. Minél több a kedvező tényező, ezek együttese annál nagyobb arányú elszaporodásra nyújt lehetőséget.

Az előbbiekhöz hasonló komplex szemlélet tükröződik egy sor más szerzőnk műveiben is, akik további adatokat szolgáltatattak ehhez a kérdéshez (Reichart, 1953; Szalay-Marzsó, 1957; Manninger, 1960; Huzián

és mti., 1961: Balás, 1966; Ubrizsy, 1968; Kozár és Tiszáné, 1970; Koppányi, 1973; Benedek, Surján és Fésüs, 1974; Szegény, 1977 és mások művei). Több hazai szerző, köztük Bognár (1979) is, a komplex szemléletmódon belül, a gradocön elképzelést tartja korszerűnek, amit többen is elvetettek, ahogy arról az általános részben volt szó.

A hazai irodalomban is gyakran felbukkant, és felbukkan ma is, a misztikus „természetes egyensúly” fogalma, amelyet többen joggal kritizáltak, és javasolják az elvetését. Jermy (1957a) részletesen elemezte a fogalom különböző értelmezéseit, és helyette (1967-ben) a „biotikus egyedszám-korlátozást” javasolta. Fábián (1965) dinamikus egyensúlyról beszél a természetes életterekben. Szabó (1974) a természetes egyensúly helyett az „egybehangolt sorozatfejlődés” fogalmát javasolta.

Jermy (1956, 1957 a és b, 1959, 1967) több dolgozatában részletesen foglalkozik a populációdinamikai kérdések különböző oldalaival. Kiemeli az életközösségek működésének és szerkezetének, a populációk tevékenységének feltárására irányuló kutatómunka fontosságát. Egyik dolgozatában (Jermy, 1957b) kihangsúlyozza, hogy nem elegendő a biocönózistagok biomasszájának, anyag- és energiaforgalmának mennyiségi vizsgálata, mert ezek egyenlő volta mellett is egészen eltérő szerepük lehet, például a poloska csak megszúrja a gabona szárát és ezzel azt teljesen tönkreteszi.

Jermy (1967) populációdinamikai elméleteket is összefoglaló munkájában Milne komplex szemléletű elmélete mellett kötelezi el magát. Ujabban Kozár (1977, 1978a és b) foglalkozott a populációdinamikai kérdések szintetikus megközelítésével: a különböző tényezők szerepének térbeli és időbeli változásaira hívja fel a figyelmet a kaliforniai pajzstetű vizsgálatában, jelentősen kibővítve itt a Viktorov-féle tényezőváltás szabályának lehetséges értelmezését. Kozár és Viktorin (1980) a *Quadraspidotus perniciosus* fajra dolgoztak ki előrejelzési módszert, ami a tápnövény minősége, a téli mortalitás és az ivararány alapján jelzi az egyedszám változásának tendenciáját.

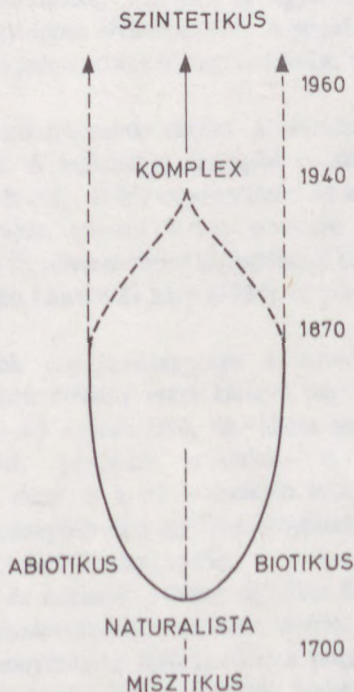
A madarakon Sasvári és munkatársai (1987), valamint Török és Tóth (1988) vizsgáltak egyedsűrűségtől függő populációdinamikai hatásokat.

Abd El-Kareim és Kozár (1988) az *Epidiaspis leperii* pajzstetűfaj esetében azt állapította meg, hogy a tápnövény minősége kulcsfaktornak tekinthető, amely 85 %-ban felelős az egyedszám alakulásáért. Sajnos az olyan tényezőket, mint a termékenység alakulása, a szokásos life-table és

◄ 16. ábra. A populációdinamikát befolyásoló tényezők szerepére vonatkozó hazai kutatások történeti áttekintése

key faktor elemzés (kulcsfaktor-analízis) nem tudja kimutatni. Így az *E. leperii* esetében a kulcsfaktor-analízis a lárvamortalitást mutatta döntőnek (Abd El-Kareim, 1988). Erre az ellentmondásra utal Preszler és Price (1988) munkája, amelyben javaslatokat tesznek ennek a hiányosságnak a kiküszöbölésére.

A populációdinamika különböző ágainak fejlődését vázlatosan mutatja a 16. ábra. Az egyes tényezők hazai kutatottságát bizonyos fokig mutatja a



17. ábra. A populációdinamikai elképzelések legyszerűsített törzsfája

feltüntetett szerzők száma. Az ábrán azt is láthatjuk, hogy hol hoztak lényeges szemléletbeli változást az egyes szerzők munkái, mint például Herman (1876b), Szelényi (1936), Jermy (1967) és Kozár (1978b). A főbb elméleti elképzelések evolúcióját a 17. ábra mutatja. Ezen látható a két fő gondolkör elkülönülése az 1700-as évek vége felé, majd ezek mellett az 1870 utáni fúzió, ami a komplex szemléletben fejeződik ki. Később az 1970-es években ez átalakult szintetikus jellegű szemléletté.

POPULÁCIÓDINAMIKAI MÓDSZEREK ÉS MODELLEK

Mint az előző fejezetekben láttuk, a populációdinamika feladata, hogy leírja és magyarázatot keressen az állat- és növényfajok populációinak egyedszámváltozásaira. A növekedés elvi (és gyakran empirikus) korlátját a populációk limitáltsága jelenti: a szaporodáshoz és növekedéshez szükséges, az élőlények által elérhető energia- és anyagmennyiség véges. A populációk állandó változásban vannak: új egyedek születnek, mások elpusztulnak, be- vagy éppen elvándorolnak. A populációk ritkán érik el a környezet által megengedett maximális egyedszámot, de a fajok kihalása is ritka esemény.

Mindennapos tapasztalataink szerint a természetben viszonylagos állandóság uralkodik. A legkorábbi ökológiai munkák egyikében White 1778-ban (in Begon és mti., 1986) meglepetéssel írt arról, hogy egy angol kisvárosban, Selbornban minden évben pontosan 8 pár sarlósfecske fészkel. A populáció figyelemre méltó állandóságát bizonyítja, hogy több, mint 200 évvel később Lawton és May (1984) 12 pár sarlósfecskét figyelt meg a városkában.

Bizonyos állatok populációnagysága a természetben igen nagy mértékben is változhat. Néhány erdei kártevő bagoly- és araszólepke több évig tartó alacsony egyedszámú, ún. látens periódus után váratlan egyedszám-növekedést, gradációt produkál. A *Bupalus piniarius* fenyőaraszólepke esetében a 60 generáción keresztül végzett megfigyelések szerint a legnagyobb és a legkisebb populációnagyság közötti különbség 32 000-szeres volt (Varley, 1949).

Egyes emlősök és madarak a hideg éghajlati övben szabályos több éves periódusú egyedszámváltozást mutatnak. A hosszú időtartamú megfigyelések alapján bizonyítottnak látszik (lásd a populációk ciklikus változásánál), hogy több hörcsögféle – közülük leghíresebb a lemming – populációnagysága 3–4 éves, az amerikai sarki nyúl (*Lepus americanus*)

populációnagysága pedig 10 éves szabályos ciklusokban változik (Bulmer, 1974).

Hogy egy populációt mennyire tekintünk stabilnak vagy fluktuálóknak, nagyrészt tér- és időbeli skálázási kérdés. Térbeli, hiszen a stabilitás megítélése függ annak a területnek a nagyságától, amelyet mintavételezésünk lefed. Nagyobb területet vizsgálva az alpopulációk ingadozása nagyobb valószínűséggel egyenlíti ki egymást. Ugyanakkor, mivel sztochasztikus és bizonyára egyben kaotikus folyamatokról van szó, az időablak szélessége is döntő a stabilitási viszonyok megismerésében: rövid megfigyelés az ingadozások téves megítéléséhez vezethet, míg hosszú időtartamok alatt nagyobb léptékű környezeti hatások (emberi tevékenység, klímaváltozás), természetes szukcesszió, sőt, gondoljunk csak a gyorsan változó fajokra, az evolúció is befolyásolhatja az egyedszámváltozásokat.

A fejezet 2. részében néhány metodikai problémát érintünk, inkább felsorolásszerűen, de természetesen utalva a legfontosabb irodalmakra. Ezek közé tartozik a mintavételezés, az adatok grafikus vizsgálata és néhány demográfiai módszer, mint az élettáblázat-analízis, illetve a korpiramis-szerkesztés. A 3. részben kerülnek bemutatásra azok az alapmodellek, amelyek a legalapvetőbb egyedszintű változásokból: a születésből és a halálozásból, valamint a rájuk ható biotikus és abiotikus hatásokból vezetik le a populációk nagyságának változásait és vizsgálják egyúttal a stabilitási viszonyait. Az utolsó, 4. részben szintén az egyedszám stabilitása áll az előtérben. Ennek a résznek a fő feladata az egyedsűrűség-függéssel kapcsolatos különböző álláspontok bemutatása két esettanulmányon keresztül, valamint a populációs ciklusok okainak és a foltos környezet hatásának bemutatása.

POPULÁCIÓK EGYEDSZÁMVÁLTOZÁSÁNAK LEÍRÁSA

Mintavétel

Az állatpopulációk tanulmányozása sok metodikai nehézséget rejt magában. Miután a legtöbb állat nem szesszilis, ráadásul a vizsgált állatok nagy része kicsiny méretű és rejtett életmódot folytat, a populációnagyság

megismerése csak ritkán történhet a teljes népesség megszámolásával, censussal. Ezért természetes populációk egyedszámváltozásait leggyakrabban mintavételezéssel követhetjük nyomon.

Az ökológusok által felvetett kérdések megválaszolásához a populációk különböző jellemző tulajdonságait (mint pl. az egyedszám, korcsoporteloszlás) alkalmas mintavételekkel lehet letapogatni. A populációdinamika tradicionálisan az ilyen eloszlások vagy statisztikák (leggyakrabban átlagos egyedszám) időbeli viselkedését vizsgálja, vagyis a populáció változását nem az egyedek sorsának nyomonkövetésével, hanem tömegjelenségként tanulmányozza (Juhász-Nagy és Vida, 1978). Egyre fontosabbá válnak azonban a tér- és időbeli folyamatokat összekapcsoló vizsgálatok (pl. Shiyomi, 1980; Czárán, 1984; Sabelis és Diekman, 1988).

A populációk határának kijelölése sok elméleti problémát vet fel. Egy konkrét vizsgálat során célszerű mintavételező eszközeink hatósugarát, az élőlények elterjedését, az élőhely esetleges sziget jellegét stb. felmérve megadnunk, hogy mely kritériumok alapján dönthető el egy élőlényről, hogy a populációhoz tartozik-e.

Egy populáció dinamikai leírására intenzív és rendszeres megfigyelések szükségesek, amelyek lehetőleg minden fejlődési alakot felölelnek. A mintavételi eljárástól függően becsléseket tehetünk a) a populáció abszolút denzitására, amely az állatok egységnyi területre vonatkoztatott száma, vagy pedig b) ennek egy általunk ismeretlen hányadára, amit egységnyi gyűjtési erőfeszítés alapján kapott egyedszámban az egyed-sűrűség mérőszámaként fejezhetünk ki, és tér- vagy időbeli összehasonlításokra ad módot. A fenti módszerek részletes leírása és az eredmények értékelésének statisztikai módszerei kimerítő részletességgel találhatóak meg Seber (1984) és Southwood (1984) (ez utóbbi magyarul is megjelent) kitűnő könyveiben.

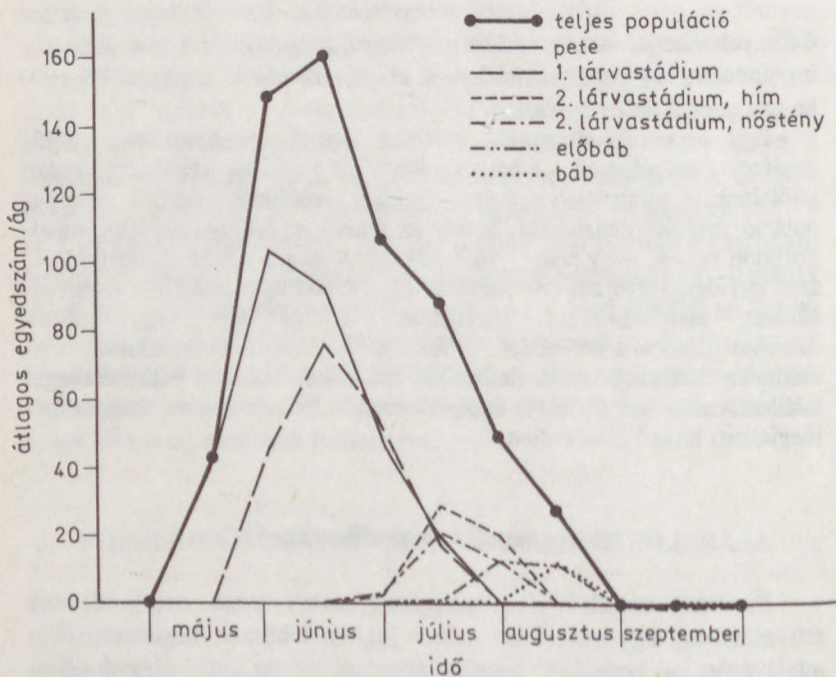
Az egyedszámváltozás grafikus ábrázolása

Ez lehet az első lépés a mintavételezés során nyert adataink értékelésében. Egy generációs időn belül, ha többször megismételjük a mintavételt, a populáció becsült egyedszámát az idő függvényében ábrázolva, a teljes populációs görbéhez jutunk. Ugyanilyen módszerrel felrajzolhatjuk az egyes fejlődési alakok (vagy korcsoportok) parciális po-

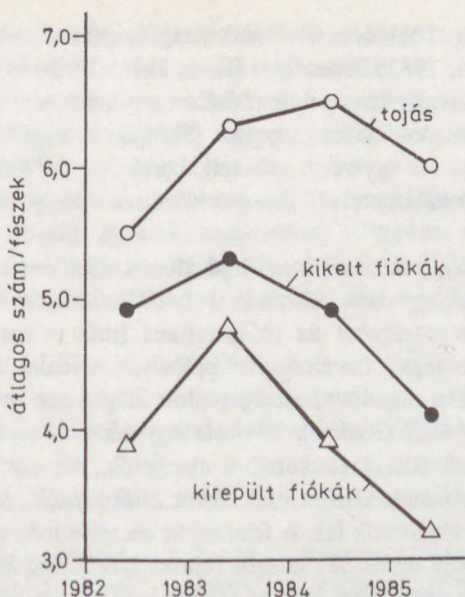
populációs görbéit is, amelyek összegzésével újból a teljes populációs görbét kapjuk (18. ábra).

A teljes populációs görbe felrajzolásához szükséges finomabb felbontású adatainkat összegezve a teljes populáció vagy az egyes fejlődési állapotok egyedszámának hosszú távú változásait a generációs görbéken figyelhetjük meg (19. ábra).

A tömegességi változókat az idő függvényében ábrázolva idősorokat kapunk. Az idősorok statisztikai elemzésével feltárható a populáció viselkedésének esetleges oszcillatív, kaotikus, stb. volta, fény derülhet esetleges tartós növekedési, illetve csökkenési trendre.



18. ábra. Az *Epidiaspis leperii* pajzstetű teljes és parciális populációs görbéi (Abd El-Kareim, 1988 után)



19. ábra. Az örvös légykapó fészekalj méretének, kikelt és kirepült fiókáinak generációs görbéi (Török és Tóth, 1988 adatai alapján)

Élettáblázat-analízis

Az élettáblázatok típusai. A várható élettartam becslésére élettáblázatokat először humán populációkra állítottak fel, természetes állati populációk demográfiai leírására pedig Deevey (1947) óta alkalmaznak.

Az élettáblázat a vizsgált populáció egy generációjában a fejlődési alakok vagy korcsoportok egyedszámértékeit tartalmazza, további oszlopaiban pedig különböző mortalitási, túlélési és fekunditási értékeket tüntetnek fel. Ezen demográfiai adatok táblázatba rendezése segíti a vizsgált faj életciklusának megismerését, a korszpecifikus túlélés és halálozás felderítését, amelyek, mint később láthatjuk, az egész populáció viselkedését meghatározzák. Élettáblázatok elemzésével kimutathatók a legérzékenyebb fejlődési alakok és megbecsülhető a populáció pillanatnyi

növekedési rátája. Több éves adatsorok vizsgálata (hazánkban pl. Szelényi, 1936; Vásárhelyi, 1983; Benedek és Hanó, 1986; Török és Tóth, 1988) az egyedszámváltozások okainak felderítésében segíthet.

Az élettáblázatok a korcsoportok vizsgálati megközelítése szerint kétfélek lehetnek. Az egyszerre született, kortárs egyedek (kohorsz) sorsát végigkövető élettáblázatokat korszecifikusnak vagy horizontálisnak nevezik.

Több évig élő, átfedő generációjú állatok esetében egy kiválasztott kohorsz sorsának nyomon követése nehéz és időigényes feladat. Az ökológusok a nehézségeket az időspecifikus (más néven statikus vagy *vertikális*) élettáblázatok bevezetésével próbálták áthidalni. Ezek a populáció korstruktúráján alapulnak, amelyet adott időpontban megfigyelünk. A mortalitási vagy túlélési adatok felvétele egy adott időpontban elpusztult vagy életben levő állatok életkoraiból nyerhetők. Az ezzel a módszerrel felállított élettáblázatok viszont csak akkor értékelhetők, ha közel egyensúlyi populációt tételezünk fel. A fekunditás becslése még több nehézséget okoz, mivel ez egy korosztály átlagos reprodukzív rátáját képviseli. Ennek megállapításához pedig nem csak az átlagos utódszámot, hanem a korcsoportban a szaporodóképes nőstények arányát is meg kell becsülnünk. Erre a feladatra ezidáig főként laboratóriumi (pl. *Oncopeltus fasciatus*: Dingle, 1968; *Tribolium castaneum*: Mertz, 1971) vagy ketreces szabadföldi kísérletekben (levéltetveken: Root és Olson, 1969) vállalkoztak.

Mindkét fajta élettáblázat alapadatai közé tartozik az egyes korcsoportok egyedszáma. Ezt legkönnyebben akkor állapíthatjuk meg, ha az állatok életciklusa szinkronizált. Egy adott időpontban ezen populációk minden egyede egy korcsoportban található. Így a teljes populáció egy korcsoportig eljutott egyedeinek számát egyszerre becsülhetjük. Ezt a módszert csúcsbecslésnek nevezzük.

Ha a fejlődés nem szinkronizált, a populáció tagjai egyszerre több korcsoportba sorolhatók. Ilyenkor a feladatunk az, hogy megbecsüljük a korcsoportba lépő vagy a korcsoport középidéjét megérő egyedek számát. Erre számos grafikus és statisztikai módszer is alkalmas, de mindegyik módszer gyakori mintavételt igényel. Legegyszerűbb a grafikus módszer, amelyhez a korcsoport becsült egyedszámát kell ábrázolnunk az idő függvényében. A görbe alatti terület és a korcsoport tartamának (rovaroknál pl. a lárvastádium átlagos fejlődési idejének) hányadosa a szakasz középkorú

egyedeinek számát adja. Más élettáblázati módszereket részletesebben Harcourt (1969) és Southwood (1984) tekintenek át.

Az élettáblázat felépítése. A piros körtepajzstetű (*Epidiaspis leperii*) példáján (Abd El-Kareim, 1988) vegyük szemügyre részletesebben egy élettáblázat felépítését.

A piros körtepajzstetűnek évente csak 1 generációja van, a nőstények életük végén csupán egyszer szaporodnak. Egyéves generációjuk a május–júniusi peterakással kezdődik. Két lárv- és a hímeknél nimfastádiumokon keresztül nyár végére alakulnak ki a kifejlett

2. táblázat. Az *Epidiaspis leperii* pajzstetű egy generációjának élettáblázatba foglalt demográfiai adatai (Abd el-Kareim, 1988 adataiból számítva)

Fejlődési stádium (x)	Egyed- szám (a_x)	Túlélők aránya (l_x)	Mortalitá- si ráta (d_x)	Korspecifikus mortalitás (q_x)
pete(0)	139	1	0,56	0,56
L1 (1)	61	0,44	0,22	0,49
L2 (2)	31	0,22	0,06	0,29
adult(3)	22	0,16	-	-

Fejlődési stádium (x)	k érték (k_x)	Peték száma (F_x)	Átlagos peteszám (m_x)	Fekun- ditás (V_x)
pete(0)	0,36	0	0	0
L1 (1)	0,29	0	0	0
L2 (2)	0,15	0	0	0
adult(3)	-	151	6,86	1,09

pajzstetvek. A hímek rövid életűek, a nőstények viszont a párosodás után áttelelnek, és a következő tavasszal peterakás után pusztulnak el.

Tavasszal a petékből kikelt kortárs egyedek (kohorsz) túlélésének követése viszonylag egyszerű. A pajzstetű-populáció korszecifikus élettáblázatának (2. táblázat) első oszlopában a nőstények fejlődési stádiumainak felsorolását találjuk (x a fejlődési állapot vagy korosztály sorszáma, jelen esetben 0–3-ig). A második oszlop a megfigyelt populációnagyság vagy egyedsűrűség értékeit tartalmazza (a_x más szerzőknél gyakran n_x). A populációk közötti vagy ugyanazon populáció különböző évi adatai közötti összehasonlításra alkalmasabb az ún. túlélési arány, mellyel a kohorsz egyedszámának alakulását a kiindulási egyedszámhoz viszonyítva tudjuk figyelembe venni (3. oszlop):

$$l_x = a_x/a_0.$$

Ugyanígy adható meg a kérdéses lárvaállapotban elpusztuló egyedek aránya (mortalitási ráta) a kohorsz eredeti nagyságára vonatkoztatva (4. oszlop):

$$d_x = (a_x - a_{x+1})/a_0.$$

Ez a mortalitási mutató egyszerűen összeadható, így pl. a kohorsz utolsó lárvaállapotban elpusztuló egyedeinek aránya: $d_{1-2} = d_1 + d_2$. A d_x értékek hátránya, hogy az $a_x - a_{x+1}$ tagok miatt nagyobb populációnagyságnál erősebb mortalitást mutat.

Az ötödik oszlop a fejlődési stádiumra jellemző ún. korszecifikus mortalitást (q_x) adja meg, amely egy egyed adott stádiumbeli elpusztulási valószínűségét jelenti:

$$q_x = d_x/l_x = (a_x - a_{x+1})/a_x.$$

Definiálhatjuk az adott stádiumra jellemző túlélési valószínűséget is, ami egyszerűen $p_x = 1 - d_x$. A q_x értéke d_x -szel szemben az egyedszámtól függetlenül, pontosan mutatja a mortalitást, de összegzése nem adja meg a kérdéses korcsoport kumulatív halálozását.

A mortalitás intenzitásának mérésére legalkalmasabbnak a k érték (killing power) bizonyult (6. oszlop):

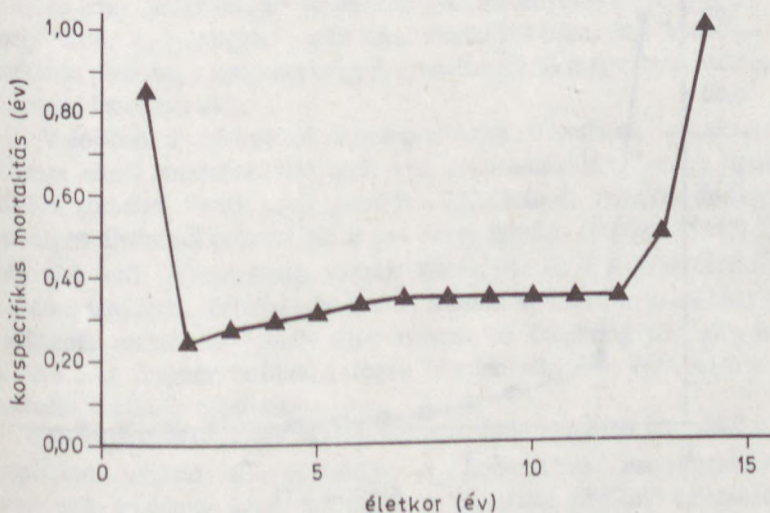
$$k_x = \lg(a_x/a_{x+1}) = \lg a_x - \lg a_{x+1},$$

amely az egyedsűrűségtől függetlenül adja meg a mortalitás erősségét, és összegezve sem torzít. Az utolsó lárvaállapotig bekövetkezett mortalitást jellemző $K_{\text{össz}} = k_0 + k_1 + k_2$, ami azonos $\lg a_0 - \lg a_3$ értékével. Az első stádiumra (itt pete) vonatkozó összegzett k érték – az előző össze-függéseket felhasználva – képezhető a megfelelő l_x értékekből is.

A következő három oszlopot együtt „termékenységi programnak” (Wilson és Bossert, 1981) is szokták nevezni (jelen programban csak egy „programsor” van, mert a pajzstetű imágókorában csak egyszer szaporodik.) A 7. oszlop az egyes stádiumokban lerakott peték számát mutatja (F_x), a 8. oszlop az egyes fejlődési szakaszban túlélő egyedek által lerakott átlagos petemennyiséget:

$$m_x = F_x/a_x.$$

A táblázat utolsó oszlopa pedig az eredeti kohorsz egy egyedének várható fekunditását tartalmazza.



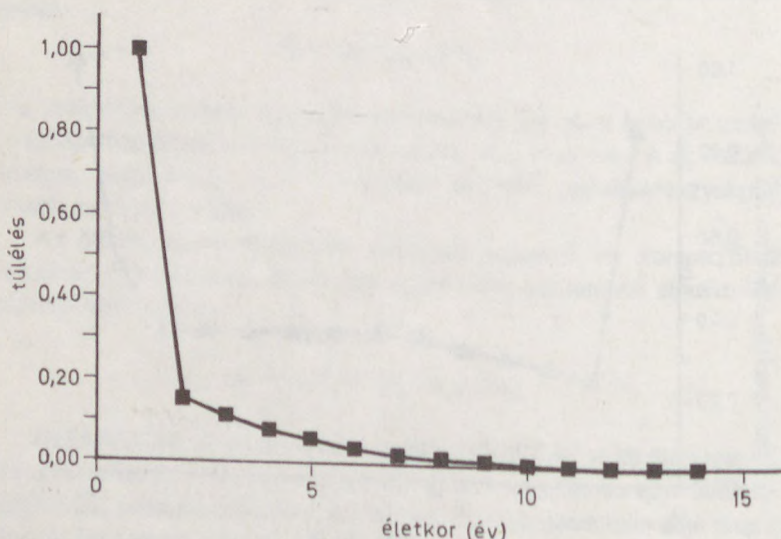
20. ábra. A *Lagopus leucurus* hófajd mortalitási görbéje (Schwerdtfeger, 1941 adatai Fedorov és Gilmanov, 1980 alapján)

Az élettáblázat adatainak grafikus ábrázolása. Az élőlények életmenetét meghatározza, hogy melyik életszakaszban milyen nagyságú mortalitás hat rájuk. A mortalitási görbék q_x vagy k_x , a túlélési görbék pedig l_x ábrázolásai az életkor függvényében (20. és 21. ábra).

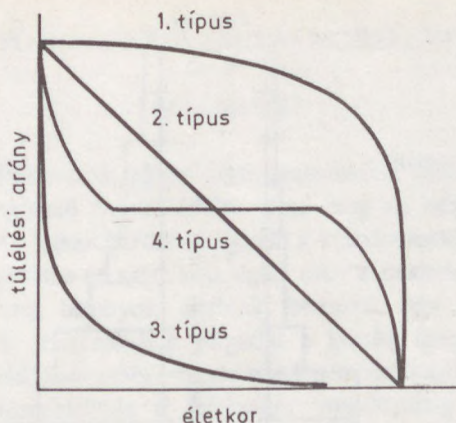
A különböző állatokra különböző életkorban ható mortalitási tényezők jellegzetes túlélési görbéket alakítanak ki. Ezek alakja kapcsolatban áll az állatok életstratégiáival. Azonos skálán ábrázolva 3-féle jellegzetes túlélési görbemenetet különböztetünk meg (Deevey, 1947; Slobodkin, 1980) (22. ábra).

Az 1. típusú görbe esetében a fiatal és felnőtt korosztályok halálózása is alacsony, csak öregkorban csökken rohamosan a korcsoport létszáma. Ez azt jelenti, hogy az egyedek nagy valószínűséggel megérik a maximális élettartamot megközelítő kort. Ilyen típusú mortalitás tiszta formában csak a fejlett országok emberi populációira jellemző.

A 2. típus az életben maradt egyedekre minden korcsoportban azonosan ható korszpecifikus mortalitást jelez. Az átlagos várható élet-



21. ábra. A *Lagopus leucurus* hófajd túlélési görbéje (Schwerdtfeger, 1941 adatai Fedorov és Gilmanov, 1980 alapján)

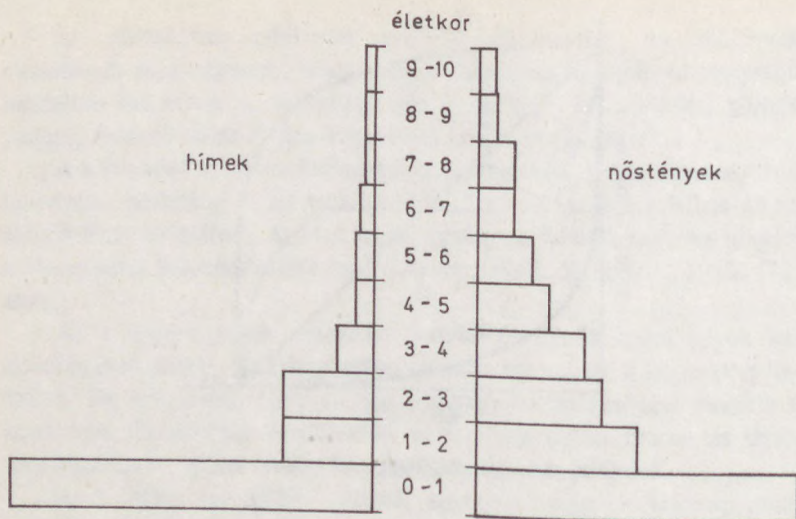


22. ábra. Túlélési görbék típusai

tartam minden csoportban állandó marad. Ez a mortalitási típus karakterisztikus lehet bizonyos énekesmadár-populációkra, de pl. a talajban nagy „magbankkal” rendelkező gyomnövényekre is. A 3. típus – mely talán a leggyakoribb – erős korai mortalitást jelez, és jellemző pl. a hatalmas pete- vagy ikramenyiséggel, általában külső megtermékenyítéssel szaporodó szervezetekre.

Valójában a különböző korcsoportokban jelentkező, alkalmasint teljesen eltérő mortalitási tényezők gyakran hoznak létre kevert típusú túlélési görbéket. Ennek egyik példáját a 22. ábrán 4. típusként mutatjuk be. Ilyen életmenet jellemzi pl. a vad hegyi juhokat (Deevey, 1947). A bárányok erős ragadozásnak vannak kitéve, de ez a felnőtt állatokat kevésbé fenyegeti. Túlélési görbéjükön a korai szakaszban ezért hirtelen csökkenés mutatkozik, amely után egészen az öregkorig alig van halálozás. Az öregkor beálltát a fogak hirtelen elkopása jelzi, amely a meredek halálozás végső oka.

Az egyedszámváltozás önmagában nem nyújt elegendő információt a populáció várható viselkedéséről. A korstruktúra megismerésével pontosabb kvalitatív képet kaphatunk a populáció jövőbeli növekedési üteméről. A korstruktúra megváltozása a korszpecifikus halálozások megváltozását jelzi. Az egyensúlyi állapotból kimozdított populáció az élettáb-



23. ábra. Egy kaliforniai szarvaspopuláció életkorpiramisa (Taber és Dasmann, 1958 adatai)

lázati kormegoszlás (lásd az élettáblázat-modelleknél) visszaállítására törekszik. Az ettől való eltérés következtetni enged a populációt ért hatásokra. A korstruktúra szemléletes ábrázolásmódja az életkorpiramis, amely a korosztályok függvényében ábrázolt egyedszámmegoszlás hisztogramja (23. ábra).

Az előzőekben tárgyalt demográfiai módszerek hasznosak lehetnek a populációnövekedés jövőbeli tendenciáinak megítélésében. A következő fejezet — főként az itt már bevezetett populációs paraméterek felhasználásával — a populációk növekedését meghatározó, alapvető törvényszerűségeket tárgyalja.

POPULÁCIÓDINAMIKAI MODELLEK

Mi a modell?

Ha modellt készítünk, akkor olyan matematikai konstrukciót hozunk létre, amely megfelelő szóbeli értelmezéssel elég jól leírja a modellezni kívánt jelenséget. A populációdinamikában a kulcsfontosságú „miért” kérdés megválaszolásához ez azért szükséges, mert a modellezés során elkülönítjük a jelenség bizonyos, általunk fontosnak ítélt elemeit, ezeket formalizáljuk, és megpróbáljuk megadni a köztük fennálló relációkat. Minden ilyen relációmegadás, vagyis minden modellkészítés egyfajta rákérdezés, hipotézisfelállítás a jelenségre vonatkozólag (Juhász-Nagy, 1986). A populációdinamikai modellek a populációk tömegességi változóinak időbeli, illetve tér- és időbeli változásait vizsgálják.

Sztochasztikus és determinisztikus modellek

A következőkben tárgyalandó modellek determinisztikusak, amelyek kimenetelét a kezdeti feltételek pontosan meghatározzák. Fontos azonban tudnunk, hogy ezen modellek a reális populációkkal kapcsolatban két, a természetben nem teljesülő feltételezéssel élnek: *a)* végtelen populáció-nagysággal számolnak; *b)* elhanyagolják a környezet tér- és időbeli, valamint a demográfiai paraméterek random változásait (pl. Costantino és Desharnais, 1981). A fenti feltételeket is figyelembe vevő, a kimenetek valószínűségével dolgozó modelleket sztochasztikusnak nevezzük.

Hogy a kétfajta modell közti különbséget megvilágítsuk, — kissé előreszaladva — példaként tekintsük a populáció exponenciális növekedését leíró determinisztikus modellt:

$$dN/dt = r_{\max}N$$

ahol $r_{\max}$ a populáció belső növekedési rátája. Az egyenlet megoldása:

$$N_t = N_0 e^{rt}$$

Míg a determinisztikus modell szerint dt idő alatt minden egyed $r dt$ „résszel” szaporodik; addig az ugyanezt a jelenséget leíró sztochasztikus modell reálisabbnak tűnő megközelítése szerint dt idő alatt egy egyed $r dt$ valószínűséggel szaporodik és $1 - r dt$ valószínűséggel nem. Ebből t időpontra az utódszám eloszlása kiszámítható, az eloszlás várható értékére pedig a determinisztikus modell eredményét kapjuk:

$$N_t = N_0 e^{rt},$$

vagyis a t időpontbeli populációnagyság elég sok esetet vizsgálva átlagosan N_t lesz. Kiszámítható az átlagtól való eltérés mértéke, a variancia is, melyet a

$$\text{var}(N_t) = N_0 e^{2rt} (1 - e^{-rt})$$

kifejezés ad meg (Maynard Smith, 1974). A sztochasztikus folyamatokra, amelyeket a fenti modell is példáz, az a jellemző, hogy kimenetelük *apriori* egyetlen számértékkel nem, csak a lehetséges kimenetek eloszlásával adható meg. Egy konkrét eset lefolyását a sztochasztikus folyamat realizációjának nevezzük, amelynek kimenetele (N_t) (*a posteriori*) természetesen egyetlen jól definiált érték.

A környezet véletlenszerű változásait figyelembe vevő legegyszerűbb modell (Maynard Smith, 1974):

$$dN/dt = [r + y(t)]N,$$

ahol $y(t)$ random változó zérus átlaggal (fehér zaj). N valószínűségi eloszlásának átlaga a determinisztikus modell eredményével egyezik meg. Ebben a sztochasztikus modellben a fluktuáció az idő előrehaladtával egyre erősebb lesz, ami arra reflektál, hogy a determinisztikus változatnak nincs egyensúlyi állapota. Végül megmutatható, ha $y(t)$ varianciája elég nagy [$\text{var}(y(t)) > 2r$], a populáció kihalásának valószínűsége $t = \infty$ -re 1 lesz. Ez arra a furcsa konklúzióra vezet, hogy ha a változások elég erősek, a populáció, melynek exponenciális növekedést jósolnánk, végül is kihal. Általában is, amikor a determinisztikus modell stabil egyensúlyt jósol, akkor a sztochasztikus hosszú távú túlélést valószínűsít, ha a determinisztikus modell megoldása nem vezet egyensúlyra, vagy az egyensúly instabil, akkor a sztochasztikus modell extinkciót jósol.

Egy determinisztikus és egy sztochasztikus modell akkor közelíti egymás megoldását, ha $\text{var}(y(t))$ elhanyagolható. Ez stabil környezet mellett és nagy populációméretnél teljesül. Ezért azt mondhatjuk, hogy a determinisztikus modellek csak kellően nagy populációkra adnak reális képet, ugyanakkor egyszerűbb matematikai kezelhetőségük miatt rendkívül hasznosak, mert arra a kérdésre válaszolnak, hogy mi történik egy populációval, ha egy paramétert megváltoztatunk, miközben minden más (a környezet is) állandó marad.

Egyfajú populációk növekedését leíró modellek

Az exponenciális növekedés modellje. A populációméret változását diszkrét generációjú élőlények esetén, a populáció nemzedékenkénti nettó növekedési rátájával (R_0) jellemezhetjük. Ezen fajoknál – ilyen pl. sok efemer és egyéves növény- és rovarfaj – az egyedszám változása diszkrét időközönként (generációs idő, T) következik be. A nemzedékenkénti nettó növekedési ráta megadja, hogy egy generációs idő alatt az utódnemzedék nagysága (N_{T1}) hányszorosa lesz a szülői generációénak (N_{T0}):

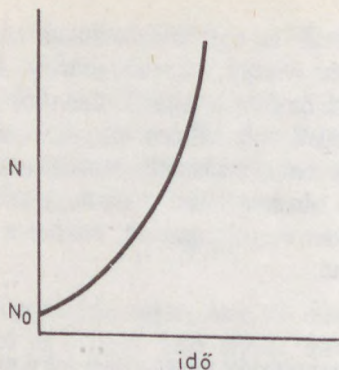
$$N_{T1} = N_{T0}R_0.$$

Ha a populációt növekedésében nem limitálják környezeti tényezők (korlátlan növekedés), úgy nemzedékről nemzedékre R_0 -szorosára szaporodhat. Ezt a folyamatot differenciaegyenlettel írhatjuk le, amely megadja, hogy t generáció elteltével a populáció nagysága (N_T) mekkora lesz:

$$N_T = N_{T0}R_0^t.$$

A növekedés időbeli lefolyásáról úgy alkothatunk képet, ha t helyébe egyre növekvő számokat helyettesítünk, és így vizsgáljuk, hogy hogyan alakul N_T értéke. A kapott növekedési menetet (24. ábra), miután a populáció R_0 hatványai szerint növekszik, exponenciálisnak nevezzük.

A populációk dinamikai jellemzésének gyakran alkalmazott formái a növekedés, illetve a változások folyamatosságát feltételező differenciaegyenletek. Ezt a matematikai leírasmódot olyan fajok esetében



24. ábra. A populáció exponenciális növekedésének grafikonja

alkalmazzuk, ahol az egyedek egy generáció során többször szaporodhatnak, s így diszkrét generációik nem különíthetők el. Az egyedszám-változás pillanatnyi sebességét a dN/dt formula adja meg, amely egy végtelenül rövid időpillanatban (dt) bekövetkezett egyedszám-változást (dN) jelent, ahol N -nek elég nagy értéknek kell lennie, hogy változását folytonos változóként kifejezhessük. A folytonos leírásmód diszkrét generációjú élőlények nagyon sok generáción keresztül bekövetkezett egyedszám-változásának jellemzésére is alkalmazható.

A populációméret változását a születések (B), a halálozások (D), a be- (I) és kivándorlások (E) sebességének megfelelő előjelű összegzése adja:

$$dN/dt = B + I - D - E.$$

Itt és a következő modellekben az egyszerűbben kezelhető zárt populációkat vizsgáljuk, ezért úgy tekintjük, hogy $I = 0$ és $E = 0$. A születések és halálozások sebessége (időegység alatti száma) a populációnagysággal van összefüggésben. Nagyobb egyedszám esetén a születések és halálozások száma is több. B -t és D -t az egyedszámmal osztva az egyedenkénti (*per capita*, átlagos) születési (b) és halálozási (d) rátához jutunk. „ b ” és „ d ”, ha a populáció nem limitált, N -től független állandók. Miután $B = bN$ és $D = dN$, a születési és halálozási sebességeket

behelyettesíthetjük a populációnagyság-változás egyenletébe:

$$dN/dt = Nb - Nd,$$

az egyedszámot kiemelve pedig a

$$dN/dt = (b-d)N$$

egyenlethez jutunk. A $(b-d)$ különbség az időegység alatti átlagos egyedszámváltozást fejezi ki, amit a populáció aktuális növekedési rátájának (r) nevezünk. Ha a populáció növekedését az elérhető táplálék, élettér stb. nem korlátozza, az aktuális növekedési ráta csak a faj biológiai tulajdonságaitól függ. Ezt a fajra, populációra jellemző alap növekedési rátát (amelyre gyakran belső/intrinzik növekedési vagy reprodukzív rátaként hivatkoznak) $r_{\max}$ -szal jelölik. A populáció az alap növekedési rátával valós helyzetekben csak egészen kis populációméretnél szaporodhat, amikor az egyedszám még messze alatta marad a környezet eltartóképességének.

Míg $r_{\max}$ egy specifikus konstans, r a populációnagyság (N) és más tényezők (Y) függvénye: $r = f(N, Y)$, így bármely populáció általános növekedési egyenlete megadható a $dN/dt = r(N, Y)N$ formában, amely visszavezethető a $dN/dt = \{b(N, Y) - d(N, Y)\}N$ egyenletre, amely a natalitás és mortalitás egyedsűrűség-függésének külön vizsgálhatóságát szemlélteti.

Visszatérve a populáció korlátlan növekedésére, a

$$dN/dt = r_{\max}N$$

differentiálegyenlet megoldása: $N_t = N_0 e^{rt}$, amely a folytonos esetben írja le a populáció exponenciális növekedését.

Átfedő generációjú populációk esetén az utódok megjelenése, és így a populáció növekedése sincs T idejű ciklusokhoz kötve – a populáció növekedése nem-szinkronizált. A kiindulási populációnagyság (N_0) tetszőlegesen választott időegység alatt R -szeresére növekszik.

$$N_1 = R \cdot N_0,$$

ahol R' a fundamentális nettó reprodukciós ráta. A populáció tényleges növekedésének feltétele: $R > 1$. t időegység után

$$N_t = N_0 R'^t.$$

Ugyanakkor az egy generáció alatti növekedést definíció szerint továbbra is a nemzedékenkénti nettó reprodukciós ráta határozza meg:

$$N_{T1} = N_{T0} R_0.$$

R' -rel kifejezve:

$$N_{T1} = N_{T0} R'^T,$$

amiből $R_0 = R'^T$; mindkét oldal természetes logaritmusát véve:

$$\ln R_0 = T \ln R'.$$

Az $\ln R'$ kifejezés azonos a populáció belső növekedési rátájával ($r_{\max}$):

$$r_{\max} = \ln R_0 / T.$$

Végezetül álljon itt egy táblázat, mely összefoglalja a különböző reprodukciós ráták elnevezését és definícióit (3. táblázat):

A logisztikus növekedés modellje. Természetes körülmények között a populációk gyakran forráskorlátozottak, s így sem születési, sem halálozási rátájuk nem független a korlátozott forrásokat hasznosító populáció nagyságától. Az azonos fajú egyedek túlélése és szaporodása nagyon hasonló szükségleteken alapszik. Ha a populáció nagysága folytonosan növekszik, akkor az egyedek összesített szükséglete egy pont után óhatatlanul túllépi az elérhető források mennyiségét. Ilyenkor a faj egyedei között versengés, kompetíció lép fel, melynek általános definícióját így fogalmazhatjuk meg: a kompetíció olyan egyedek közötti kölcsönhatás, amelyet korlátozott forrásra fennálló közös szükséglet hoz létre, és a versengő egyedek egymás túlélését, növekedését és/vagy reprodukciós rátáját csökkentik. A

3. táblázat. A populáció reprodukzív rátáinak összefoglalása

Jele	Elnevezés	Definíció	A populáció stabil, ha
R_0	nemzedékenkénti reprodukzív ráta (konstans)	diszkrét generáció esetén: $N_{T1} = N_{T0}R_0$	$R_0 = 1$
R'	fundamentális nettó reprodukzív ráta (konstans)	tetszőleges időtartam alatt (t): $N_{t+1} = N_t R'$	$R' = 1$
R	aktuális reprodukzív ráta [$R = f(N, Y)$]	egy generáció alatt: $N_{T+1} = N_T R$, $R = \Sigma F_x / a_0 = \Sigma l_x m_x$	$R = 1$
$r_{\max}$	belső reprodukzív ráta (konstans)	ha a populáció nem limitált, az egy főre eső növekedési sebesség	$r_{\max} = 0$
r	aktuális reprodukzív ráta [$r = f(N, Y)$]	populáció aktuális növekedési sebessége: $r = (dN/dr)(1/N)$	$r = 0$

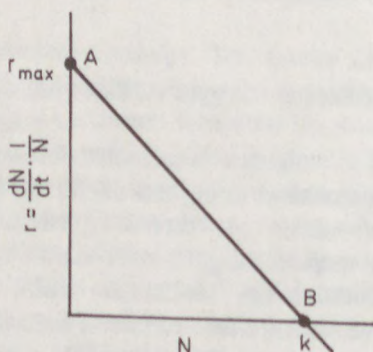
kompetíció végső eredménye az egyed csökkent hozzájárulása az utódgenerációhoz.

A közel azonos szükségletek és a limitált források következtében a populációnagyság növekedtével az egyedek között egyre erősebb kompetíció lép fel, amelynek hatását úgy vehetjük figyelembe, hogy az aktuális növekedési rátát a populációnagyságtól tesszük függővé: $r = f(N)$. Legegyszerűbb módon ezt egy fordítottan lineáris függvénykapcsolat feltevéseivel, illetve modelljeinkbe építésével szimulálhatjuk. A kompetíció hatására az aktuális növekedési ráta csak $N = 0$ -nál azonos a belső növekedési rátával ($r_{\max}$), az egymással versengő egyedek számának növe-

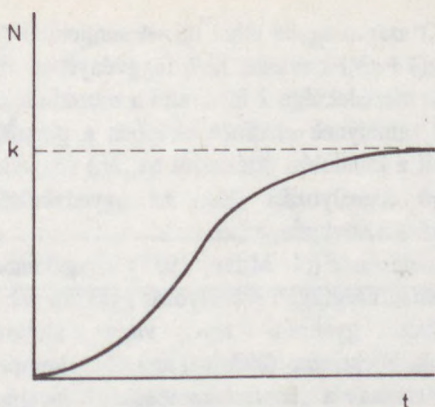
kedtével azonban lineárisan csökken K -ig, a környezeti limitáltság által megszabott populációnagyságig: a környezet eltartóképességéig (25. ábra). E pontban a populáció egyensúlyba kerül, növekedése zérus ($dN/dt = 0$), a halálozások és születések száma egyenlő. K értékét meghaladva a halálozási ráta nagysága a születési rátáét meghaladja, a populáció nagysága csökkenni kezd. AB egyenes egyenlete $(dN/dt)(1/N) = r_{\max} - (r_{\max}/K)N$, amiből dN/dt -re átrendezve megkapjuk a logisztikus függvény (Verhulst, 1838) ismert alakját:

$$dN/dt = Nr_{\max}[(K-N)/K].$$

A logisztikus függvény grafikonját gyakran s-alakú vagy szigmoid görbének nevezik (26. ábra). A logisztikus egyenlettel jellemzett populáció nagysága kis egyedsűrűségnél még messze a környezet eltartóképessége alatt van $N \ll K$, így a $(K-N)/K$ hányados értéke közelítően 1, ezért exponenciális növekedést tapasztalunk. A csökkenő aktuális reprodukzív ráta és a növekvő egyedszám a görbe inflexiós pontjában ($N = K/2$) eredményezi a populáció leggyorsabb növekedését. Mikor a populáció a környezeti eltartóképesség értékét megközelíti, $N \approx K$, akkor a $(K-N)/K$ hányados értéke, és emiatt a populáció növekedése is zérushoz tart. K tehát olyan stabil, egyensúlyi populációméret, amelyet a fenti feltételrendszerben a populációk a kezdeti nagyságuktól függetlenül közelítenek.



25. ábra. Az aktuális növekedési ráta függése az egyedsűrűségtől



26. ábra. A logisztikus növekedés grafikonja

Az egyedsűrűségfüggő növekedés diszkrét modelljei. A folytonos esethez hasonló megfontolások alapján építhető fel a diszkrét generációjú élőlények logisztikus növekedési egyenlete. Az egyedsűrűség növekedésével fokozódó intraspecifikus kompetíciót kifejezhetjük úgy is, hogy N_t/N_{t+1} : a nemzedékenkénti aktuális növekedési ráta reciproka lineárisan nő a kiindulási populációnagysággal, egészen $N_t/N_{t+1} = 1$ -ig, a K -nál bekövetkező populációnövekedés megálltaig (26. ábra). Az egyenes egyenletét az exponenciális modell növekedési rátájának helyére behelyettesítve az

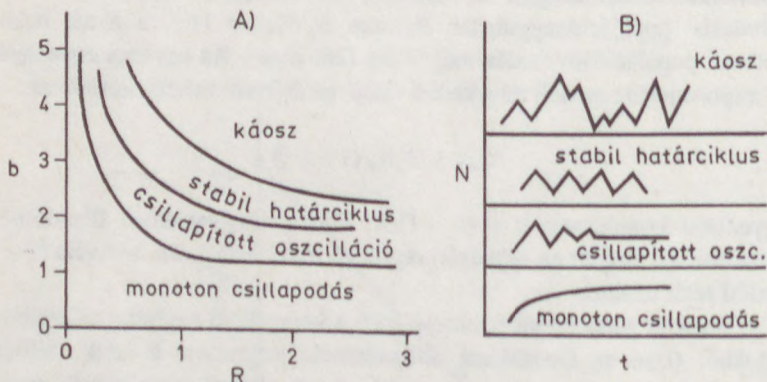
$$N_{t+1} = N_t R_0 / (1 + a N_t)$$

egyenletet kapjuk, ahol $a = (R_0 - 1)/K$. Ebben az egyenletben állandó növekedési ráta helyett az egyedsűrűségfüggő $R_0/(1 + a N_t)$, ún. aktuális növekedési rátát találjuk.

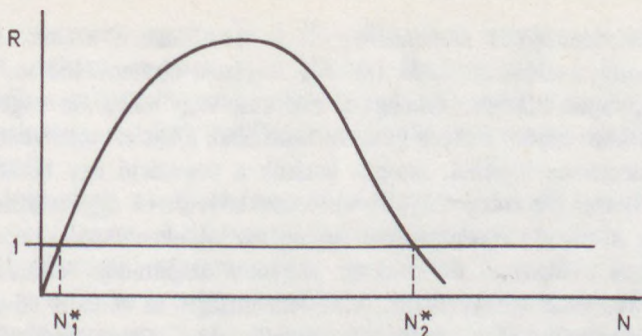
Diszkrét generációjú fajok esetében a kompetíció hatását az élettáblázatokból (lásd az élettáblázat felépítésénél) megismert k érték (killing power, nem tévesztendő össze a környezet eltartóképességével) segítségével becsülhetjük meg. A k érték az egész generációra nézve az első és az utolsó generáció egyedszámhányadosának logaritmusaként adódik. Kompetíció nélkül a születések száma $N_t R_0$, kompetíció mellett azonban

csak $N_t R_0 / (1 + a N_t)$ számú egyed élhet túl. A fentiekből ($N_t R_0$ taggal egyszerűsítve) $k = \lg(1 + a N_t) \cdot k$ értékét $\lg N_t$ függvényében ábrázolva a görbe végső szakaszának meredeksége 1 lesz, ami a mortalitás olyan egyedsűrűség-függését jelzi, amelynek eredményeképpen a populációnagyság nem változik. A modell a kiindulási értékektől (a_0, N_0) függetlenül csak pontos egyedsűrűségfüggő szabályozást (lásd az egyedsűrűségfüggő hatások grafikus felderítésénél) eredményezhet.

Szabadszabványok (pl. Milne, 1957) vizsgálatából nyilvánvalóvá vált, hogy az egyedsűrűségfüggő szabályozás gyakran nem pontos, a populáció növekedését gyakran túl- vagy alulkompenzálja. A túlkompenzációnak Nicholson (1954) „scramble kompetíciója”, míg a pontos kompenzátságnak a „contest kompetíció” fogalma felel meg. Az első esetben az egyedsűrűség növekedtével a kompetíció aránytalanul erőssé válik, ami az egyedszám csökkenését eredményezi, a második esetben a kompetíció az egyedszámmal pontosan arányosan nő, így az a környezet eltartóképességének megfelelő értéken stabilizálódik. A fentiek folyamatos reprezentációjára Maynard Smith és Slatkin (1973) az egyedsűrűség-függés erősségét változtatható paraméterként (b) építette be az előző modellbe:



27. ábra. Az egyedsűrűség-függés hatása a populáció stabilitására. A) stabilitási tartományok az egyedsűrűség-függés és a reprodukzív ráta függvényében; B) a rendszer dinamikus viselkedésének változatai



28. ábra. *Scolytus ventralis* szűbogár növekedési rátájának egyedsűrűség-függése. N_1^* instabil, N_2^* stabil egyensúlyi pont (Berryman és mti., 1987 után)

$$N_{t+1} = N_t R_0 / [1 + (aN_t)^b],$$

amelyben $k = \lg(1 + (aN_t)^b)$. A b paraméter, ha k -t $\lg N_t$ függvényében ábrázoljuk, az egyenes meredekségét adja meg, amely, ha $b > 1$, túlkompenzációt, ha $b < 1$, alulkompenzációt jelez. Ez a modell a generációs növekedési ráta (R_0) és az egyedsűrűség-függés (b) paraméterek értékétől függően a természetes populációkhoz hasonló, változatos dinamikai sajátosságokat mutat (27. ábra).

Más vizsgálatok szerint a reprodukzív ráta egyedsűrűség-függése még bonyolultabb képet mutat. A *Scolytus ventralis* szűbogár reprodukzív rátájának egyedsűrűség-függését az jellemezte, hogy grafikonja két helyen is metszi (N_1^* , N_2^*) az egyensúlyt jelölő $R = 1$ egyenest (Berryman és mti., 1987; 28. ábra). A két egyensúlyi pont közül N_1^* azonban a kis populációsűrűség mellett túlnyomóan ható pozitív visszacsatolási folyamatok miatt instabil. E pontnál $R < 1$, amikor $N < N_1^*$, valamint $R > 1$, amikor $N > N_1^*$, így a populáció bármilyen kis kimozdítása N_1^* -ból, a kimozdítással azonos irányú változást indít meg.

Az alacsony egyedsűrűségnél tapasztalható instabil egyensúlyi pontokat gyakran kipusztulási küszöbértéknek is nevezik. A küszöb alá került populációk főként az egyre ritkább párosodási lehetőség miatt kipusztulnak. Ezt a kis egyedsűrűségnél tapasztalható populáció nagyság-csökkenést első vizsgálója után Allee-effektusnak nevezik.

A visszacsatolás késleltetettsége. A természetben számos negatív visszacsatolást előidéző hatás (mint a források újratermelődése, illetve fogyása, ragadozás stb.) önmaga is ciklikus, vagy változása véges idejű történésekhez kötött, melyek gyakran hosszabbak a hatást elszenvedő populáció generációs idejénél. Ezek a hatások a populáció egy korábbi létszámával lesznek arányosak, késleltetetten követik az egyedsűrűség változásait. A negatív visszacsatolási folyamatok késleltetettsége a populációk stabilitását csökkenti, és gyakran nagyobb amplitúdójú ciklikus változásokhoz vezet (May, 1973). A késleltetettséget az aktuális növekedési ráta megváltoztatásával építhetjük modelljeinkbe. Feltételezve, hogy a késleltetettség egy generációnyi, a növekedési egyenlet:

$$N_{t+1} = N_t R / (1 + a N_{t-1}).$$

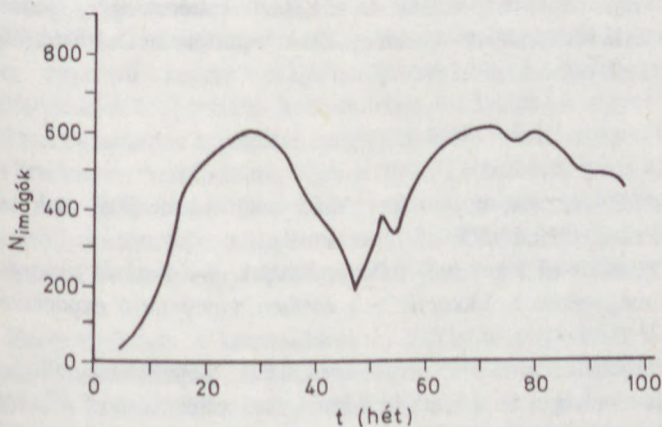
A késleltetettség nélküli modell R minden értékére monoton csillapodással reagál a környezeti eltartóképességtől különböző N_0 kiindulási értékre. Az új szituációban a modell dinamikus viselkedése a kisebb stabilitás irányába változik meg. A szimulációk szerint $R > 1,33$ értékeknél monoton csillapodás helyett csillapodó oszcillációval áll be az egyensúly. A késleltetettség destabilizáló hatása, mint erről a szabályozásról szóló részben (lásd Fázisportré-analízis) még szó lesz, fontos szerepet játszik egyes erdei kártevő rovarok gradációiban is.

Laboratóriumi és szabadföldi kísérletek. Az intraspecifikus kompetíció hatását sokan tesztelték laboratóriumi körülmények között. Ezekben a kísérletekben állandó környezet és táplálékellátottság mellett figyelték különböző fajok populációinak növekedését. Carlson (1913) élesztőkultúrában, Gause (1934) *Paramecium*-tenyészetben talált a logisztikus növekedés egyenletével jól leírható populációnövekedést. Bonyolultabb életmenetű állatoknál a kísérletek eredménye azonban korántsem egyezett ilyen szépen a modell predikcióival.

Park és munkatársai (1964) lisztbogár (*Tribolium*) fajokat tenyésztettek konstans mennyiségű lisztben, és azt találták, hogy a folyamatos növekedés végén a populáció egy rövid ideig tartó egyensúlyi állapotba került, majd csökkenni, és folyamatosan fluktuálni kezdett. Hasonló tapasztalatai voltak Birch-nek (1953) rizszsizsikkal (*Calandra*

oryzae), melynek populációja a 100 hétig tartó megfigyelés alatt két diszkrét csúcsot mutatott (29. ábra). Desharnais és Liu (1987) kísérleteiben a *Tribolium castaneum* populációk stabil határciklusokban állapodtak meg, amelyek stabilitását a szerzők perturbációs kísérletekkel ellenőrizték.

A logisztikus növekedés modellje a kísérletek tanúsága szerint nem képes megmagyarázni a bonyolultabb élettörténetű rovarok populációméret-változásait (Murray, 1979). Ennek oka: 1. ezekben a populációkban nem áll be a stabil (élettáblázati) kormegoszlás (környezet nem elég állandó, hogy a születési és halálozási program állandósulhasson); 2. az egyik generációból származó imágók akár több utódgenerációt is túlélhetnek, szaporodhatnak (átfedések miatt a diszkrét modell használata helytelen); 3. az egyedsűrűség változása nem hat egyformán minden egyedre, a számlálási egységek – az egyedek – nem egyforma nagyságúak, a populáció számosságának növekedte leplezheti, hogy biomasszájának növekedése már lelassult vagy egyensúlyba jutott; 4. végül természetes körülmények között nem áll fenn az a modellbeli feltételezés, hogy a populáció növekedési rátája az egyedsűrűséggel éppen egyenes arányban csökken.



29. ábra. Rizszsizsik (*Calandra oryzae*) populációnagyságának alakulása konstans mennyiségű táplálékon (Birch, 1953 után)

A valós populációk pontosabb leírására törekvő modellekbe — mérlegelve azt, hogy az egyszerű, referenciaként szolgáló logisztikus modell mennyiben magyarázza a vizsgált populációk viselkedését, — be kell építenünk az egyedsűrűség és az idő függvényében változó kölcsönhatásokat (Varley, Gradwell és Hassell, 1973), a belső születési és halálozási ráták sztochasztikus változásait (Costantino és Desharnais, 1981). Figelembe kell még vennünk, hogy a természetes populációk generációváltása nem tekinthető egyetlen lépésnek, mivel azok saját korstruktúrával rendelkeznek, és az egyes korcsoportokban más-más mortalitás és fekunditás tapasztalható.

odt

Korstruktúras növekedési modellek

Populációk növekedésének vizsgálata élettáblázatok segítségével. Az élettáblázat oszlopaiból (lásd a 2. táblázatot) a populáció növekedésének több fontos jellemzője közvetlenül kiszámítható. Az aktuális reprodukciós ráta (R) definíció szerint a kezdeti kohorsz (amely a_0 egyedből/petéből áll) egy egyedének egész élete során létrehozott utódainak átlagos száma. Ezt az értéket egy konkrét vizsgálat során a korcsoportonként létrehozott utódok számának összegzéséből és a kezdeti kohorsz egy egyedére eső hányad kiszámításából, de ugyanúgy a korcsoportonkénti várható (átlagos) fekunditások összegzésével is megkaphatjuk:

$$R = \Sigma(F_x) / a_0 = \Sigma l_x m_x.$$

Ha feltételezzük, hogy a populáció a környezete által csak kevésbé limitált, az élettáblázatból számított aktuális reprodukciós rátát [alap reprodukciós rátaként (R_0) kezelve] felhasználhatjuk egy diszkrét exponenciális modell megadásakor. Ekkor $R > 1$ esetben a populáció exponenciálisan nő.

E modellt korstruktúrával rendelkező populációra alkalmazva, speciális tanulságot vonhatunk le a korstruktúra változására. Állandó környezetben, ahol az egyes korcsoportokra az egymást követő generációk során ugyanolyan hatások hatnak, állandósul a korszpecifikus halálozás és szaporodás, a korcsoportok aránya is konstans marad: a populáció stabil,

ún. élettáblázati kormegoszlást mutat. Ha $R > 1$ a környezet állandóságára csupán a növekedés kezdetén számíthatunk. Az egyedszámmal növekvő intraspecifikus kompetíció miatt később a genetikailag meghatározott, potenciális túlélési és szaporodási képesség nem realizálódhat, az aktuális növekedési ráta elmarad R_0 -tól. Az állandó nagyságot elért populációk aktuális növekedési rátája egységnyi. Az ilyen zérus növekedéssel „exponenciálisan növekvő” populációk kormegoszlása, mivel környezetükkel egyensúlyba kerültek, tartósan állandó.

Ilyen esetben a kormegoszlás könnyen kiszámítható: az egyes életkorok (x) aránya (c_x) megkapható a populáció átlagos születési rátájából (b) és a korszpecifikus túlélésből (l_x) (Murray, 1979):

$$c_x = bl_x.$$

A populáció generációs idejét szintén kiszámíthatjuk élettáblázati adatokból (Birch, 1948; Leslie, 1966):

$$T = (1/R_0) \sum l_x m_x x.$$

Megjegyzendő azonban, hogy a fenti exponenciális modell által létrehozott stabil koreloszlás valójában helytelen elnevezés, mert nem takar valódi stabilitást. Létrejöttében negatív visszacsatolás nem játszik szerepet, hanem egyszerű matematikai következménye az általunk kikötött kezdőfeltételeknek: konstans korszpecifikus mortalitás az egyes korcsoportokban és konstans szaporulat. Egy perturbáció utáni visszatérésről csak olyan értelemben beszélhetünk, hogy a zavarás elmúltával ismét az eredeti módon realizálódhatnak a genetikailag rögzített szaporodási és mortalitási programok, amelyek a korcsoportok arányát beállítják, de ugyanezen mechanizmusok az eredeti egyedszám visszaállítására már nem alkalmasak.

Mátrixmodellek. A korstruktúrával rendelkező populációk dinamikai jellemzése nehéz feladat. Az ilyen típusú problémák megoldásához mátrixmodellek használhatók. Segítségükkel 1. a korstruktúra figyelembevételével jósolhatjuk meg a populáció jövőbeli egyedszám-dinamikáját; 2. mivel a modell az élőlények életmenetét meghatározó paraméterekkel áll kapcsolatban (fitness, reprodukzív ráta), kö-

vetkeztethetünk egy, pl. a túlélési programban bekövetkezett változás hosszú távú hatására (Groenendael, Kroon és Caswell, 1988).

A legegyszerűbb mátrix-modellek determinisztikusan, diszkrét idő-közönként és az időtől független, állandó „algoritmussal” generálják az utódpopulációkat egy általunk megadott kiindulási populációból. Ilyenkor a következő állapot mindig csak az előző állapottól függ, vagyis egy Markov-folyamat. A két állapot közti átmenethez szükséges információt a tranzíciós mátrix (T) tartalmazza. A populáció aktuális állapotát rögzítő N_t mátrixból a következő állapot N_{t+1} mátrixát a tranzíciós mátrixszal való szorzással kaphatjuk meg (Izsák, Juhász-Nagy és Varga, 1981):

$$N_{t+1} = TN_t,$$

ahol N_t és N_{t+1} oszlopvektorok a populáció egyedszámát tartalmazzák korcsoportonként. T tranzíciós mátrix a modellséma rugalmasságát biztosítja: a generációk közti átmenetek szabálya a mátrix elemeinek definiálásával szinte tetszés szerint bonyolítható. Így bonyolult életmenetű élőlények is modellezhetők, ahol az egyes korcsoportok vagy stádiumok különféle valószínűségekkel mehetnek át egymásba, illetve hozhatják létre egymást (pl. Desharnais és Lin, 1987).

A legegyszerűbb mátrixmodellek közé tartozik a Leslie-mátrixmodell (Leslie, 1945), ahol a populáció korcsoportjai azonos időközönként vannak beosztva, és amely a stabil koreloszlás modelljét (lásd az élettáblázatoknál) tükrözi: a populáció korcsoportmegoszlása állandó és exponenciálisan nő.

$$\begin{bmatrix} n_{1,t+1} \\ n_{2,t+1} \\ n_{3,t+1} \\ \vdots \\ n_{k,t+1} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} f_1 & f_2 & \dots & f_{k-1} & f_k \\ p_1 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ 0 & p_2 & \dots & 0 & 0 \\ \vdots & \vdots & \dots & \vdots & \vdots \\ 0 & 0 & \dots & p_{k-1} & 0 \end{bmatrix} \cdot \begin{bmatrix} n_{1,t} \\ n_{2,t} \\ n_{3,t} \\ \vdots \\ n_{k,t} \end{bmatrix}$$

A tranzíciós mátrix első sora a korszpecifikus fekunditási értékeket, az átló alatti elemek pedig a korcsoportok túlélési valószínűségeit adják meg (lásd még Juhász-Nagy és Vida, 1978; Krebs, 1978; Vandermeer, 1981).

Idézve Krebs (1978) példáját, tételezzünk fel egy élőlényt, amely 3 évig él, évente csak egyszer szaporodik, egyéves korában 2, kétéves

korában pedig 1 nőstény utódot hoz létre. Egy ilyen élőlény életmenetét az alábbi tömörített élettáblázat szemlélteti:

x	l_x	m_x
0	1	0
1	1	2
2	1	1
3	1	0
4	0	-

A tranzíciós mátrix közvetlenül származtatható az élettáblázatból:

$$\mathbf{T} = \begin{bmatrix} 2 & 1 & 0 & 0 \\ 1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 1 & 0 \end{bmatrix}.$$

A kezdeti populációból (N_0) kiindulva, mely példánkban egyetlen egyéves nőstényből áll, a tranzíciós mátrixszal való szorzással kapjuk az első utódgenerációt (N_1). A mindenkor utódgenerációt a szülőgeneráció helyébe helyettesítve, az iterációt ismételve tetszőleges ideig követhetjük nyomon a mátrixmodell által leírt exponenciális populációnövekedést:

$$N_0 = \begin{bmatrix} 1 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \end{bmatrix}, \quad N_1 = \begin{bmatrix} 2 \\ 1 \\ 0 \\ 0 \end{bmatrix}, \quad N_2 = \begin{bmatrix} 5 \\ 2 \\ 1 \\ 0 \end{bmatrix}.$$

Több faj kölcsönhatásait figyelembe vevő modellek

A kölcsönhatások típusai. A csupán egy faj populációnövekedését leíró modellekben a többi élőlény a külvilág részeként, egyedi hatásában megkülönböztethetetlenül befolyásolja a vizsgált populáció egyedszámváltozásait. Egy rendszer keretein belül, annak elkülönült elemeiként vizs-

gálhatjuk egyszerre két vagy több faj populációdinamikáját is, melyek a modellekben megalkotott szabályok szerint (a külvilág hatásait is figyelembe véve) alakítják egymás növekedési rátáját. A különböző típusú kölcsönhatások modellbeli működtetése az élőlények közötti gazdag kapcsolatrendszer lényeges elemeinek és szabályainak kiemelését, ill. megértését segíti.

A kölcsönhatásokat az egymásra ható fajok aktuális reprodukzív rátájára gyakorolt pozitív vagy negatív hatások szerint csoportosíthatjuk (4. táblázat). Az osztályozás (természetesen) nem tökéletes és a táblázat egyes celláiról sem egyformák az ismereteink. Egyre többet tudunk már a mutualista kölcsönhatásokról, melyek a kezdeti vizsgálatok szerint fontos szerepet játszanak a fajok együttélésében (Boucher, 1985). Kevésbé kutatottak azonban még az amenzalista és kommenzalista típusú kölcsönhatások.

A (+ -) kölcsönhatástípusba sorolhatók részletesebb felbontásban: a) mikroparaziták és gazdáik kapcsolata. Az idetartozó élősködők főként a gazdaszervezetek sejtjeiben és szöveteiben élnek, gazdán kívüli, autonóm alakjuk nincs. E kategória főként a virális, bakteriális és más egysejtűek által okozott fertőzéseket foglalja magában; populációdinamikai hatásával az epidemiológia foglalkozik. b) A makroparaziták hatása (klasszikus parazitizmus) gyakran kevésbé negatív, egy részük valójában a kommenzalizmushoz sorolható. c) A parazitoidok lárvái a gazdaállatban élősködve annak pusztulását okozzák, így hatásukban a ragadozáshoz állnak közel. d) A ragadozás, amelyen más fajok egyedeinek megölését, azokból való táplálkozást értjük (Taylor, 1984), pl. a mutualizmussal,

4. táblázat. Fajok közti kölcsönhatások típusai

B \ A	+	0	-
+	mutualizmus	kommenzalizmus	predáció
0		neutralizmus	amenzalizmus
-			kompetíció

neutralizmusal ellentétben tudatunkban speciális magatartásformához és taxonómiai skatulyákhoz kötött (gondoljunk csak arra, hogy milyen gyakran felejtik ki a ragadozók közül pl. a rovarrevő madarakat). e) A herbivória, a növényevés, hatásában változatos lehet: a herbivór rovarok ritkán okozzák a gazdanövény pusztulását, a legtöbb növényevő elhanyagolható mértékben befolyásolja tápnövénye fitnessét (Jermy, 1984). Ez alól kivétel a nevében is a ragadozáshoz sorolt magpredáció (Janzen, 1971)

A fajok közötti, interspecifikus kompetíciót a versengő fajok kölcsönösen egymásra gyakorolt negatív demográfiai hatása definiálja [(-) kölcsönhatás]. Megvalósulása szerint megkülönböztetünk exploitatív (egymás forrásait kimerítő) és interferencia (egymás fitnessét egyéb módon pl. territorialitás, allelopátia csökkentő) kompetíciót.

A táplálkozási szintek között ellenkező irányban összeköttetést teremtő (ürülék-, dög-, avar- és korhadékevő stb.) kapcsolatok, valamint az egyszerre többféle kapcsolatot létesítő állatok besorolása a fenti táblázatba nehézkes, és valószínűleg nem is célszerű. A továbbiakban néhány részletesebben kutatott kölcsönhatást emelünk ki.

Interspecifikus kompetíció. Az interspecifikus kompetícióra szintén érvényes a logisztikus növekedést tárgyaló részben megadott definíció, azzal a kiegészítéssel, hogy a versengő egyedek különböző fajokhoz tartoznak. Az interspecifikus kompetíció elmélete, modelljei más kölcsönhatásokhoz képest jól kidolgozottak (Tilman, 1982; May, 1986; Maynard Smith és Brown, 1986; Connor és Bowers, 1987), a téma vizsgálatának nehézségét a kompetíció szabadföldi vizsgálhatósága, súlyának, szerepének, gyakoriságának megítélése okozza (pl. Wise, 1983). Mivel a most tárgyalandó laboratóriumi kísérletek és a szabadföldi eredmények konzekvenciái között egyenlőre még lényeges az eltérés, erősen vitatott, hogy a populációk szabályozásában (különösen a növény–herbivor-kapcsolatban) kompetitív hatások játszanak-e számottevő szerepet (Jermy, 1985; Strong és mti., 1984; Kozár, 1987).

A természetben az azonos vagy igen hasonló forrásokat igénylő fajok együttélése gyakran megfigyelhető. A hasonló igényű fajok együttélését laboratóriumi körülmények között vizsgálva azonban leggyakrabban azt találták, hogy ha két faj verseng ugyanazon forrásért, az egyik rendszerint

kihal. Hogy pontosan megragadhassuk a természetben lezajló folyamatok lényegét, legelőször is néhány kísérlet értelmezésével kell foglalkoznunk.

Park (1948) két lisztbogárfajon (*Tribolium castaneum*, *T. confusum*) végzett laboratóriumi kísérleteket. A kevert kultúrákból rendszerint egy éven belül az egyik faj kihalt, ami után a másik, az egyfajú kultúrára jellemző egedsűrűséggel élt tovább. Hasonló kísérleteket végzett Gause (1934) két papucsállatkafajon (*Paramecium aurelium*, *P. caudatum*), ennek alapján megalkotta híres alapelvét, amely szerint „két limitált forrásért versengő faj csak akkor élhet együtt, ha egymás növekedését kevésbé akadályozzák, mint (az intraspecifikus kompetíció folytán) a sajátjukat...” (Ayala, 1970).

Az együttélés speciális esetét Ayala (1969, 1970) két *Drosophila* faj között kísérletezte ki. Kezdeti kísérleteiben Park módszerét követte, és valóban azt találta, hogy kijelölhetők olyan hőmérséklet-tartományok, ahol csak az egyik faj lehet nyertes. A köztes hőmérsékleteken azonban — ahol Park kísérleteiben a lisztbogarak közül véletlenszerűen hol az egyik, hol a másik faj győzött —, talált olyan pontot, ahol a drosophilák tartósan együtt éltek.

A fajok koegzisztenciáját vizsgáló kísérletekben a körülményektől függően leggyakrabban csak az egyik (meghatározott) faj maradhat fenn, de egyes fajokra létezhetnek olyan feltételek, amikor bizonytalan, hogy melyik faj kerekedik felül, de olyan feltételek is, amelyek mellett mindkét faj tartósan együtt élhet. Ezeket az eseményeket legegyszerűbben a Verhulst-féle logisztikus modell két fajra alkalmazott változatával szimulálhatjuk. Egyetlen faj — jelöljük 1-es indexszel — logisztikus növekedését a

$$dN_1/dt = r_{\max,1}N_1(K_1 - N_1)/K_1$$

egyenlet írja le. Egy másik faj (2-es index) színrelépése, amely részben ugyanabból a forrásból táplálkozik, az első populáció egyedszámát mintegy megnöveli a saját populációnagyságával (N_2) arányos mértékben. Az arányossági tényező $\alpha_{1,2}$ azt mutatja, hogy a második faj egy egyedének hányszorosa csökkenti a közös forrást az 1-es populáció egy egyedének megfelelő mértékben. Mivel a gondolatmenet a közös forrásra nézve szimmetrikus, a második populáció szemszögéből is felírhatjuk a két populáció növekedési egyenletét:

$$dN_1/dt = r_{\max,1}N_1[K_1 - (N_1 + \alpha_{12}N_2)]/K_1,$$

$$dN_2/dt = r_{\max,2}N_2[K_2 - (N_2 + \alpha_{21}N_1)]/K_2.$$

Milyen populációnagyság-változást jósol ez a modell a kezdetben együttélő két populációban? A kérdést a populációk növekedési, illetve csökkenési feltételeinek vizsgálatával dönthetjük el. Ehhez a két populáció egyedszámának függvényében az ún. zérus növekedési görbét kell ábrázolnunk (Gause és Witt, 1935). Az egyes populációkra az állandó egyedszám feltétele:

$$r_{\max,1}N_1[K_1 - (N_1 + \alpha_{12}N_2)]/K_1 = 0,$$

amiből az $r_{\max,1}N_1/K_1 = 0$ triviális megoldás elhagyásával a

$$K_1 - (N_1 + \alpha_{12}N_2) = 0$$

egyenlőség feltételeit kell vizsgálnunk. Ez az (N_1, N_2) koordináták síkjában egy egyenes egyenlete:

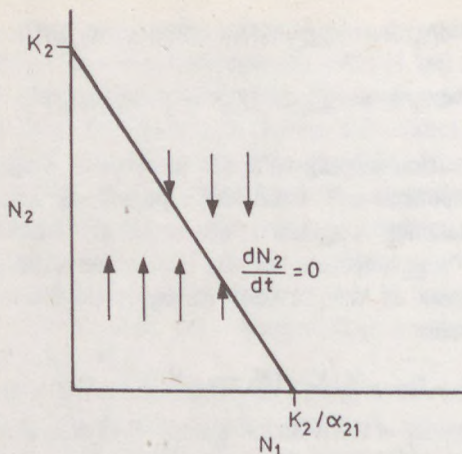
$$N_2 = -N_1/\alpha_{12} + K_1/\alpha_{12},$$

ugyanilyen gondolatmenet alapján az egyenes egyenlete a 2-es populációra:

$$N_2 = -\alpha_{12}N_1 + K_2.$$

Az egyenesek tengelymetszetei a 32. ábráról leolvashatók. A zérus növekedés egyenesén kívüli pontokban a populációk növekszenek vagy csökkennek. Az egyedszámváltozások (N_1, N_2) síkjában az egyes pontokhoz rendelhető vektorokkal ábrázolhatók. A vektorok a két populációból álló rendszer együttes viselkedését jellemzik, nagyságuk és irányuk az egyes populációk saját tengelyük irányában kifejezhető egyedszámváltozásából vektoriális összegzéssel adódik. Például a 2-es populáció konstans N_1 és kis kezdeti N_2 érték mellett a felfelé mutató vektorok irányába egészen az egyenesig növekszik (30. ábra).

A vektorokat követve eljutunk ahhoz az (N_1, N_2) ponthoz, ahol a rendszer egyensúlyba jut. Ennek a pontnak a helye, mint az előző és a kö-



30. ábra. Egy faj zero növekedési görbéje a kompetíciós modell szerint

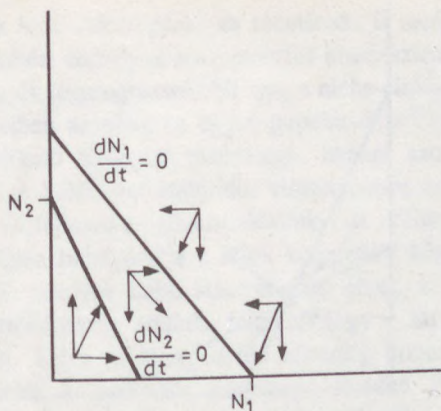
vetkező három ábrán látható (31., 32. és 33. ábra), a két zérus növekedési görbe egymáshoz való viszonyától függ, amit egyszerűen az egyenesek tengelymetszeteivel adhatunk meg. Ha bármelyik populáció zérus növekedési görbéje végig a másiké fölött halad (31. ábra), akkor csak a felső faj maradhat fenn. Ha két görbe keresztezi egymást és

$$K_2 > K_1/\alpha_{12} \text{ és } K_1 > K_2/\alpha_{21},$$

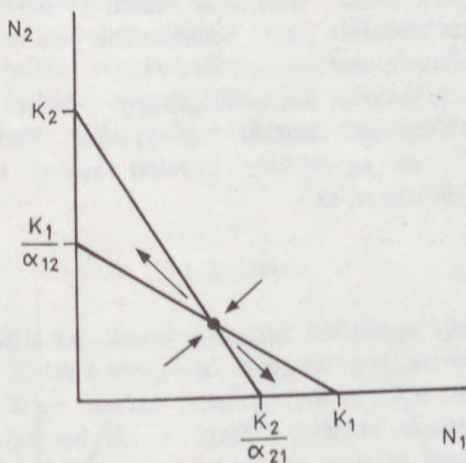
akkor a keresztezési pontban a vektorok tanulsága szerint instabil egyensúlyi állapot jön létre, és hogy melyik faj marad fenn, az a kiindulási értékektől függ (32. ábra). Valódi stabil együttélést csupán az utolsó esetben tapasztalunk (33. ábra), amikor

$$K_2 < K_1/\alpha_{12} \text{ és } K_1 < K_2/\alpha_{21}.$$

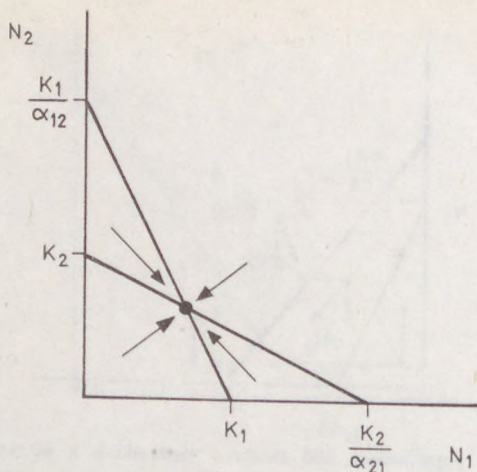
A feltétel úgy értelmezhető, hogy a két fajnál az intraspecifikus kompetíció erősebb, mint az interspecifikus, amiért is a két faj még a másik kihalása előtt eléri saját aktuális környezeti eltartóképességét. Az elmélet e



31. ábra. A két populációból álló rendszer viselkedését a fázistérben vektoriális összegzéssel kaphatjuk meg. Amelyik faj zero növekedési görbéje végig a másiké fölött halad, minden kezdeti egyedszámarányból győztesen kerül ki



32. ábra. Ha két faj zero növekedési görbéje keresztezi egymást, a versengés kimenetele lehet stabil egyensúly (33. ábra.), vagy, mint itt, a kezdeti állapottól függően az egyik faj kihalt



33. ábra. A versengés kimenetele a két faj stabil együttélése

ponton megegyezik a laboratóriumi kísérletek alapján felállított Gause-alapelvvel, melynek erősebb változatát Hardin (1960) állította fel a kompetitív kizárás elvéként: „teljes kompetítorok nem élhetnek együtt” (complete competitors cannot coexist).

A megállapítás hátterét jobban megérthetjük, ha megvizsgáljuk az együttélés fent levezetett feltételét. Az együttélés feltételeit megadó egyenlőtlenségből, az egyszerűség kedvéért azonos környezeti el-
tartóképeséget feltételezve, az

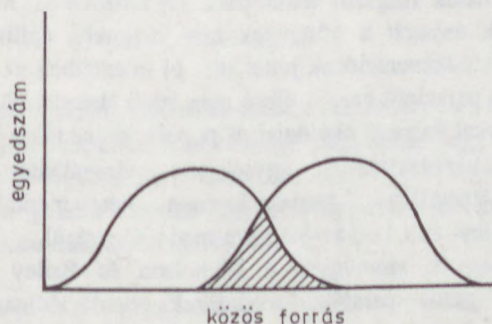
$$\alpha_{12}\alpha_{21} \leq 1$$

egyszerűbb formájú együttélési feltételhez jutunk. Az alfák nagysága – amelyek megmutatják, hogy az egyik faj egyede a másik fajból hányval „ér fel”, ha az adott forrás fogyasztásáról van szó –, döntően a forrás közös hasznosításának mértékétől függ. A két faj forrásfelhasználási görbéjének metszete az $\alpha_{12}\alpha_{21}$ szorzattal arányos (May és MacArthur, 1972) (34. ábra). A kompetitív kizárás elve szerint azok a fajok, ahol az átfedés túl nagy, nem élhetnek tartósan együtt. A fenti modell szerint a kompetíció ily módon formálja az élőlényközösségeket, határt szab az

együtt élő fajok hasonlatosságának és számának. E modelles család és az itt levezetett együttélési szabályok sokdimenziós kiterjesztésén alapul a közösségi ökológia egyik legprogresszívebb ága, a niche-elmélet is.

A természetben azonban az egyes populációkra nem csak az egyik, vagy másik elérhető tápanyag mennyisége, hanem azok tér- és időbeli eloszlása is hat. A különböző stabilitási viszonyokhoz az egyes fajok más-más stratégiát kifejlesztve alkalmazkodtak. A különböző populációk fluktuációját erősen befolyásolja a fajok kompetitív képessége. Az olyan fajok populációi, amelyek stabil környezetben élnek, könnyen elérhetik a környezeti eltartókéesség értékét, feltéve, hogy a faj a kompetícióban nem marad alul. Ezt a jó kompetíciós képesség biztosíthatja, amelyhez rendszerint kisebb kolonizációs képesség, lassúbb fejlődés, nagyobb testméret, 1. vagy 2. típusú túlélés (lásd 22. ábra), generációnként többszöri szaporodás, gyakran territoriális viselkedés is társul. Ezek a tulajdonságok gyakran együtt fordulnak elő, és a populáció egyedszámát a K érték körül tartják, ezért ezeket a fajokat K stratégiistáknak nevezik.

A változékony, efemer élőhelyeket elfoglaló fajokra ezzel szemben kiszámíthatatlan módon, időnként olyan abiotikus változások hatnak, amelyek a populáció sűrűségét erősen lecsökkentik. Ennek következtében az egyedszám, s így a kompetíciós hatások csökkennek, ami a populáció közel exponenciális növekedéséhez vezethet. A növekedés kezdeti szakaszát jól jellemzi a populáció belső növekedési rátája. Gyakori redukciójuk miatt ezeknek a fajoknak nincs szükségük erős kompetíciós



34. ábra. Két faj forráshasznosításának átfedése az együttélés lehetőségét befolyásolja

képességre és fordítva is, a kompetíciós képesség gyengesége az efemer élőhelyekre szorítja vissza őket. Populációik az egy helyütt kihaló, másutt újratelepedő szubpopulációk révén maradnak fenn (fugitív fajok), ezért fontos tulajdonságuk a jó diszperziós és szaporodóképesség. Túlélési görbéjük 3-as típusú, kevésbé fejlett a szülői gondoskodás, a nőstények gyakran csak egyszer szaporodnak életükben. Az életstratégia-kontinuum ezen szélsőséges tulajdonságokkal jellemzett végét elfoglaló fajokat *r* stratégistáknak hívjuk.

Gazda–parazitoid-kapcsolat. A parazitoid fajok közös jellemzője, hogy lárváik egy másik rovarfaj egyedeiben fejlődnek, és ez a gazda pusztulásához vezet. A ragadozással ellentétben, amely tudatunkban leginkább egy speciális viselkedésformával párosul, a „parazitoidizmus” fogalma inkább egy taxonhoz, a Hymenopterák rendjéhez kötődik.

A parazitoid rovarok nagyrészt a Hymenopterák körébe tartozó apró fürkészdarazsak, de parazitoid életmódú rovarokat találhatunk még a legyekhez tartozó Tachinidae családban is. A Trichogrammatidae és Mymaridae családokba tartozó állatkák a legkisebb rovarfélék, mindössze 0,1–1,0 mm-esek, de a nagyobb termetű Ichneumonidae családba tartozók sem haladják meg a 10–20 mm-es nagyságot. A nőstények leggyakrabban tojócsöveikkel átfúrják az áldozat testfalát, és petéiket annak testüregebe tojják, mások a kiszemelt rovar testére vagy, mint a *Cyzenis*, a gazda tápnövényére petéznak.

A parazitoidokat a gazda elpusztítása különbözteti meg a parazitáktól. A parazitoid állatok mégsem tekinthetők ragadozóknak, mivel: a) az áldozat testének anyagát a nőstények nem magukba építik be, hanem közvetlenül az utódgenerációnak juttatják; b) ellentétben az elfogyasztott zsákmánnyal, a parazitált gazdát újból meg lehet támadni. A ragadozókat és a parazitoidokat hasonló ökológiai és populációdinamikai hatásuk miatt azonos modell-kontextusban egységesen vizsgálható csoportként tekinthetjük. Vizsgálatuk hagyományosan két modellcsaládra, a Nicholson–Bailey- és a Lotka–Volterra-modellekre épül.

Először vegyük szemügyre a Nicholson és Bailey (1935) által kidolgozott, a gazda–parazitoid-rendszerek populációdinamikáját leíró modellcsaládot. A szerzők a parazitoidok tulajdonságait figyelembe véve két feltételezéssel éltek:

1. A gazda–parazitoid találkozások száma időegység alatt (N_e) a két populáció egyedsűrűségének (N_t , P_t) függvénye. (Az eseményeket a t -edik generációtól fogva szemléljük.)

$$N_e = aN_tP_t,$$

ahol a a parazitoid hatékonysága.

A parazitoid hatékonyságát megadó „ a ” konstanst Nicholson (1954) a parazitoid élete során bejárt terület nagyságával (area of discovery) hozta kapcsolatba, amelyet ő fajra jellemző állandónak tartott. A képletet felfoghatjuk egy lineáris, nem telítődő funkcionális válasz egyenletének is (lásd a ragadozó–zsákmány-kapcsolatnál), ahol a válasz meredekségét az élet során bejárt terület nagysága határozza meg, de a lerakható peték száma nem limitáló tényező.

Az előző egyenlet kapcsán tett feltételezéseinket két pontba foglalhatjuk össze: az „area of discovery” konstans, és a gazdákkal való találkozás véletlenszerű.

2. Az előző feltétel miatt a gazda–parazitoid-találkozás valószínűségét a Poisson-eloszlás adja meg,

$$p_k = \lambda^k e^{-\lambda} / k!,$$

amelynek várható értéke (λ) a találkozások számának és a gazdaszámnak a hányadosa:

$$\lambda = N_e / N_t.$$

A már parazitált gazdák kezdetben életben maradnak, és a modell szerint a többiőtől megkülönböztethetetlenek. Hogy megtudjuk, hogy hány gazda parazitált legalább egyszeresen, ahhoz az összes gazda számából le kell vonnunk azon gazdák számát, amelyek egyszer sem (nullaszer) parazitáltak. A 0-szor találkozás valószínűsége:

$$p_0 = \exp(-N_e / N_t),$$

amiből a legalább 1 parazitoiddal való találkozásra

$$p_a = 1 - \exp(-N_e/N_t),$$

és a legalább egyszer parazitált gazdák számára pedig az

$$N_a = p_a N_t = N_t [1 - \exp(-N_e/N_t)]$$

egyenletet kapjuk.

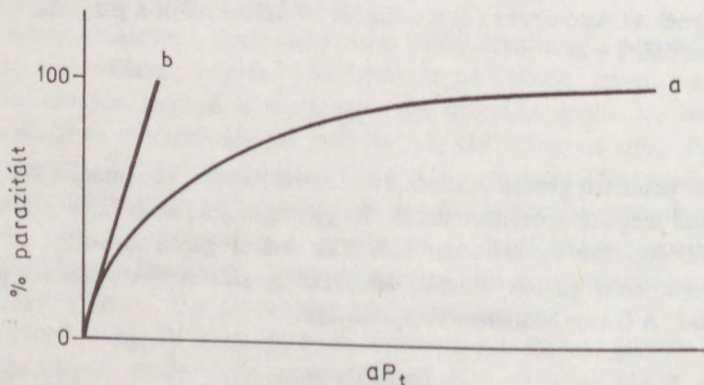
A parazitoidokra jellemző modellhez az 1. és 2. pontokban tett feltételezéseinket együttesen figyelembe véve az

$$N_e/N_t = aP_t$$

összefüggéshez jutunk, melyet a legalább 1 parazitoiddal való találkozást megadó egyenletbe helyettesítve:

$$N_a = N_t [1 - \exp(-aP_t)].$$

Ez utóbbi egyenlet a Nicholson féle „kompetíciós görbét” írja le (35. ábra).



35. ábra. A Nicholson-féle kompetíciós görbe (a), a (b) görbe a parazitáltság alakulását mutatja, ha a parazitoid szisztematikusan keresne

Az a) görbe a parazitáltság növekedését mutatja az „ aP_t ” kifejezés függvényében, ha feltételezzük, hogy a parazitoidok nem ismerik fel a parazitált gazdát. A véletlenszerűen kereső parazitoidpopuláció nagyságával arányosan nő annak a valószínűsége, hogy egy már parazitált gazdával találkozzanak. Mivel a modellben egy gazda csak egy lárva eltartására képes, a parazitált gazdák száma a következő generációbeli parazitoidok számát adja meg:

$$P_{t+1} = N_a.$$

A tovább szaporodni képes (0-szor parazitált) gazdákra érvényes, hogy

$$N_t P_0 = N_t [\exp(-aP_t)],$$

így felírható a gazda- és parazitoidpopuláció növekedését leíró differenciaegyenlet-rendszer, ahol γ a gazdapopuláció növekedési rátája:

$$N_{t+1} = \gamma N_t \exp(-aP_t),$$

$$P_{t+1} = N_t [1 - \exp(-aP_t)].$$

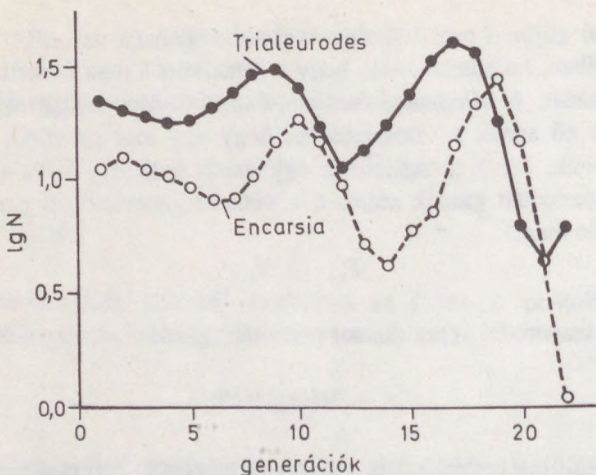
Az egyenletrendszerből $N_{t+1} = N_t$; $P_{t+1} = P_t$ egyensúlyi feltételek mellett a következő egyensúlyi létszámokat kapjuk:

$$N^* = \gamma \ln \gamma / [(\gamma - 1)a],$$

$$P^* = \ln \gamma / a.$$

(N^* , P^*) azonban instabil egyensúlyi pontot képvisel, bármelyik populációt ebből kimozdítva a rendszer divergens oszcillációba kezd.

Számos kísérletet végeztek annak vizsgálatára, hogy a modell helyesen írja-e le izolált körülmények között a gazda-parazitoid-kölcsönhatást. Burnett (1958) a *Trialeurodes vaporariorum* liszteskén és az *Encarsia formosa* parazitoidon végzett laboratóriumi kísérletet, amelyben a generációkat mesterségesen hozta létre úgy, hogy a parazitoidok számát az előző generációban parazitált gazdák számából, a gazdákét a nem parazitált gazdák számának megkétszerezésével nyerte ($\gamma = 2$). A kísérletek



36. ábra. *Trialeurodes* és *Encarsia* populációk egyedszámváltozásának növekvő amplitúdójú ciklusai (Burnett, 1958 után)

eredményét a 36. ábrán láthatjuk. Kimenetele nagyjából a modell által jóslott divergens oszcillációt mutatta, a rendszer stabilitása mégis valamelyest nagyobb volt, mint azt a modellből számították.

A Nicholson–Bailey-modell eredeti formájában nem tartalmaz negatív visszacsatolást (May és mti., 1981), így az általa leírt rendszerekben, a természetes rendszerekkel ellentétben, szabályozó hatás nem érvényesül. A modell ezen hiányosságai nem csak a természetben előforduló populációk viselkedésének leírását teszik lehetetlenné, de mint ezt Nicholson maga is jól látta, ellentétben állnak a szerző szabályozásról vallott téziseivel is. A sűrűségfüggés beépítését a Nicholson–Bailey-modellbe végül is Beddington, Free és Lawton (1975) végezték el, a következő formában:

$$N_{t+1} = N_t \gamma \exp[(1 - N_t/K) - aP_t],$$

$$P_{t+1} = N_t [1 - \exp(-aP_t)],$$

ahol N_t , K és γ függvényében bizonyos tartományokban stabil egyensúlyt

hoz létre. E modellben a negatív visszacsatolást a környezeti eltartóképeség bevezetése, vagyis a gazda limitáltsága okozza.

Ragadozó–zsákmány-kapcsolat. A ragadozás a fajok közötti speciális (+ –) típusú kölcsönhatás. A ragadozópopuláció táplálékszükségletét a zsákmányfaj (vagy fajok) populációjából fedezi úgy, hogy egy ragadozó élete során zsákmányegyedeket öl meg (Taylor, 1984; Begon, Harper és Townsend, 1986).

A ragadozó–zsákmány-rendszerek populációdinamikájának vizsgálatában a Lotka–Volterra-modellből indulunk ki. A modell feltételezi, hogy:

1. A környezet állandó.
2. A fajok egyedsűrűsége megfelelően reprezentálható egyetlen változóval, elhanyagoljuk a különböző fenotípusok és a nemek közötti különbséget.
3. Az interakciók hatása azonnali: a táplálék elfogyasztása és anyagának a ragadozó testébe építése közti időt elhanyagoljuk.
4. A ragadozás a ragadozók és a zsákmányállatok számának szorzatával arányos. Ez a feltételrendszer csak akkor lehet igaz, ha a zsákmány random módon mozog, és a találkozások alkalmával (melyek gyakoriságát az „NP” szorzat jellemzi) állandó valószínűséggel következik be a zsákmányejtés.

Ragadozó hiányában a zsákmánypopuláció növekedését leíró egyenlet:

$$dN/dt = r_{\max}N.$$

Ragadozók jelenlétében a zsákmányölés arányos a ragadozó- (P) és a zsákmánypopuláció nagyságával (N), amit a ragadozók keresési vagy támadási hatékonysága (a) befolyásol. Az exponenciális növekedést a zsákmányul esett egyedek száma csökkenti:

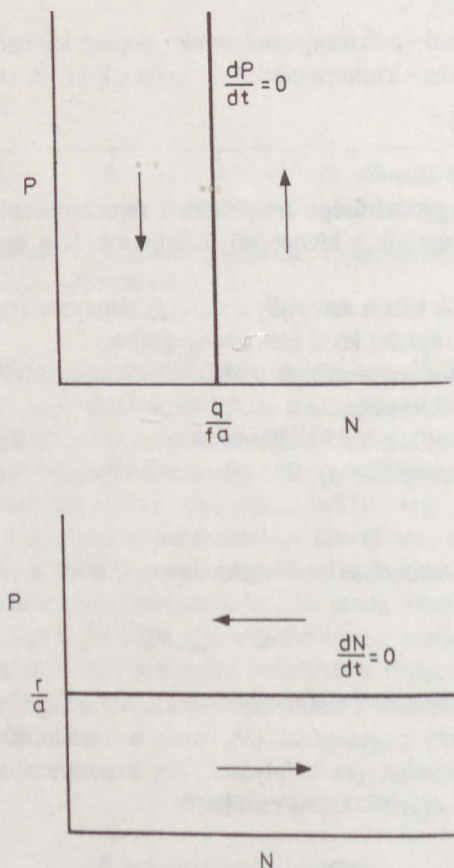
$$dN/dt = r_{\max}N - aPN.$$

A ragadozópopulációt vizsgálva, egy kezdeti populációnagyságot

feltételezve, prédát hiányában exponenciális csökkenést várhatunk:

$$dP/dt = -qP,$$

ahol q a mortalitási ráta. Ha zsákmány is van jelen, a ragadozópopuláció növekedése a zsákmányejtések számától (az előzőekből: aPN) és a



37. ábra. A ragadozó (P) és a zsákmány (N) zero növekedési görbéje a Lotka–Volterra modell szerint, ha a másik populáció egyedszáma konstans

zsákmány felhasználását megadó konstanstól (f) függ:

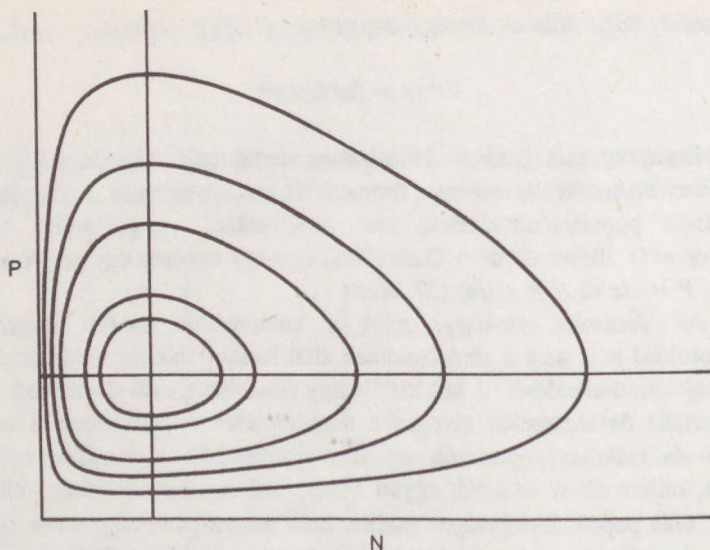
$$dP/dt = faPN - qP.$$

Ezen, egymás hatásait kölcsönösen tartalmazó egyenletekkel leírt rendszer sajátosságait, miként a kompetíciós modell esetében, a fázistérben felvázolt populációnövekedési zéró izoklinekkel vizsgálhatjuk. Ezek ($dN/dt = 0$, illetve $dP/dt = 0$ esetében) egy-egy egyenes egyenletét adják meg: $P = r/a$ és $N = q/(fa)$ (37. ábra).

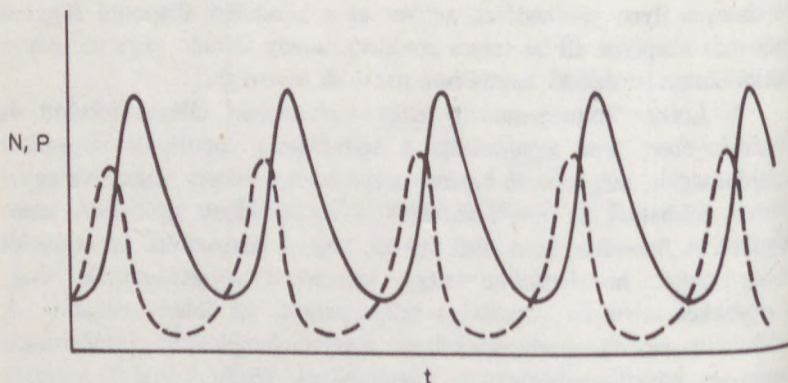
Az ábrázolás csakúgy, mint a kompetíciós modell esetében, vektorokkal adja meg a zéró izoklinek által határolt fázistérrészletekben a populációk viselkedését. A két izoklin egy fázistérben való ábrázolásával a vektoriális összegzéseket elvégezve szemléletesen vizsgálhatjuk a ragadozó- és zsákmánypopulációk együttes viselkedését. A rendszer egyensúlya, mikor dN/dt és dP/dt együtt zérus, csak egyetlen pontban valósul meg. Más populációnagyságok mellett azok nagyságától függően a ragadozó- és zsákmánypopuláció zárt görbék menti periodikus váltakozásait figyelhetjük meg (38. ábra), amit az időben kivetítve a 39. ábra mutat.

A populációk oszcillációit a fázissíkban a kiindulási értékek által meghatározott zárt görbék jellemzik. A populációnagyságok bármilyen megváltozása (pl. környezeti hatásra) azt eredményezi, hogy a rendszer egy másik, koncentrikus pályán folytatja az oszcillációt. A dinamikus rendszerek ilyen viselkedését, amikor az a kiindulási állapottól függően más-más állapotba áll be (nincs atraktor), amely állandó vagy az időben periodikusan ismétlődő, neutrálisan stabilnak nevezünk.

A Lotka–Volterra-modell feltételrendszerében túlegyszerűsített és eredményében sem reprodukálja a természetes populációk dinamikai tulajdonságait, mégis olyan hasznos alapmodell, amelyet finomítva egyre jobban leírhatjuk és megismerhetjük a természetben lejátszódó jelenségeket. A finomítás, pontosítás útja az, hogy a matematikai konstrukciót olyan tagok hozzáadásával vagy kicserélésével változtatjuk meg, amelyekkel bizonyos populációs tulajdonságok jól interpretálhatók. A kibővített modell viselkedéséből a vizsgált tulajdonság természetbeli szerepére következtethetünk. E tulajdonságok között központi szerepet játszik a stabilitási viszonyok vizsgálata, főként azért, mert bizonyos zsákmánypopulációk (melyek lehetnek pl. mezőgazdasági kártevők, nagy



38. ábra. A Lotka–Volterra-egyenletek szerint a ragadozó- és zsákmánypopuláció együttes viselkedése a P - N fázistérben az egyedszámoktól függő koncentrikus zárt görbékkel írható le (Czárán Tamás publikálatlan anyaga)



39. ábra. A Lotka–Volterra-modell fázistérbeli viselkedése az időbe kivetítve P és N szabályos ciklikus változásaival ábrázolható (Czárán Tamás nem publikált anyaga)

tömegben halászott halak, stb.) stabilitása, illetve populációnagysága fontos gyakorlati kérdés.

Az első logikusan feltehető kiegészítő feltételezés az, hogy a zsákmány önkorlátozó, vagyis (a környezeti limitáció hatására) ragadozók híján nem exponenciálisan, hanem logisztikusan növekszik. Az eddigi jelölésrendszert felhasználva:

$$dN/dt = r_{\max}N - (r/K)N^2 - aPN.$$

A két populáció zéró növekedési görbéje a fázistérben:

$$\begin{aligned} r_{\max} - (r_{\max}/K)N - aP &= 0, \\ -q + faN &= 0. \end{aligned}$$

A zsákmány önkorlátozó viselkedése (egyedsűrűségfüggő növekedése) a modellben stabil egyensúlyra vezet (40. ábra).

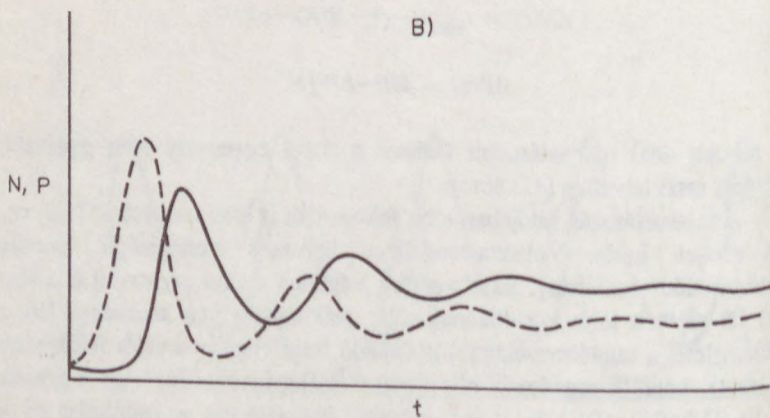
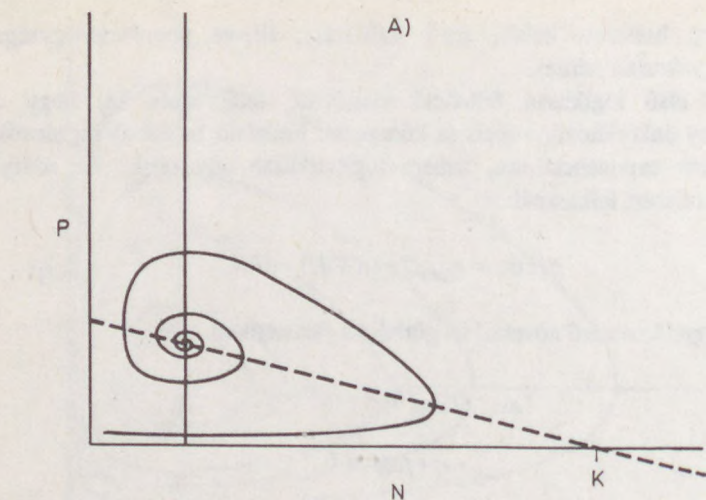
A ragadozó–zsákmány-viszony egy másik modelljében Leslie (in Maynard Smith, 1974) a zsákmány önlimitáltságán kívül beépítette a ragadozó zsákmánytól való egyedsűrűség-függését is.

$$dN/dt = r_{\max}N - (1 - N/K) - aPN,$$

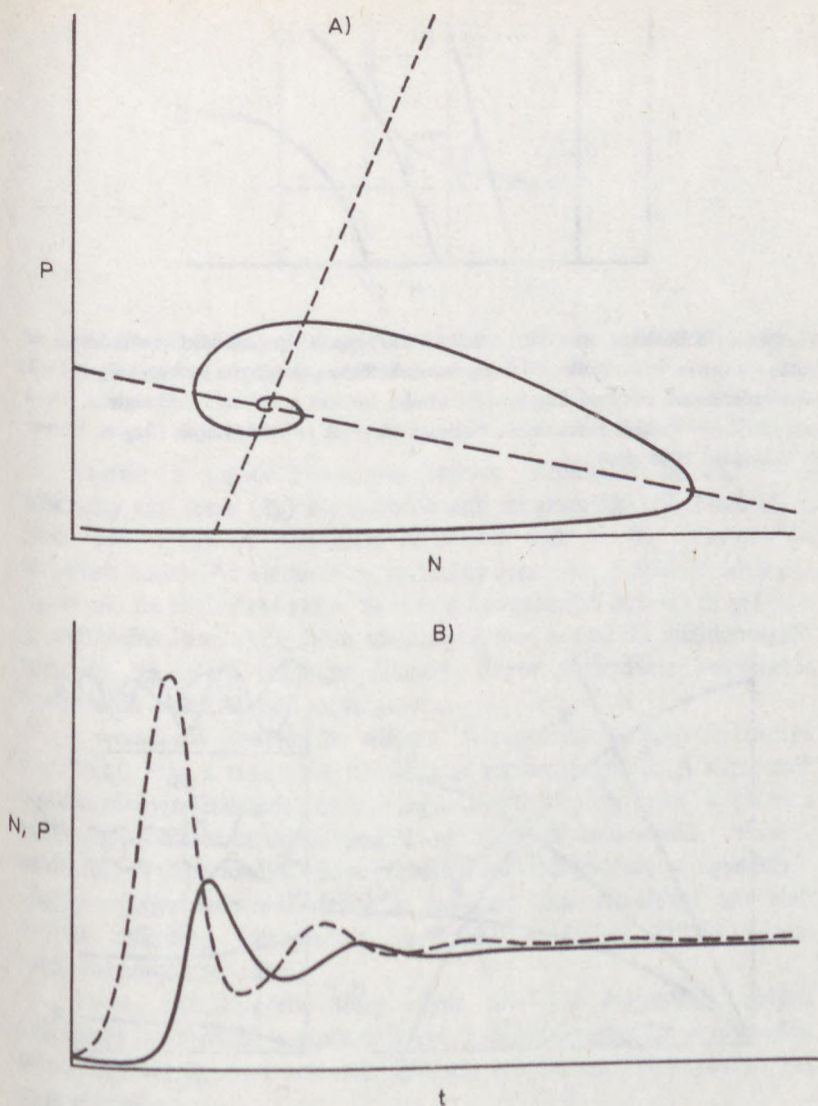
$$dP/dt = faP - bP^2/N.$$

A modell által meghatározott fázistér a stabil egyensúly még gyorsabb elérését teszi lehetővé (41. ábra).

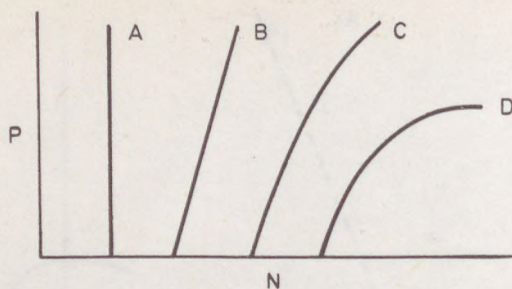
Az önkorlátozás valójában több fokozatban is elképzelhető (42. ábra). Az eredeti Lotka–Volterra-modellben konstans mennyiségű, mindig újratermelődő zsákmány, ha $N > q/(fa)$, végtelen számú ragadozót eltarthat (A), B esetben több ragadozónak több zsákmányra van szüksége. Ezt a szükségletet a ragadozószámmal növekedő interferencia tovább fokozhatja (C eset), végül a ragadozók növekedését zsákmánytól független tényezők is limitálhatják (D). Az egyre erősebb önkorlátozás a stabilitást és a rezilienciát fokozza, növekszik azonban az a zsákmányszint, amelynél az egyensúly megvalósul (43. ábra).



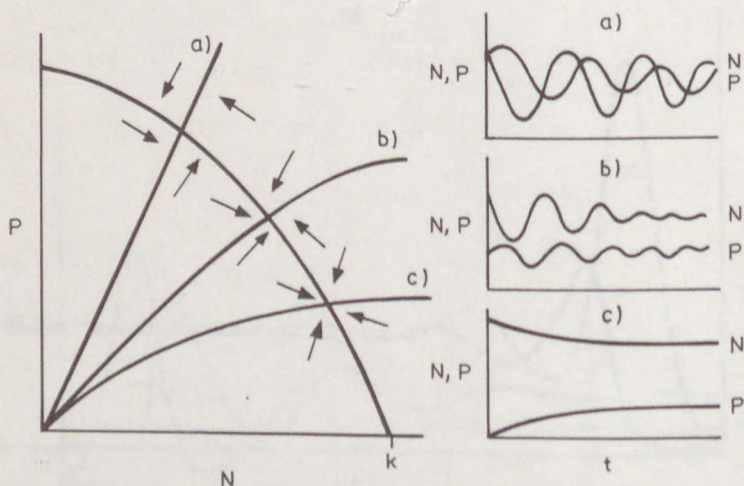
40. ábra. Limitált zsákmány és nem önkorlátozó ragadozó modellje. A): a fázistérben, B): az idő függvényében ábrázolva (Czárán Tamás nem publikált anyaga)



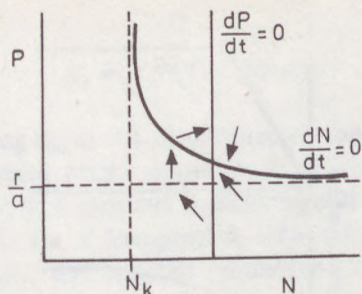
41. ábra A Leslie modell: limitált zsákmány és a zsákmány egyedsűrűségétől függő ragadozó (Czárán Tamás publikálatlan anyaga). A): a fázistérben, B): az idő függvényében ábrázolva



42. ábra. Különböző mértékben önkorlátozó ragadozópopulációk viselkedése. A: Lotka–Volterra izoklin, B: több ragadozónak több zsákmányra van szüksége, C: a ragadozószámmal növekvő interferencia tovább fokozza a zsákmányszükségletet, D: a ragadozók növekedését zsákmánytól független tényezők is befolyásolják (Begon, Harper és Townsend, 1986 után)



43. ábra. A ragadozó önkorlátozása befolyásolja a rendszer dinamikáját. Az önkorlátozó ragadozó a zsákmánypopuláció nagyságát stabil, de magas szinten tartja (Begon, Harper és Townsend, 1986 után)



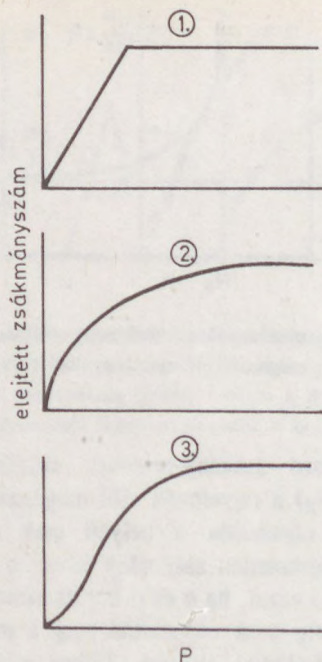
44. ábra. A bűvőhely hatására a ragadozó–zsákmány-rendszer stabilizálódhat. N_R : A bűvőhely védelmében mindig megmenekülő zsákmányállatok száma

Szintén a ragadozó–zsákmány-rendszer stabilitását növeli, ha a zsákmány egy része (N_R) a ragadozók elől megmenekül, pl. bűvőhelyek révén (44. ábra). A ragadozók N helyett csak $N - N_R$ zsákmányhoz férhetnek hozzá. Az elérhetetlen zsákmány lehet a) N állandó hányada: $N_R = cN$. Ez ekvivalens azzal, ha a és q konstansokat $a(1-c)$ és $q(1-c)$ -re cserélnénk, ami pedig nem változtatná meg a modell tulajdonságait; vagy b) N_R , N -től független állandó. Ekkor a rendszer konvergens oszcilláción keresztül stabil egyensúlyt ér el.

A ragadozók funkcionális válasza. A ragadozó–zsákmány-rendszerek dinamikája függ a ragadozók táplálkozási viselkedésétől is. A ragadozók táplálkozási viselkedésének és az elfogyasztott zsákmány mennyiségének a zsákmánypopuláció egyedsűrűségétől való függését funkcionális válasznak nevezzük. A funkcionális válasz görbéje a zsákmánypopuláció egyedsűrűségének függvényében ábrázolja a ragadozó által egységnyi idő alatt elejtett zsákmány mennyiségét. A görbéket Holling (1959) három osztályba sorolta (45. ábra).

Az 1. számú görbe főleg olyan állatokra érvényes, amelyek szűrőgetés útján jutnak a táplálékukhoz. Táplálékfelvételüket a zsákmány mennyiségével egyenes arányban képesek növelni egy bizonyos telítési szint eléréséig.

A 2. típusú görbével jellemezhető a ragadozók nagy része. Alakját a tápláléksűrűség növekedésével egyre csökkenő keresési idő és a kereséstől függetlenül a kezelésre (megragadás, megevés) fordítandó idő (handling



45. ábra. A funkcionális válaszok Holling-féle hármas osztályozása

time, T_H) határozza meg. A ragadozó által elfogyasztott zsákmány mennyisége (N_e) arányos az össz-zsákmánymennyiséggel:

$$N_e = a' T_s N,$$

ahol a' az ún. támadási ráta vagy keresési hatékonyság, T_s a zsákmányolásra fordítható teljes időből (T) a keresésre fordított időt jelöli. A „handling time” (T_H) minden zsákmány elfogyasztásakor egyformán felhasználandó kezelési idő. Képletben kifejezve:

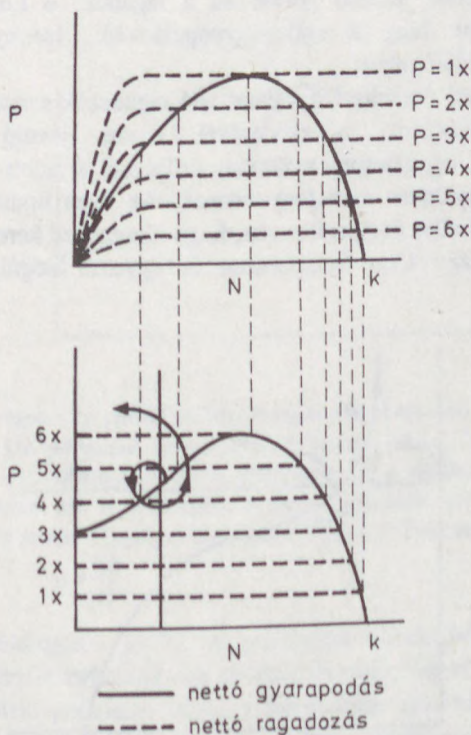
$$T_s = T - T_H N_e,$$

amit az elfogyasztott zsákmánymennyiség képletébe helyettesítve és át-

rendezve

$$N_e = a'NT/(1+a'T_HN)$$

a Holling-féle korong-egyenletet (disk equation) kapjuk (Holling, 1959). Az egyenlet elnevezése onnan származik, hogy Holling megkérte egy laboránsát, hogy bekötött szemmel papírkorongokat szedegessen fel egy asztalról egyenként. Ha a korongokból több volt, kevesebbet kellett tapogatóznia utánuk, de bizonyos sűrűségeen túl az egy korong felszedésével járó bíbelődés miatt már nem bírta gyorsabban gyűjteni a korongokat. A korong-egyenlet analóg módon az elfogyasztott



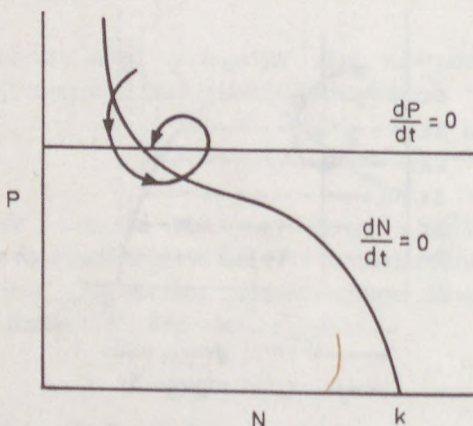
46. ábra. A 2-es típusú funkcionális válasz a ragadozó – zsákmány-rendszert destabilizálja (Begon, Harper és Townsend, 1986 után)

zsákmánymennyiség egyre lassúbb, végül telítődő növekedését írja le a zsákmány egyedsűrűségének függvényében.

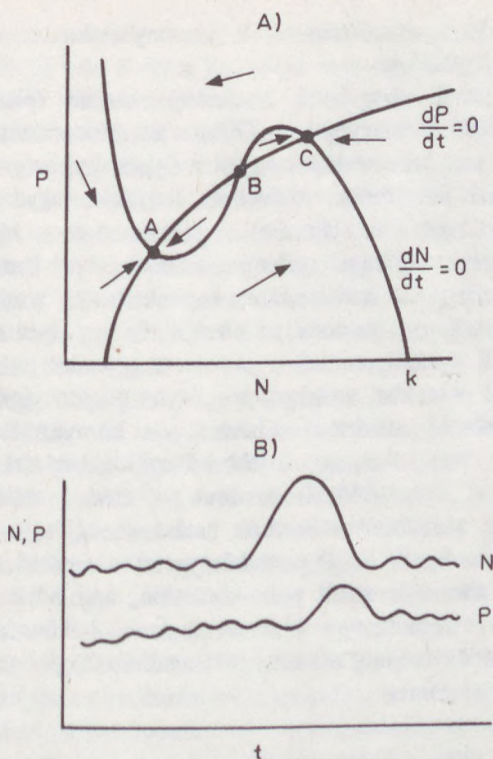
A 2-es típusú funkcionális válasz hatását a ragadozó–zsákmány-rendszer dinamikájára grafikusan a zsákmánypopuláció zérus növekedési görbéjével jellemezhetjük (46. ábra). E görbe minden pontjára elmondhatjuk, hogy az adott (N, P) mellett a populáció nettó gyarapodása és a nettó ragadozás egyforma nagyságú, így a zsákmánypopuláció növekedése összességében nulla. A zéró növekedési görbe alakját a zsákmánypopuláció nettó szaporodási és a ragadozási görbe (melynek alakját a funkcionális válasz, magasságát a ragadozók egyedszáma adja) metszéspontjainak levettítésével kapjuk.

A maximumon átmenő görbe, ha a ragadozó a Lotka–Volterra-feltételek szerint függ a zsákmánypopulációtól, bizonyos régiókban divergens oszcillációt okoz.

A 3-as típusú funkcionális választ adó ragadozók a zsákmánypopuláció egyedsűrűségének növekedésével egyre javuló hatásfokkal zsákmányolnak, míg alacsony zsákmánysűrűségnél az adott fajból relatíve keveset vagy egyáltalán nem fogyasztanak. Az ilyen típusú funkcionális válasz legvalószínűbb magyarázata az, hogy a ragadozó keresési tevékenységének egy vagy több komponense is egyedsűrűségfüggő (Hassell,



47. ábra. A 3-as típusú funkcionális válasz a ragadozó–zsákmány-rendszert stabilizálja



48. ábra. A több egyensúlyi ponttal rendelkező rendszerek viselkedése nagyon érzékeny a kezdeti feltételek kis változására, így perturbációk hatására dinamikája kiszámíthatatlan. A): a zsákmány zero izoklijának kettős görbülete miatt a ragadozó izoklinja három ponton tudja metszeni azt. A és C stabil, B instabil egyensúlyi pont. B): perturbáció hatására kiszámíthatatlanul fellépő gradáció (Begon, Harper és Townsend, 1986 után)

Lawton és Beddington, 1977). A prédaszám növekedtére bekövetkező preferenciaváltozást switching-nek nevezik. A switching révén az alacsony sűrűségű zsákmánypopuláció mintegy búvóhelyen érezheti magát (ennek hatását a zsákmánypopuláció zero növekedési görbéjére már tárgyaltuk), míg a ragadozó az alternatív prédák révén a kiválasztott zsákmánypopulációtól függetlenül, konstans egyedsszámmal fennmaradhat. A búvóhelyha-

tás és az állandó ragadozószám stabil, alacsony zsákmányszintű helyzetet eredményez (47. ábra).

A szabadföldi vizsgálatok eredménye szerint (pl. Fedorov és Gilmanov, 1980; Berryman, 1986) a természetes populációk leggyakrabban nem jellemezhetők egyetlen egyensúlyi helyzettel. Ha több korábban tárgyalt feltevésünket (búvóhely, limitáció, ragadozó 2-es típusú funkcionális válasza, önkorlátozása) a zsákmány és a ragadozó viselkedésére együttesen vesszük figyelembe, az eddigieknél komplexebb, több egyensúlyi pontot tartalmazó rendszert kapunk. Ismét a zéró növekedési görbék ábrázolásához folyamodva, a 48. A ábrán egy ilyen rendszer képét mutatjuk be. B instabil pontból a populáció egyaránt juthat A vagy C lokálisan stabil pontokba, ezek azonban olyan tulajdonságúak, hogy egy nagyobb perturbáció hatására a rendszer C pont környezetéből könnyen A pontba (és fordítva) juthat, míg kisebb változások hatására exponenciális vagy csillapított oszcillációval visszajut az eredeti stabil pontba. A rendszer így a környezeti változások hatására megjósolhatatlanul viselkedik, sokáig az egyik stabil pont környezetében marad, majd hirtelen átkerülhet az alternatív stabil pont körzetébe, ami adott esetben jóval magasabb egyedszámot, egy kiszámíthatatlanul bekövetkező gradációt jelent (48. ábra: B, lásd még a Fázisportré-analízisnél).

POPULÁCIÓK EGYEDSZÁMÁNAK SZABÁLYOZÁSA

Szabályozás és egyedsűrűségfüggő hatások

A természetben található állandóság a szabályozás folyamatával áll szoros kapcsolatban, amelynek szerepe régóta központi helyen áll az ökológiai kutatásokban. A szabályozás gondolata végighúzódtott a fejzet eddigi részein is, elég csak utalni az élettáblázati „stabil” korstruktúrára, a kompetíció hatására vagy az egyes ragadozó–zsákmány-modellek stabilizáló viselkedésére. A következőkben, néhány példán keresztül, megpróbáljuk a szabályozás fogalmát és jelentőségét pontosabban tisztázni.

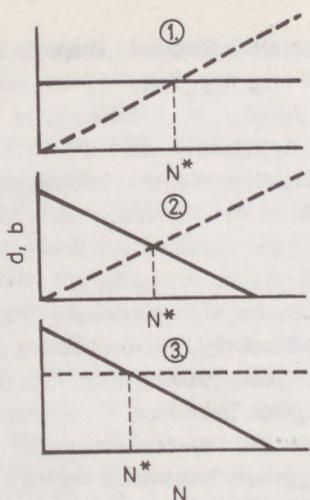
A szabályozás olyan folyamat, amely egy rendszer állapotát egy kitüntetett érték körül tartja. Ez csak negatív visszacsatolás révén

valósulhat meg, melynek során a rendszer változását állapotának a kitüntetett értéktől való eltérése határozza meg úgy, hogy a visszacsatoló folyamat hatása az eredetivel ellentétes.

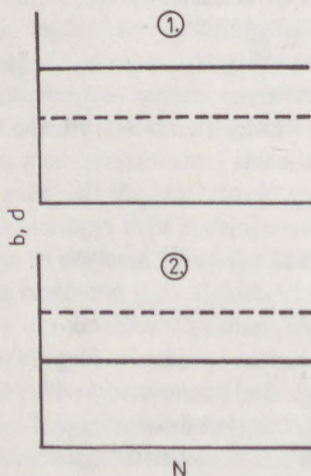
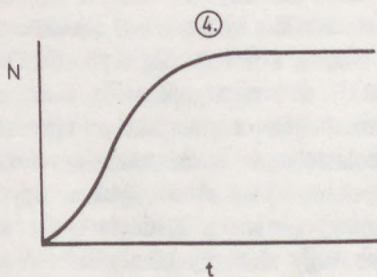
Már a korai ökológiai munkákban, így például Howard és Fiske (1911) a rovarpopulációk dinamikájáról alkotott felfogásában felismerhetjük a mortalitási tényezőkön keresztül ható szabályozás gondolatát: „A természetes egyensúly csak fakultatív hatások eredményeként érhető el, amelyek az egyedek nagyobb arányú pusztulásához vezetnek, amikor a kérdéses rovar abundanciája nagy. ... A vihar, a magas vagy alacsony hőmérséklet által okozott egyedszámcsökkenéseket katasztrofálisnak nevezhetjük, miután rovarokra gyakorolt hatásuk teljesen független azok gyakoriságától vagy ritkaságától.”

Smith (1935) a fakultatív hatásokat egyedsűrűségfüggő, a katasztrofálisokat pedig egyedsűrűség-független hatásoknak nevezte el. Mint később Nicholson (1954) és Haldane (1953) bebizonyították, egy populáció csak úgy maradhat fenn tartósan, ha születési vagy halálozási rátája (ha csak időlegesen is) egyedsűrűségfüggő (49. ábra:A). Igen fontos itt megjegyezni, hogy „ráta” alatt az időegység alatt egy egyedtől átlagosan született utódok számát, illetve egy egyed elpusztulásának átlagos valószínűségét kell érteni. Egy növekvő populációban állandó ráták mellett a születések és halálozások összes száma természetesen nő a populáció nagyságával párhuzamosan, ezért egy egyedsűrűségtől független esemény, pl. egy erős fagy, egy nagyobb populációban több egyedet pusztít el. Egyedsűrűségfüggőnek azokat a hatásokat nevezzük, amelyek az egyedi születési és halálozási valószínűségeket befolyásolják. Egy populáció akkor jut egyensúlyi helyzetbe, amikor a születési és mortalitási ráták egyenlők. Ennek az állapotnak a grafikus ábrázolásban az egyedszám függvényében ábrázolt ráták metszéspontja felel meg. Ez, mint azt a 49. ábrán tanulmányozhatjuk, csak valamelyik ráta egyedsűrűség-függése révén lehetséges (A: 1., 2., 3., 4.). Ha mindkét ráta független az egyedszámtól, a két egyenes egymással párhuzamosan halad, és legyen egyik bármily kevéssel is a másik felett, a populáció exponenciálisan fog növekedni vagy kihal (B: 1., 2., 3., 4.).

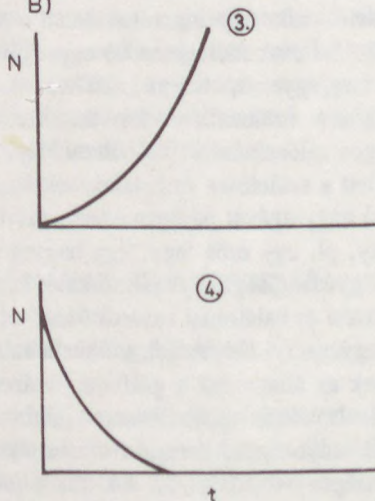
Fontos kérdés azonban, hogy stabil-e a létrejött egyensúly, kimozdítása után a rendszer visszatér-e egyensúlyi állapotába. A stabilitásnak csak szükséges, de nem elégséges feltétele az, hogy a



A)



B)



49. ábra. Az egyedsűrűség-függés hatásai. b (—) és d (--) a populáció átlagos születési, valamint halálozási rátái, N^* egyensúlyi pont. A): Egy populáció csak akkor juthat egyensúlyi állapotba (4.), ha legalább az egyik rátája egyedsűrűségfüggő (a két egyenes metszi egymást, 1.2.3.). B): Ha mindkét ráta független az egyedsűrűségtől (a két egyenes párhuzamos, 1.2.), akkor a populáció vagy exponenciálisan növekszik (3.), vagy kihal (4.).

születési és halálozási ráták görbéi metsszék egymást. A populáció csak akkor tér vissza az egyensúlyi pontba, ha az egyensúlyi egyedszámnál (N^*) kisebb értékeknél a születési ráta a magasabb, N^* -nál nagyobb egyedszámnál pedig a halálozási ráta múlja felül a születésit.

Ez a megközelítés elvi jelentőségű az egyedsűrűség-függés alapvető szerepének bizonyításában. A stabilitás és az egyedsűrűség-függés (density dependence) két olyan jelenség, melyek az 50-es évek óta a populációdinamikai kutatások fő tárgyát képezik. Éles viták folynak mind a mai napig szerepük fontosságáról és természetbeni kimutathatóságáról. Az egyedsűrűségfüggő paradigma klasszikus kritikusai, Andrewartha és Birch (1954, 1984) véleménye szerint: a) az egyedsűrűség-függés az egyensúly feltételezésének logikai következménye; mivel igazi egyensúly nem létezik, az egyedsűrűség-függés feltételezésére sincs szükség; b) nincs értelme külön számon tartanunk egyedsűrűségtől független és egyedsűrűségfüggő faktorokat, mivel a populációkat érő összes hatás függ az egyedsűrűségtől.

Nézetük szerint a populációk nagyságát a természetben megszabják: a) a források (élelem, fészkelőhely, stb.) szűkössége; b) a fenti forrásokhoz való nehéz hozzájutás, a kereső és diszperziós képességek korlátozottsága miatt; c) az idő szűkössége, amely alatt a populáció növekedési rátája pozitív lehet. A szerzők véleménye szerint ez utóbbi korlátozó tényező a legfontosabb a természetes körülmények között: az állatpopulációk fluktuációját az év nagy részében kiszámíthatatlan, kedvezőtlen időjárási vagy más, főként élettelen környezeti tényezők okozzák.

A populációk egyedszámváltozásainak okait feltáró kutatások közül híressé váltak Davidson és Andrewartha (1948) vizsgálatai, amelyekben a szerzők rózsákon élő tripszpopulációkat tanulmányoztak 14 éven keresztül. A vizsgálatok során az időjárás hatását próbálták sokváltozós regressziós analízissel kideríteni. Eredményeik szerint az egyedszám varianciájának 84%-a az időjárás négy összetevőjének tulajdonítható, amiből arra a következtetésre jutottak, hogy az időjárás olyan túlnyomó hányadban befolyásolja a tripszeket, hogy a változásokban egyedsűrűségfüggő tényezők nem játszhattak szerepet. Az ellentábor, Smith (1961), Varley, Gradwell és Hassell (1973) a szerzők eredeti adatait felhasználva olyan modellt konstruáltak, amely az évenkénti lárvális és imágó állapot közötti morta-

litást [a k -értékkel (lásd az élettáblázatnál) mérve] két részre osztotta: $K_{\text{éves}} = k_1 + k_2$. Ebből k_1 az eredeti adatsorból kiszámolt, az időjárásnak tulajdonított (vagyis sztochasztikus) mortalitás értékeivel volt azonos, a maradék mortalitás (k_2) azonban az egyes modell-variációktól függően többé-kevésbé egyedsűrűségfüggő volt.

Gondolatmenetüket követve tételezzük fel, hogy a vizsgált rovarpopuláció szaporulata generációnként tízszeres:

$$\lg N_L(t_1) = \lg N_A(t_0) + 1.$$

A kifejlett állatok számánál [$N_A(t_0)$] 10-szer több lárva [$N_L(t_1)$] lesz a következő generációban, amelyekből a mortalitási tényezők (k_1 és k_2) következtében $N_A(t_1)$ imágó fejlődik ki. A mortalitást a

$$K_{\text{éves}} = k_1 + k_2 = \lg N_A(t_1) - \lg N_L(t_1)$$

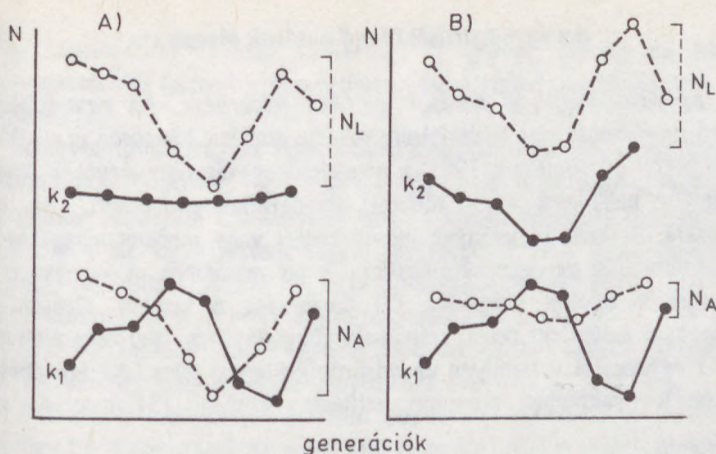
képlet szerint számítjuk.

A „kiinduló egyedszám $\rightarrow$ 10-szeres növekedés $\rightarrow$ éves mortalitás $\rightarrow$ új kiinduló egyedszám” algoritmust 14-szer iterálva a szerzők az eredeti adatokat szimuláló populációs görbéket kaptak, külön a lárvális és külön az adult állapotokra (50. ábra). Hogy az egyedsűrűség-függés szerepét vizsgálják, a szimulációt kétszer végezték el, egyszer egy erős, másodszorra egy gyengén egyedsűrűségfüggő összetevővel:

$$k_2 = 1,275 + 0,11 \lg N_L,$$

$$k_2 = -0,075 + 0,71 \lg N_L.$$

A két futtatás eredményét (50. ábra: A és B) összevetve látható, hogy a lárvális egyedszám az erős egyedsűrűség-függésnél (B) jól korrelál a sztochasztikus mortalitási folyamatokkal (k_1). Ez izgalmas dolog, hiszen, mint a bevezetőből kiderült, az egyedsűrűség-függést a mortalitási ráta és N pozitív korrelációja jelzi, vagyis, ha bevezetünk egy erős egyedsűrűségfüggő mortalitást (k_2 -t), a biztosan a populációnagyságtól függetlenül ható időjárás látszólagosan egyedsűrűség-függően fog viselkedni. Ilyen összefüggést talált Davidson és Andrewartha (1948) is,



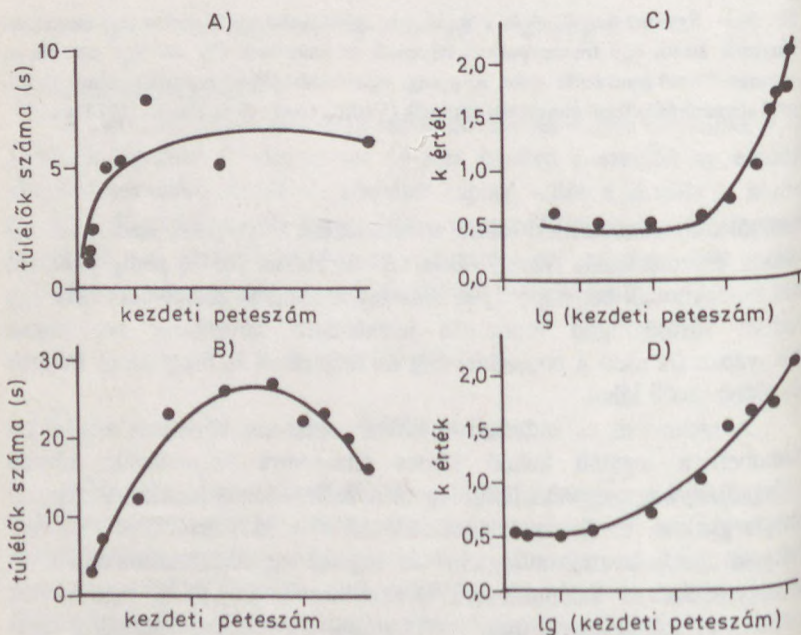
50. ábra. Egyedsűrűségfüggő (k_2) és random, egyedsűrűségtől független (k_1) mortalitási tényezők hatása egy tripszpopuláció lárváinak és imágóinak (N_L és N_A) számára az egymást követő generációk során. A: gyenge egyedsűrűségfüggő mortalitási tényezők, B: erős egyedsűrűségfüggő mortalitási tényezők (Varley, Gradwell és Hassell, 1973 után)

amiből ők a kétségtelenül fontos sztochasztikus folyamatok szabályozó hatására következtek. Varley, Gradwell és Hassell (1973) pedig pontosan azt bizonyították be, hogy ilyen látszólagos időjárás-szabályozás csak egy valódi sűrűségfüggő mortalitás jelenlétében következik be, ennek hiányában (A eset) a populáció még az időjárástól is függetlenül fluktuál és előbb-utóbb kihal.

A nicholsoni és andrewartha-birchi végletesen ellentétes nézetekkel szemben a legtöbb kutató köztes álláspontra helyezkedik: elvben elfogadják, hogy egyedsűrűségfüggő tényezők valóban hatnak, szerepüket mégis gyakran korlátozottnak tekintik. Milne (1957) szerint például szabályozó hatások csak a legfelső és legalsó egyedszámtartományokban érvényesülhetnek. Whittaker (1971) és Elliott (1988) pedig arra hoznak példát, hogy az egyedsűrűségfüggő hatások a populáció elterjedési területének belsejében – ahol a környezet optimálisabb, – érvényesülnek, míg a marginális területeken az egyedsűrűség-független hatások a túlnyomóak.

Az egyedsűrűségfüggő hatások vizsgálata

Egyedsűrűségfüggő hatások grafikus felderítése. Az egyedsűrűségfüggő reprodukciós ráta felderítésére sokféle grafikus lehetőség is alkalmas. Legtöbbjük (pl. Bellows, 1981) a populációnagyság függvényében ábrázol valamely halálozási vagy túlélési demográfiai paramétert. Az ezen pontokra illesztett függvények meredekségét vagy menetét vizsgálva következtethetünk az egyedsűrűségfüggő hatás meglétére. A legegyszerűbb módszer a túlélők számának (S) ábrázolása a kezdeti sűrűség (pl. rovaroknál a lerakott peték számának) függvényében. Bármely eltérés az $y = x$ egyenestől valamilyen egyedsűrűség-függést jelez. Az így ábrázolt adatok leggyakrabban monoton, telítéshez közelítő (51. ábra: A) vagy



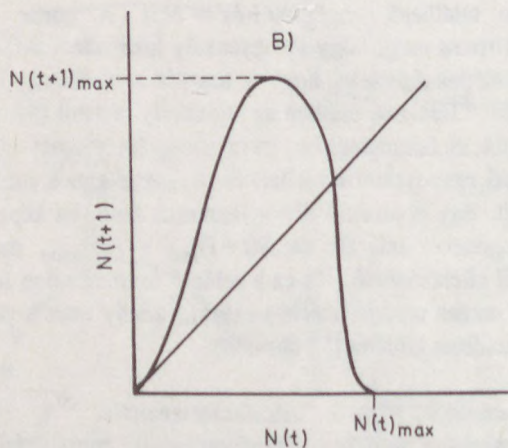
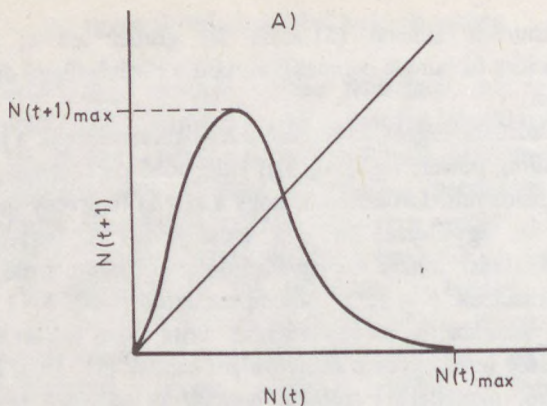
51. ábra. Laboratóriumi rovarpopulációk túlélésének és halálozásának egyedsűrűségfüggése. A): *Stegobium panaceum*, B–D): *Tribolium confusum* esetében (Bellows, 1981 után)

pedig maximumon átmenő (51. ábra: B) görbét adnak; ez utóbbi túlkompenzációra (scramble competition, lásd a sűrűségfüggő diszkrét modelleknél) utal.

A egyedsűrűség-függés felderítésére legalkalmasabbnak a populáció k értékének [killing power, $(\lg N_0 - \lg N_1)$] különböző populációnagyságoknál való mérése bizonyult. Levezethető, hogy a $k(\lg N)$ függvény meredeksége (b) arányos az egyedsűrűség-függés erősségével. Az egyedsűrűségtől független mortalitást, amely kis egyedsűrűségnél fordulhat elő, $b = 0$; a pontos kompenzációt $b = 1$; a túlkompenzációt pedig $b > 1$ jelzi (51. ábra: C). Ugyanakkor, ha az egyedszámot aritmetikus skálán ábrázoljuk, bizonyos sűrűség felett egyenes arányosságot kapunk (51. ábra: D).

A diszkrét modellekkel leírható populációk jellemző tulajdonsága, hogy egy bizonyos számú egyedből álló generáció $N(t)$ mekkora utódgenerációt $N(t+1)$ hoz létre. Az utódgenerációt a szülőgeneráció nagyságának függvényében ábrázoló görbék alkalmasak a populáció perzisztencia- és stabilitási viszonyainak vizsgálatára (Lomniczki, 1988). Az egyensúly mindig a görbe és az $y = x$ (egységnyi meredekségű) egyenes metszéspontjában található, ahol $N(t+1) = N(t)$. A görbe e pontbeli meredeksége határozza meg, hogy az egyensúly lokálisan stabil-e. A stabil egyensúly létrejöttének feltétele, hogy a negatív meredekség 1-nél (45° -nál) kisebb legyen. Ellenkező esetben az egyensúly instabil (52. ábra: A és B eset). A populáció fennmaradása, perzisztenciája viszont elképzelhető stabil és oszcilláló egyedszámok mellett is. A görbe ennek megítélésében is segítséget nyújt. Egy populáció akkor maradhat fenn, ha képes alacsony egyedszámból regenerálódni, és ha $N(t+1)_{\max} < N(t)_{\max}$, mely utóbbi feltétel a görbéről ellenőrizhető. Ha ez a reláció fordítva állna fenn, akkor létezhetne olyan magas utódgeneráció-nagyság, amely után a populáció a következő generációban kihalna (52. ábra: B).

Kulcsfaktor-analízis. A kulcsfaktor-analízist a populáció fluktuációjáért leginkább felelős, „kulcsfontosságú” mortalitási tényezők felderítésére használják. A populáció több generációra kiterjedő élettáblázataiból kiszámíthatók az egyes életszakaszok mortalitását jellemző k értékek generációnként. Egy-egy életszakaszt a mortalitás erősségét megadó k értékén kívül az ott ható fő mortalitási okkal (vagy okokkal) is jellemzünk. Amennyiben egy életszakaszra több mortalitási tényezőt is



52. ábra. A perzisztenciaanalízis során a $N(t+1) = f[N(t)]$ függvény grafikonját elemzik. Az $y = x$ egyenesen 0 növekedést, felette pozitív, alatta negatív növekedést tapasztalunk. $N(t)_{\max}$ a környezet eltartóképessége. A): $N(t+1)_{\max} < N(t)_{\max}$, a populáció fennmaradhat. B): ha $N(t+1)_{\max} > N(t)_{\max}$ reláció áll fenn, akkor létezik olyan magas utódgeneráció-nagyság, amely után a populáció a következő generációban kihal

jellemzőnek találunk, akkor kiegészítő vizsgálatok segítségével meg kell becsülnünk, hogy azok egyenként milyen rész- k értékekkel adhatók meg. Az egyes stádiumok k értékeinek összegzése a generáció teljes mortalitását jellemző K értéket adja (azonos $\lg N_0 - \lg N_{\text{végső}}$ -vel). Elég sok generációra kiterjedő vizsgálattal eldönthető, hogy több év során a különböző mortalitási okok k értékei közül melyik van a legjobb korrelációban a populáció generációnkénti teljes mortalitásával ($K_{\text{összes}}$). A populáció fluktuációját leginkább meghatározó faktort kulcsfaktornak hívjuk (Varley és Gradwell, 1960).

Példaként tekintsük át a kis téliaraszoló (*Operophtera brumata*) kulcsfaktor-analízisét (Varley, Gradwell és Hassell, 1973). Angliában a kis téliaraszoló imágók a talajban november és december folyamán kelnek ki. A szárnyatlan nőtények tölgyfák törzsére másznak fel, ahol a szárnyas hímek felkeresik őket. Párzás után a nőtények a fán raknak petét, amelyek áttelelnek. Áprilisban aztán kikelnek, és az első stádiumú lárvák rügyeken, később leveleken élnek, és ha túlszaporodnak, egész erdőket tarra rághatnak. Nyár elejére a hernyók a földben bebábozódnak. Fejlődésük során a főbb mortalitási tényezők a következők:

- k_1 : A pete és az első lárvastádiumban bekövetkező téli veszteség az első lárvaszámlálásig, amely a szerzők megfigyelései szerint főleg a lárvák korai, a rügyek kipattanása előtti kikeléséből származik.
- k_2 : A *Cyzenis albicans* Tachinida parazitoid légy által okozott lárvakori veszteség. A légy fiatal levelekre rakja petéit, amelyeket szerencsés esetben a hernyó elfogyaszt.
- k_3 : Más parazitoidok által okozott veszteség.
- k_4 : *Plistophora operophterae* kórokozó mikroszporás egysejtű által okozott mortalitás.
- k_5 : Bábpredáció, főként a *Feronia madida* futóbogár és *Philonthus decorus* holyva által.
- k_6 : Bábok parazitoidok (*Chratichneumon culex*) által okozott pusztulása.

Az egyes mortalitási faktorok k értékeik nagysága szerint sorba rendezhetők. A sorrend megmutatja, hogy a kérdéses generáció teljes mortalitásához az egyes tényezők milyen mértékben járulnak hozzá (5. táblázat).

5. táblázat. A kis téliaraszoló egyes életszakaszaiban ható mortalitási tényezőinek nagysága az 1955–56-os években (Varley, Gradwell és Hassell, 1973 után)

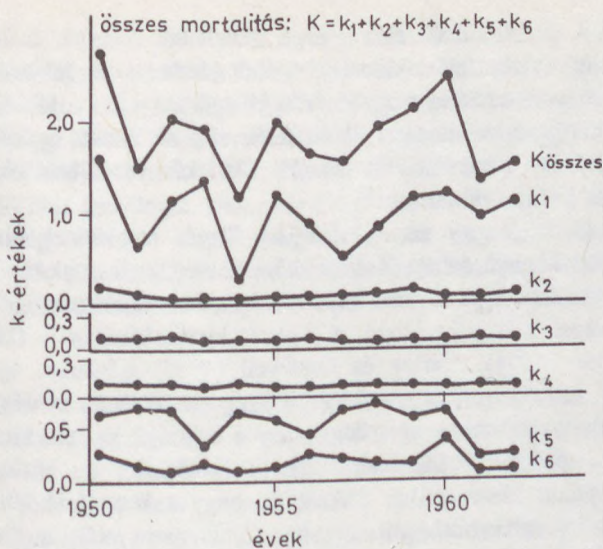
Mortalitási faktor	Fejlődési stádium	k
k_1 : téli veszteség	pete és fiatal lárva	0,84
k_2 : <i>Cyzenis albicans</i>	lárva	0,3
k_3 : egyéb parazitoidok	lárva	0,1
k_4 : <i>Plistophora operophterae</i>	lárva	0,2
k_5 : ragadozók	báb	0,47
k_6 : <i>Cratichneumon</i>	báb	0,27

A petétől a felnőtt állapotig a populáció összes mortalitását a k értékek összegzésével fejezhetjük ki:

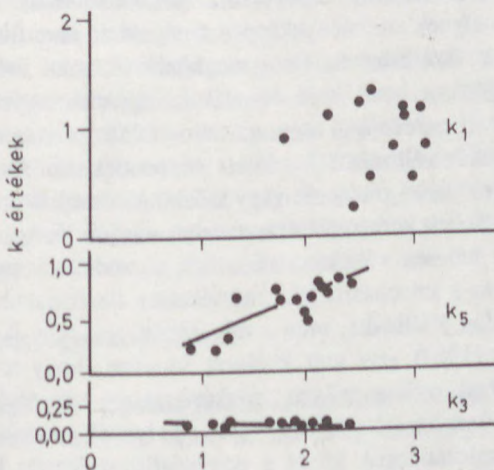
$$K_{\text{összes}} = k_1 + k_2 + k_3 + k_4 + k_5 + k_6.$$

A sokéves vizsgálatsorozat eredményeként kapott k érték sorozatot az idő függvényében ábrázolva megfigyelhetjük, hogy leginkább a k_1 – a téli veszteség – görbéje halad párhuzamosan a teljes mortalitás görbéjével, vagyis a mortalitási tényezők közül k_1 korrelál a legszorosabban a teljes mortalitással (53. ábra). Ennek alapján megállapíthatjuk, hogy a populáció fluktuációjáért felelős kulcsfaktor a téli veszteség. A többi lárvális mortalitási okok (k_2 – k_4) nem jelentősek, míg a k_5 és k_6 tényezők hatása és korreláltsága közepesen erősnek mondható. A populáció fluktuációját meghatározó faktor azonban nem szükségszerűen felelős egyben a szabályozásért is: szabályozó hatással csupán egy egyedsűrűségfüggő tényező bírhat. Azt, hogy valamely faktor egyedsűrűségfüggő-e vagy sem, úgy dönthetjük el, hogy a faktort képviselő k értékeket a populációnagyság függvényében ábrázoljuk (54. ábra).

Legerősebb egyedsűrűség-függést a bábragadozás mutatott ($k_5 = 0,35 \lg N$), melyért főként polifág futóbogarak és holyvák voltak a



53. ábra. A kis téliaraszoló k értékei (Varley, Gradwell és Hassell, 1973 nyomán)



54. ábra. A k érték változásai az egyedsűrűség függvényében (Varley, Gradwell és Hassell, 1973 után)

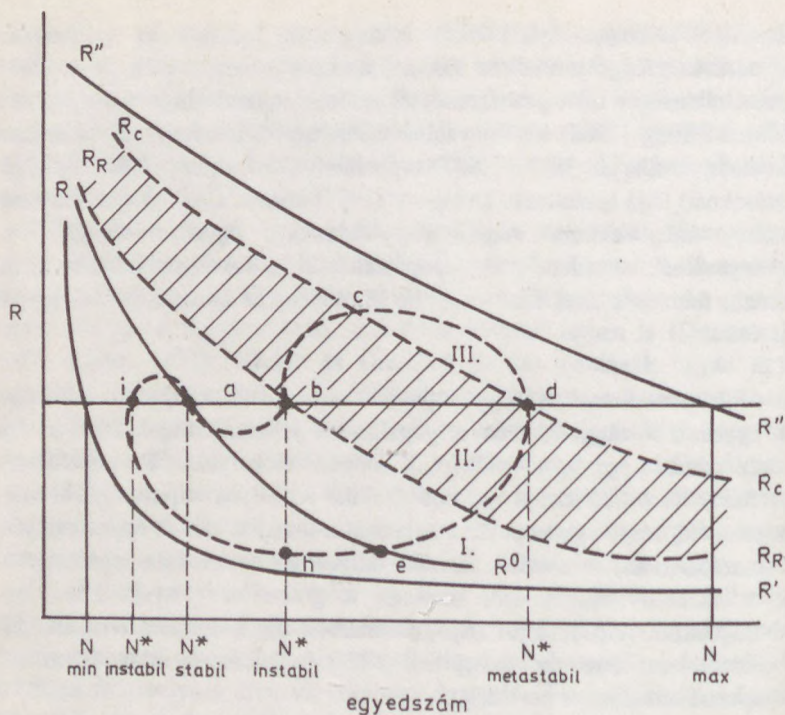
vizsgált 24 közleményből csak 8-ban nem mutattak ki valamilyen egyedsűrűségfüggő mortalitási faktort, de csak 3-ban sikerült egy természetes ellenséget mint szabályozó tényezőt kimutatni. Más rovarpopulációkkal Stiling (1988) kis hányadban talált egyedsűrűségfüggő hatásokat. Eredményei alapján Milne (1957) hipotézisét (lásd az egyedsűrűségfüggő hatásoknál) látja igazoltnak. Dempster (1975) szerint azonban a szabályozó hatások még extrém magas vagy alacsony egyedsűrűségnél sem érvényesülnek okvetlenül, és a populációk ezért lokálisan valóban ki is halnak, fennmaradásuk csak nagyobb léptékben, az újratepedések révén biztosított.

Fázisportré-analízis. Egy populáció reprodukív rátájának változása az egyedszám függvényében a populációra jellemző trajektóriát ír le, amely azonban egy fajon belül (pl. különböző élőhelyeken élő populációk esetében) sem feltétlenül azonos alakú. Az ilyen típusú görbékből megtudható, hogy egy populáció egyedszám-ingadozásainak éppen melyik szakaszában van, és ebből a fázisból milyen átmenetek lehetségesek. Az egyes fázisok időtartamáról azonban a görbe nem nyújt közvetlen felvilágosítást. A populációk (R, N) fázistérbeli trajektóriáinak elemzésével részletesebben Iszaev és Hleboprosz (1977) foglalkozott, és módszerüket fázisportré-analízisnek nevezték el.

Több erdei kártevő adatai alapján (pl. a *Dendrolinus superans sibiricus* és a *Bupalus piniarius*) Iszaev és Hleboprosz (1977), valamint Iszaev és munkatársai (1984) kidolgoztak egy, a gradációra hajlamos rovarokat jellemző fázisportrét. A trajektóriák elemzését ezen mutatjuk be (55. ábra). A fázistér különböző régióiban – különböző egyedsűrűségeknél – más-más szabályozó tényezők hatnak a populációra. Ezek a szabályozó tényezők a szerzők szerint lehetnek:

a) egyedsűrűség-függésük szerint:

- egyedsűrűségfüggő, reguláló faktorok, amelyek főként a rendszer dinamikai viselkedésén keresztül befolyásolják az egyensúlyi pont helyzetét és stabilitását;
- egyedsűrűségtől független, módosító, főként abiotikus tényezők, amelyeknek az egyedszám nagyságának meghatározásában lehet szerepük.



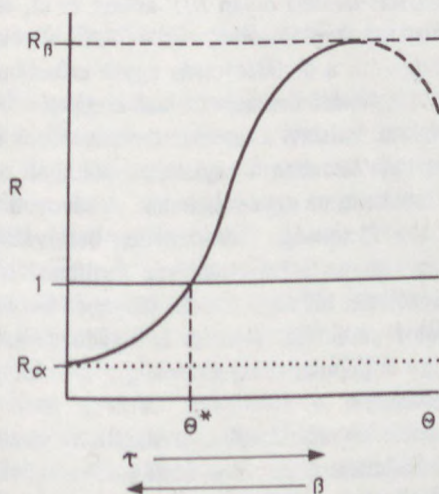
55. ábra. Herbivor rovar fázisportréja (Iszaev és Hleboprosz, 1977), magyarázat a szövegben

b) késleltettségük szerint:

- inerciális (késleltetett) tényezők, főként interspecifikusak (mint a ragadozás, fertőzések, gazdanövény válasza a herbivorhatásra stb.), amelyek a rendszer dinamikáját destabilizálják, lehetővé teszik a zsákmánypopuláció időleges hirtelen növekedését a ragadozókhoz képest.
- nem inerciális tényezők, főként intraspecifikusak (kompetíció, interferencia, kannibalizmus stb.), vagy abiotikusak, amelyek hatása gyors, egy generáción belül ható.

Iszaev és Hleboprosz (1977) inerciális szabályozó faktorként a – vizsgálataik szerint kitüntetett szerepű – természetes ellenségek, zömmel ragadozó rovarok csoportját veszik számításba. Az 56. ábra a természetes ellenségek szerepét szemlélteti. Az x tengelyen a fitofág lepke és a természetes ellenségek arányát ($N/P = \Theta$) tüntettük fel. A görbe ennek függvényében mutatja be a lepke szaporodási rátájának változását. Egészen alacsony egyedsűrűségnél a természetes ellenségek hozzájárulása a szabályozáshoz 100%-os ($\beta = 1$), hatásuk pedig késleltettség nélküli ($\tau = 0$). Ha a ragadozók ezt a szerepüket a zsákmányállatok nagyobb egyedsűrűségénél is fenn tudnák tartani, a zsákmány növekedési rátáját az $R = R_\alpha$ egyenes jellemezné (pontosított vonal), és mivel $R < 1$, a ragadozók hatása bármekkora zsákmánypopulációnál annak kihalásához vezetne. E folyamat elméleti görbéjét a fázisportréban R' jeleníti meg.

A ragadozók nagyobb zsákmányszám mellett nem tudják megőrizni 100%-os részesedésüket a szabályozásban ($\beta < 1$), és nagyobb fitofágpopuláció mellett egyre inkább mint késleltetett hatás szerepelnek ($\tau > 0$).



56. ábra. A fitofág–ragadozó-arány ($N/P = \Theta$) és a fitofág rovar növekedési rátája (Iszaev és Hleboprosz, 1977), magyarázat a szövegben

Ezért $R(\Theta)$ egy szigmoid görbe mentén nő (56. ábra). Egészen magas fitofágegyedszámnál a természetes ellenségek hozzájárulása a populáció-nagyság szabályozásához elhanyagolható ($\beta = 0$), a szabályozást a táplálékhiány miatt bekövetkező intraspecifikus kompetíció végzi (szaggatott vonal). Ez utóbbi állapotnak az (R, N) fázistér R'' görbéje felel meg.

R_α és R_β közötti távolság nagysága a ragadozó tulajdonságaitól függ, az elmélet szerint egyenesen arányos β -val és τ -val. Ezt a fázisportrén R' és R'' között mért szélesség szemlélteti, ahol csakúgy, mint R_α , R_β között fokozatosan nő a természetes ellenségek késleltetettsége, szabályozó hatásuk pedig egyre csökken. Bizonyos ragadozó–fitofág-aránynál (Θ^*) a természetes ellenségek (mivel nagy százalékban és kis késleltetettséggel járulnak hozzá a szabályozáshoz) a zsákmánypopuláció egyensúlyi állapotát hozzák létre, amit a fázistérben az „a” pont jelöl. Állandó környezetben a populáció hosszú ideig tartózkodhat az „a” pont által meghatározott egyedszám közelében, vagy kisebb perturbációk után visszatér oda. Egy erősebb környezeti behatás azonban átlendíti a populációt a következő instabil ponton (b), amely fölött erős növekedésnek indul. A zsákmánypopuláció, átlépve az R_R által kijelölt küszöbértéket, R_R és R_C görbék között (sávozott terület) olyan N/P arányt ér el, ahol a ragadozók késleltetettsége miatt azok elől „megszökhet”. A növekedés gyorsulása „c” pontig tart, amin túl a táplálékforrás egyre erősebben limitáló, nem késleltetett hatása megfékezi (intraspecifikus kompetíció), és „d” pontig meg is állítja. Ebben a fázisban a természetes ellenségek szerepe elhanyagolható, „d” pont után azonban a ragadozók számbeli növekedése beéri őket, ami tovább csökkenti az egyedszámukat. A sávozott részben a természetes ellenségek késleltetettsége számottevően befolyásolja a fázisportré alakulását. „d-e” szakaszon a késleltetettség fordítva jelentkezik, a megsaporodott ragadozószám túl nagy a zsákmányéhoz képest, ami „h” után számbeli mélypontot okoz. Ez azonban a ragadozószám csökkenését is magával hozza, így a populáció átjutva az „i” instabil ponton újra „a” pont körzetébe kerülhet.

A fázisportré különböző régióiban a stabilitási viszonyokat a természetes ellenségek késleltetettsége és a fitofág rovar növekedési rátájának viszonya határozza meg. Ennek megfelelően bizonyos populációk állandóan a stabil pontban tartózkodnak (állandó alacsony egyedszám), mások létszáma folyamatosan, de kis amplitúdóval ingadozik, míg az

eruptív, gradációra hajlamos fajok időről-időre kitörnek a lokális stabilitás körzetéből. A fázisportré-análízis, mint gyakorlati módszer azért értékes, mert a reprodukzív ráta alapján információt nyújt a gradáció kitörésének valószínűségéről és annak várható lefolyásáról.

A stabilitási ponttól (vagy a stabil határciklustól) való elszakadást determinisztikus modellek alapján megjósolni igen nehéz, mivel az erre alkalmas modellek kimenetele gyakran kaotikus (lásd még a több egyen-súlyi pontú rendszereknél). E modellekben bármilyen kis hiba a kezdeti érték meghatározásakor a kimenetel „katasztrofikus” megváltozását okozza (divergencia); más esetben a rendszer diszkontinuus ugrással egyik állapotából egy másikba kerülhet (katasztrófaelmélet) (Tóth, 1980; Schaffer és Kot, 1986). Az egyedszámváltozásokat hosszabb távra megjósolni kívánó modellekben a paraméterek megállapításának hibái (amelyek a kimenetben összegeződnek) a gyakorlat számára az ilyen modellek használatát csaknem lehetetlenné teszik (Stewart és Dixon, 1988). Gradáció előrejelzését, ez utóbbi szerzők szerint, csak a fitofág populáció reprodukzív rátájának gyakori megfigyelése és elemzése révén tehetjük.

Populációk ciklikus változása

A populációnagyság alakulásának követésére különböző időpontokban felvett adataink idősorokat alkotnak. Ha az idősorokat elemezzük, szétválasztható a populációnagyság változásának hosszú távú alakulása, vagyis a populációs trend, az esetlegesen meglévő ciklikus változás, és végül a maradék véletlen fluktuáció, a zaj, amely a sztochasztikus folyamatok jellemzője. Az eddig tárgyalt determinisztikus modellek valójában a populáció változásának trendjét írták le. E trend tiszta előállításhoz ki kell szűrniünk a vizsgált folyamat ciklikus és random összetevőit (Pogány, 1989; Nisbet és Gurney, 1982).

Az idősorokban gyakran fellelhetők a populáció szabályos időközönként (periódus idő) bekövetkező ciklikus változásai. Ezek oka lehet endogén, a faj életciklusából következő, vagy lehet külső pl. szezonális. A szezonális változások éves periódusánál és a generációs időnél hosszabb változások okai azonban az előbbieknél valószínűleg jóval bonyolultabbak.

A populációnagyság hosszabb távú ciklikus változására a legjobb

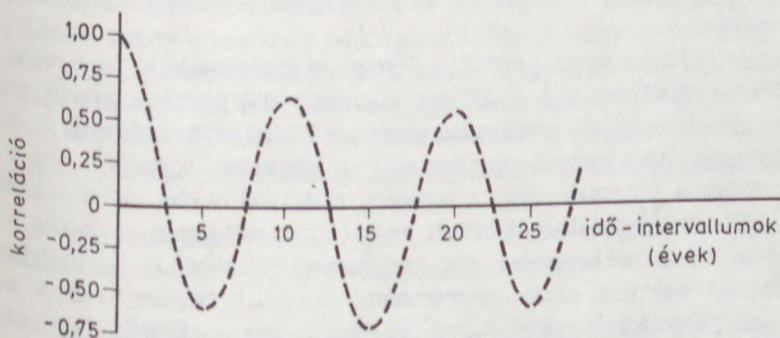
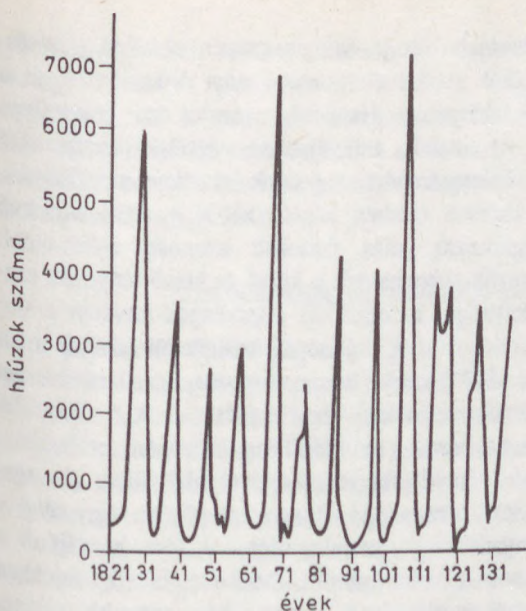
példákat a hidegebb égöv alatt élő rágcsálók között találjuk. A Hudson társaság feljegyzéseiből ismert 10 éves nyúl–hiúz-ciklusok vagy a lemmingek 4 évenkénti elszaporodása és vándorlása szabályosságuk miatt a ciklusok iskolapéldái, de egyes szerzők a jelenséget, mind a mai napig, más és más módon magyarázzák. Más fajoktól vagy akárcsak különböző helyekről származó példákban a fluktuációk szemmel láthatóan kevésbé szabályosak. Moran (1953) ennek vizsgálatára dolgozta ki a korrelogramm ábrázolásmódot. E szerint korrelációt kell keresnünk az egyes években észlelt egyedszám és minden rákövetkező első, második, ... években (egyre növekvő időközök) tapasztalt egyedszámok között. A korrelációs koefficiensek értékét az alkalmazott időközök hosszának függvényében ábrázolva a jellemző periódusidőnél (és egész számú többszöröseinél) kiemelkedő korrelációs értékeket kaphatunk, amelyek, ha nem vagy csak kevésbé csillapodnak, a fluktuációk valódi periódusos jellegét mutatják (57. ábra).

A jelenséget magyarázni kívánó hipotézisek közül több is a belső faktorokat tartja kiváltó oknak. Ezek a magas egyedsűrűség okozta stresszhelyzet és az ebből adódó intraspecifikus agresszió, amelyek közvetve vagy közvetlenül befolyásolják a reprodukciót.

A külső faktorokat előtérbe helyező elméletek többsége a táplálék fontosságát hangsúlyozza. A táplálék a mennyiségével és minőségével is befolyásolhatja a rágcsálók populációdinamikáját (Keith, 1983). A különböző elméletek szerint a ciklusok főbb kiváltó okai az időről-időre bekövetkező „túltelelések”, a primer produkció belső ciklus szerinti változása, a tápanyag-körforgalom ciklusossága, a növényekben fellelhető hormon-előanyagok változó hozzáférhetősége, a napfolttevékenység ciklikusságának hatása vagy – a legújabb elmélet szerint – a másodlagos növényi anyagok által megvalósított védekezés és a herbivoria kölcsönhatása.

Mindez azonban nem magyarázza meg sem a különböző táplálékon élő fajok egymással szinkronizált ciklusait, sem az ugyanazon tápnövényen élő rágcsáló geográfiaiag különböző viselkedését (Hansson és Henttonen, 1988; Whittaker, 1971).

A ragadozást régóta mint az egyik ciklust kiváltó potenciális tényezőt tartják számon. A Lotka–Volterra-modell, mint láttuk (lásd: ragadozó–zsákmány-kapcsolat), a ragadozó és a zsákmány egymást követő



57. ábra. A kanadai hiúz (*Lynx canadensis*) populációjának változása és a periodicitást bizonyító korrelogramm (Moran, 1953) (Begon, Harper és Townsend, 1986 után)

szabályos egyedszámváltozásait jósolja, mégis csupán elméleti jelentőséggel bír, hiszen a modell szerint a ragadozó nem önkorlátozó, és a zsákmányt sem limitálja a környezete. Ha a magyarázatot nem is egy ilyen egyszerű modellben kell keresnünk, a legújabban végzett összehasonlító vizsgálatok a ragadozók kulcsszerepére engednek következtetni (Hanski, 1987). A ragadozók a legtöbb esetben képtelenek a gyorsan növekvő zsákmánypopulációt megfékezni, más faktorok azonban előbb-utóbb megteszik ezt. Ezen tényezők tartozhatnak a külső és belső tényezők csoportjába: a táplálék limitáltsága, a fokozódó másodlagos növényi anyag termelés, szociális interakciók stb. A ragadozók késleltetett hatásuk miatt (Iszaev és Hleboprosz, 1977) egy bizonyos pont után rohamosan meggyorsítják a zsákmánypopuláció csökkenését. A geográfiai összehasonlítások szerint az északi, struktúráisan homogén területeken, ahol a diverzitás alacsony, kevés faj részvételével alakulnak ki ragadozó–zsákmány-kapcsolatok, a ragadozó követve az egyetlen vagy néhány rágcsálófaj egyedszám-ingadozásait, késleltetetten hat, így hozzájárul a nagy amplitúdójú ciklusok kialakulásához. Délebbre fekvő, fajokban gazdagabb területeken, ahol az élőhelyek heterogenitása nagyobb, a ragadozók, az alternatív zsákmányok révén, állandóbb populációnagyságot tarthatnak fenn, a zsákmánypopulációk szabályozásában késleltettség nélkül vehetnek részt. Az élőhely heterogenitásának fontosságát mutatja például, hogy Lengyelország egybefüggő homogén agrárterületein a rágcsálók, éppúgy mint sokkal északabbra, valódi többéves ciklusokat mutatnak.

Figyelembe véve, hogy 1. a legtöbb rágcsálópopuláció nem mutat ciklusos változásokat; 2. a ciklusos változások csak bizonyos területeken fordulnak elő; 3. de szabálytalan gradációk bárhol előfordulhatnak; 4. a környezet sok komponense önmaga is ciklikusan változik; arra a konklúzióra juthatunk, hogy a régebben fő kiváltó okként nyilvántartott táplálék és belső faktorok helyett az okot a ragadozásban és esetleg a járványokban kell keresnünk. Visszatekintve megállapíthatjuk, hogy aligha található egyetlen olyan mechanizmus, amely egységesen felelne a rágcsálópopulációk helyről-helyre és időről-időre is különböző képet mutató, ciklikus változásaiért.

Szabályos ciklusok előfordulhatnak a rovarok körében is. Ilyet találunk például a *Parthenolecanium corni* pajzstetű esetében is, amelynek

egyedszámváltozásait 1880-tól kísérték figyelemmel (lásd 3. ábra). 1956-ban egy behurcolt parazitoid (*Blastothrix longipennis*) a ciklusokat megszüntette, és a populáció-létszámot a kárkűszőb alá csökkentette (Blahutiak, 1988). Figyelemre méltó a ciklusok és a napfolttevékenység korrelációja, amely valószínűleg a tápnövényeken keresztül hathat a populációra (Makszimov, 1984).

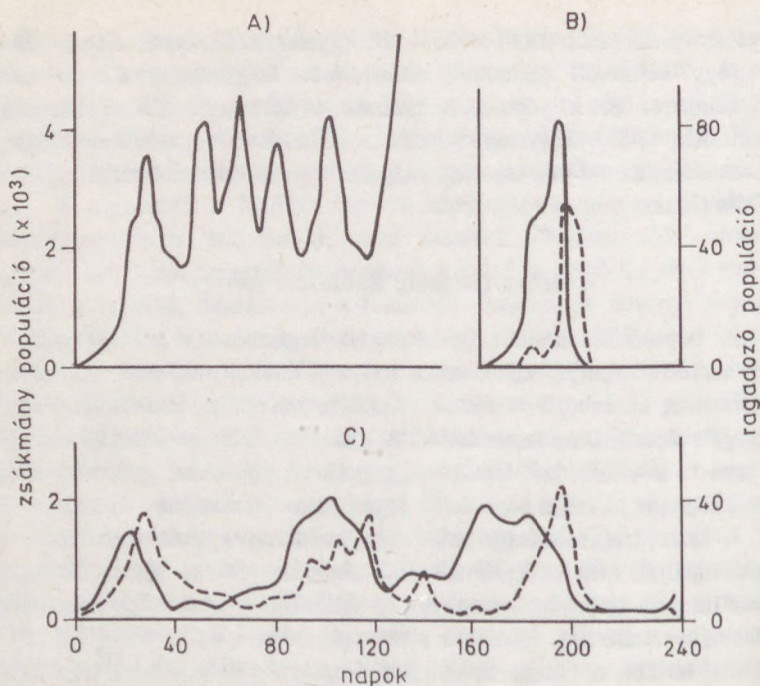
A térbeli foltosság stabilizáló szerepe

A populációk limitáltságának egyik legfontosabb következménye, hogy térbeli diszpergáltságuk szinte sohasem random, a limitáció gyakran a környezet különböző részeinek (táplálék, búvóhely, fészkelőhely stb.) aggregált eloszlásához kapcsolódik. A környezet heterogenitása (amelynek összetevői a különböző léptékű aggregált eloszlásokkal jellemezhetők) fontos szerepet játszik a populációk egyedszámváltozásaiban.

A környezet foltossága miatt egy populáció egyedei nem minden helyen találják meg az optimális létfeltételeiket. Ha az optimális foltok száma limitáló tényezőnek bizonyul, az állatoknál gyakran figyelhető meg territoriális viselkedés. Ennek az a lényege, hogy a limitáló tényezőt (pl. alkalmas terület, optimális táplálékfolt, fészkekrakó hely, stb.) a populáció egyes tagjai egymás között felosztják, így exploitatív kompetíció nem érvényesülhet. Helyette más fitnesskomponensek pl. a testi erő, a nászruha színezete, az ének stb. révén dől el a forráshoz való hozzájutás. A territórium mérete a minimális szükségletet kielégítő méret alá nem csökkenhet, így a létszám növekedésével a populáció egy része kénytelen lesz szuboptimális helyeket elfoglalni vagy (pl. párosodási lehetőséghez nem jutván) kóborolni. Ily módon a környezet foltossága önmagában is játszhat szabályozó szerepet, stabilizálhatja egy populáció nagyságát (Lomniczki, 1988).

A foltos környezet többféleképpen is hozzájárulhat a többfajú populációk stabilizálásához, a fajok stabil koegzisztenciájához:

a) Foltos környezetben egy helyen belül több faj megtalálhatja a számára kedvező létfeltételeket, mivel a különböző foltokban a források mindig más-más arányban vannak képviselve; így egyik foltban az egyik, másik foltban a másik faj jut kompetitív előnyhöz (Tilman, 1982).



58. ábra. A fitofág atka populációdinamikája. A): egyedül, B): ragadozó atkával, C): barrierék bevezetésekor (Huffaker, 1958 után)

b) Foltos környezetben a rossz kompetíciós, de jó diszperziós képességgel rendelkező fajok (*r*-stratégisták) is fennmaradhatnak a folytonos kihalási-újratelepedési események eredményeként (Connor és Bowers, 1987).

c) A foltosság nemcsak az egymással interspecifikus kompetícióban álló populációk stabil együttélését segíti elő, hanem a ragadozó-zsákmány-rendszereket is (Shiyomi, 1980; Sabelis és Diekmann, 1988). A ragadozók a sok zsákmányegyet tartalmazó foltokat tudják optimálisan kihasználni, így az alacsonyabb sűrűségű foltokban lévő zsákmány látszólagos búvóhelyet talál. Amennyiben több zsákmányfaj is lehetséges, a specialista ragadozó a foltonként nagyobb denzitású zsákmányfajra tér át. Így a lecsökkent létszámú faj populációja ismét növekedési lehetőséghez jut. Ezen

mechanizmus révén a ragadozók növelhetik az egymással kompetáló zsákmányfajok együttélési lehetőségeit.

A környezeti heterogenitás hatásait feltáró kísérletek közül leghíresebbek Huffaker (1958) atkákkal végzett vizsgálatai. Egy fitofág atkát, *Eotetranychus sexmaculatus*-t tenyésztett narancsokon. A populáció, bár szabálytalan fluktuációt mutatott, mégis hosszú ideig fennmaradt (58. ábra: A). Egy ragadozó atkafajt (*Typhlodromus occidentalis*) betelepítve, a kezdetben bőséges zsákmány hatására azok elszaporodtak, az összes zsákmányegyedet megették, majd zsákmány híján ők is kihaltak (58. ábra: B). A rendszer viselkedése azonban megváltozott akkor, amikor Huffaker a narancsokat egymástól távolabb helyezte el, közéjük vazelinakadályt kent, amelyen a ragadozó atka igen nehezen tudott átjutni, de az így képzett foltokba függőleges pálcikákat állított fel, amelyek tetejéről az *Eotetranychus* szálát eresztve egy másik foltba juthatott (amire a ragadozó atka nem volt képes). Az egyes foltokban továbbra is az történt, mint az előző kísérletben, azonban egy-egy zsákmányállat átjuthatott egy szomszédos (már, vagy még) ragadozómentes foltba is, ahol elszaporodhatott. A foltok kihalása és újratelepedése a rendszer egészét tekintve stabil együttélést eredményezett a két faj számára (58. ábra: C).

A felmerülő lehetőséget, hogy a foltosság növelése szabadföldi körülmények között megakadályozhatná a kártevők gradációját, Kareiva (1984) kísérletei megkérdőjelezik. Közel monokultúrárs aranyvessző (*Solidago*) kísérleti veteményben vizsgálta az *Uroleucon nigrotuberculatus* levéltetű populációdinamikáját, amelynek nagyobb mértékű elszaporodását a betelepített hétpettyes katicabogár (*Coccinella septempunctata*) akadályozta. Ha az aranyvesszőt 1 m²-es foltokban lenyírták, a levéltetűpopuláció olykor 10-szeresére nőtt. A levéltetvek lokális gradációi nagy térbeli varianciát mutattak. A jelenség oka valószínűleg az, hogy a bogarak keresési stratégiája a megváltozott környezetben már kevésbé volt hatékony. A szerző által felállított modell szerint két fő összetevője van a katicák hatékonyságában kulcsfontosságú aggregációs válasznak: a keresési sebesség, valamint a megfordulási gyakoriság keresés közben. A katicák példája arra figyelmeztet, hogy a foltosság erősen befolyásolja a ragadozó—zsákmány-kölcsönhatásokat, de hatásának kimenetele gyakran előre megjósolhatatlan, erősen függ a ragadozó keresési viselkedésétől és a zsákmánypopuláció növekedési sebességétől (Bierzychudek, 1988).

ÖSSZEFOGLALÁS

Befejezésül megállapíthatjuk, hogy a populációk dinamikáját a belső szaporodási és mortalitási feltételek, az abiotikus környezeti feltételek alakulása, valamint a biotikus környezet, beleértve a táplálék mennyiségét és minőségét, a táplálékért és egyéb feltételekért konkuráló szervezeteket, továbbá a populációkon élősködő–parazitáló tápláléklánc tagjait, biztosította lehetőségek együttesen határozzák meg.

Mindezek ismerete alapján a populációdinamikai jelenségek viszonylag kellő pontossággal leírhatók és magyarázhatók. A szintetikus megközelítésmód lehetővé teszi a hatótényezők körének leszűkítését kizárólag azokra a tényezőkre, amelyek egy adott területen, egy adott időben elsősorban felelősek egy élőlényfaj vagy fajok populációinak mennyiségi változásaiért. Ezek ismerete lehetőséget nyújt rövid és hosszabb távú mennyiségi előrejelzésekre is. Ezek hiányos ismeretekre épülnek, s így nem pontosak, de erre is igaz May (1984) megállapítása, hogy a pontatlan tanács (esetünkben az előrejelzés) is jobb, mint a semmi, amire Slobodkin (1988) is utal. A matematika eszköztárának alkalmazása, modellek építése jelentősen felgyorsíthatja a kutatást, a leírást és az értékelést sokkal megbízhatóbbá teszi. Sajnos bizonyos veszélyeket is rejt magában. Slobodkin (1980) szerint a szimuláció azt az illúziót keltheti, hogy már mindent tudunk és értünk („There is a danger that simulation can lead to an illusory sense of understanding.”). Kuno (1983) szerint viszont a modellek túl egyszerűek és elvontak a természet összetettségéhez képest („...these neat models would turn out to be rather inadequate...their structures are too simple and abstract...often too specified...”). Úgy kell tehát alkalmazni e módszereket, hogy ezeket a veszélyeket elkerüljük. Viszont ez csak úgy érhető el, ha a modelleket a tapasztalati tényekkel kísérletekben szembesítjük (Schoener, 1986).

Mindezek alapján tehát a populációdinamika összetett, bonyolult tudományág. Eddigi történelme is nagy viták, egymásnak ellentmondó elméletek története. Még manapság is vitatott a helye, szerepe és súlya az ökológián belül, amiről részletesen ír Schoener (1986). Eltérők a megközelítési módok, egyesek „alulról” építik (mechanisztikus vagy redukcionista, leegyszerűsítő megközelítések)(Schoener, 1986). Mások viszont „felülről” indulva képzelik ezt el (holistic, top-down approach)(Woolhouse, 1988). Egyesekben felmerült az alapkérdések újragondolásának szükségessége is (Akçakaya és mti., 1988; Ginzburg, 1988).

A jövőre vonatkozó teendőket illetően sok szerzővel együtt úgy látjuk, hogy nem új elméletek felállítására van elsősorban szükség (amit Juhász-Nagy, 1986, 199. oldal is hiányol). Tamarin (1978) vagy Lawton és McNeil (1979) szerint nem is lehet. Az eddigi számos próbálkozás kudarca is jelzi, hogy ehhez még igencsak hiányosak az ismereteink. Sok további részadatra, esettanulmányra van szükség, és olyan, lehetőleg egyszerű módszerek kidolgozására, amelyek meggyorsíthatják megbízható és összehasonlítható adatok gyűjtését. Ezeknek az adatoknak a későbbi elemzése és az egyes eredmények szintézise szolgáltathat a jövőben alapot az elmélet továbbfejlesztésére. Addig is elégedjünk meg jobb híján Tamarin (1978) általános elvével, mely szerint „minden állatpopuláció szabályozott” (all animal populations are regulated). Ezt némiképp eltérően fogalmazzuk meg, nevezetesen, hogy: az élőlények addig szaporodnak, amíg lehetőségeik engedik. A különböző élőlények viszont ezt eltérő feltételek és korlátok között teszik, ezért nehéz általános szabályt felállítani. Az biztos, hogy a környezet csak meghatározott számú élőlényt tud eltartani, és ezért a különböző fajok populációi között harc folyik. E véges értékeken belül azonban a különböző tényezők változó hatásai révén alakul a populációk mennyisége.

Fontos még hangsúlyoznunk, hogy tekintve a populációdinamikai kapcsolatok bonyolultságát, ezeknek a jelenségeknek a kutatása hosszan tartó (több évtized!), nagy területre kiterjedő és célirányos munkát igényel, a más irányú ökológiai vizsgálatokban összegyűlt adatok kevés, a populációdinamikában hasznosítható „melléktermék” jelentenek. Azt is lényeges megjegyezni, hogy a populációdinamikai adatok nem importálhatók külföldről, legfeljebb csak a módszerek. Ezt a kérdést itt

kell és csak itt lehet vizsgálni. Az itteni feltételek között kell a legfontosabb hatótényezőket meghatározni. A hazai, ökológiai, természetvédelmi, mezőgazdasági és egyéb problémákra csak ezek ismeretében lehet megoldást találni. Erre jó példa a Szelényi (1955)-féle biocönológiai szemléletű vagy a Nagy (1957)-féle ökológiai szemléletű növényvédelem (Kozár és mti., 1986, Kozár, 1991 a,b és c).

IRODALOMJEGYZÉK

- Abafi-Aigner L. (1902): Az éghajlat és időjárás befolyása a lepkékre. *Rovartani Lapok* 9: 89–94.
- Abafi-Aigner L. (1907): Magyarország lepkéi. Athenaeum, Budapest
- Abd El-Kareim, A.I. (1988): The biology of red pear and oleander scale and possible control methods by juvenoids and precocenes. Kandidátusi disszertáció, Budapest
- Abd El-Kareim A.I., Kozár F. (1988): A tápnövény az *Epidiaspis leperii* (Homoptera: Coccoidea) populációdinamikájának kulcstényezője. *Növényvédelem* 24: 17–20.
- Aczél M. (1938): Meglepetések egy kis fürkészdarázs körül. *Növényvédelem* 14: 165–166.
- Akcakaya, H.R., Ginzburg, L.R., Slice, D., Slobodkin, L.B. (1988): The theory of population dynamics. II. Physiological delays. *Bull. of Math. Biol.* 50: 503–515.
- *Anderson, R.M., Turner, B.D., Taylor, L.R. (1979): *Population Dynamics*. Blackwell Sci. Publ., Oxford, London, Edinburgh, Melbourne
- Andrewartha, H.G. (1970): *Introduction to the study of animal populations*. 2nd. ed., Methuen, London
- *Andrewartha, H.G., Birch, L.C. (1954): *The distribution and abundance of animals*. University of Chicago Press, Chicago
- Andrewartha, H.G., Birch, L.C. (1984): *The Ecological Web*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Anonym (1987): Az MTA Ökológiai Bizottságának állásfoglalása az ökológia néhány fogalmának definíciójáról. *Magyar Tudomány* 94: 894–897.
- Ayala, F.J. (1969): Experimental invalidation of the principle of competitive exclusion. *Nature* 224: 1076–1079.
- Ayala, F.J. (1970): Invalidation of principle of competitive exclusion defended. *Nature* 224: 89–90.
- Balás G. (1966): *Kertészeti növények állati kártevői*. Mezőgazdasági Könyvkiadó, Budapest
- Balás G., Sáringer Gy. (1982): *Kertészeti kártevők*. Akadémiai Kiadó, Budapest
- Balogh J. (1953): *A zoocönológia alapjai*. Akadémiai Kiadó, Budapest
- Baltensweiler, W. (1976): Natural control factors operating in some european forest insect populations. *Entom. Soc. Amer.* 69: 617–621.

- Bartlett, M.S., Hiorns, R.W. (1973): The mathematical theory of the dynamics of biological populations. Acad. Press, London, New York
- Beddington, J.R., Free, C.A., Lawton, J.H. (1975): Dynamic complexity in predator prey models framed in difference equations. *Nature* 225: 58–60.
- *Begon, M., Harper, J.L., Townsend, C.R. (1986): *Ecology: Individuals, Populations and Communities*, Blackwell, Oxford
- Beleckij, E.H. (1986): Ciklicznoszy gynamiki populacji tyteorycyeszkaja osnova prognoza masszovih pojavlenij naszekomih. *Zaschita rasztyenyj* 12: 16–18.
- Bellows, T.S. (1981): The descriptive properties of some models for density dependence. *J. Anim. Ecol.* 50: 139–156.
- Benedek, P. (1972a): Possible indirect effect of weed control on population changes of wild bees pollinating lucerne. *Acta Phytopath. Acad. Sci. Hung.* 7: 267–278.
- Benedek P. (1972b): A gabonapoloskák populációdinamikájának néhány kérdése és ezek előrejelzési vonatkozásai. *Növényvédelem* 8: 58–64.
- Benedek P. (1975): A rétimoly (*Loxostege sticticalis* L.) tömeges megjelenése és várható fellépése. *Magyar Mezőgazdaság, Információk* 30: 41–43.
- Benedek P., Hanó G. (1986): A kukoricamoly életszakasztól függő mortalitása és ennek gyakorlati vonatkozásai. *Növényvédelem* 22: 252.
- Benedek P., Surján J., Fésűs I. (1974): *Növényvédelmi előrejelzés. Mezőgazdasági Kiadó, Budapest*
- Benz, G. (1974): Negative feed-back by competition for food and space, and by cyclic induced changes in the nutritional base as regulatory principles in the population dynamics of the larch budmoth, *Zeiraphera diniana* (Guenee) (Lep., Tortricidae). *Zeitschrift f. angew. Entom.* 76, 196.
- Berczik, Á. (1966): Zur Populationsdynamik des Macrobenthos im Velencer See. *Opusc. Zool.* 1966: 247–265.
- Berryman, A.A. (1986): Population dynamics of forest insects. [In: Berryman, A.A.(ed.): *Forest insects*.] Plenum Press, New York, London
- Berryman, A.A., Stenseth, N.Ch., Isaev, A.S. (1987): Natural regulation of herbivorous forest insect populations. *Oecologia* 71: 174–184.
- Bierzchudek, P. (1988): Can patchiness promote prey outbreaks? *TREE* 3: 62–63.
- Biológiai Lexikon. (1977): Akadémiai Kiadó, Budapest
- Birch, L.C. (1948): The intrinsic rate of natutral increase of an insect population. *J. Anim. Ecol.* 17: 15–16.
- Birch, L.C. (1953): Experimental background to the study of the distribution and abundanace of insects. I. The influence of temperature, moisture and food on the innate capacity for increase of three grain beetles. *Ecology* 34: 608–711.
- Blahutiak, A. (1988): *Integrovaná ochrana slivkovych sadov*. VEDA, Bratislava
- Bodenheimer, F.S. (1928): Welche Faktoren regulieren die Individuenzahl einer Insektenart in der Natur? *Biol. Zbl.* 48: 714–739.

- Bodenheimer, F.S. (1955): Précis d'ecologie animale. Dunod, Paris
- Bognár S. (1961): Megfigyelések a gyümölcsfákon élő takácsatka fajok populációs dinamikáját befolyásoló tényezőkkel kapcsolatban, különös tekintettel a DDT tartalmú készítményekre. Kísérletügyi Közlemények, Kertészet 53: 19–32.
- Bognár S. (1979): Egyedi környezettan. [In: Bognár S. és Huzián L.(szerk.): Nővényvédelmi Állattan.] Mezőgazdasági Kiadó, Budapest
- Bondarenko, N.V. (1967): Nyekotorije zakonomernosztyi regulirovanyija csiszlenosztyi populjacii na primere krasznogo plodovogo klescika. Naucs. konf., Tyezsi dokl. Leningradszkogo Szelszkohoz. Inszt. Puskin: 11–13.
- Boucher, D.H. (1985): The biology of mutualism. Croomhelm, London, Sydney
- Bremer, H. (1929): Grundsatzliches über den Massenwechsel von Insekten. Zeitschr. f. angew. Entomol. 14: 254–272.
- Buffon, G.L.L. compte de (1756): Histoire naturelle, général et particulière avec la description du cabinet du roi. Vol.6., Paris
- Bulmer, M.G. (1974): A statistical analysis of the 10 year cycle in Canada. J. Anim. Ecol. 43: 701–718.
- Burnett, T. (1958): A model of host-parasite interaction. Proc. 10th Int. Congr. Ent. 2: 679–686.
- Carlson, T. (1913): Über Geschwindigkeit und Grösse der Hefevermehrung in Würze. Biochem. Z. 57: 313–334.
- *Chapman, R.N. (1931): Animal ecology. McGraw-Hill Book Co., New York, London
- Chitty, D. (1960): Population processes in the vole and their relevance to general theory. Can.J. Zool. 38: 99–113.
- Chitty, D. (1967): Natural selection of self regulatory behavior in animal populations. Proc. Ecol. Soc. Australia 2: 51–78.
- Christiansen, F.B., Fenchel, T.M. (1977): Theories of populations in biological communities. Springer Verl., Berlin, Heidelberg, New York
- *Clark, L.R., Geier, P.W., Hughes, R.D., Morris, R.F. (1967): The ecology of insect populations in theory and practice. Methuen, London
- Cohen, J.E. (1978): Food webs and niche space. Princeton Univ. Press, Princeton
- *Cole, C. (1957): Sketches of general and comparative demography. Cold Spring Harbor Symp. Quant. biol. 22: 1–15.
- Connor, E.F., Bowers, M.A. (1987): The spatial consequences of interspecific competition. Ann. Zool. Fennici 24: 213–226.
- Coppel, H.C., Mertins, J.W. (1977): Biological insect pest suppression. Springer Verl., Berlin
- Costantino, R.F., Desharnais, R.A. (1981): Gamma distribution of adult numbers for Tribolium population in the region of their steady states. J. Anim. Ecol. 50: 667–681
- Cox, G.W., Atkins, M.D. (1979): Agricultural ecology. W.H. Freeman and Company, San Francisco

- Crawley, M.J. (1983): Herbivory: the dynamics of animal-plant interactions. Blackwell, Oxford
- Czárán, T. (1984): A simulation model for generating patterns of sessile populations. *Abstr. Bot.* 8: 1–13.
- Dajoz, R. (1972): Précis d'écologie. Dunod, Paris
- *Dajoz, R. (1974): Dynamique des populations. Masson et Cie, Paris
- Darwin, C. (1859): Origin of species by means of natural selection. J. Murray, London
- Davidson, J. Andrewartha, H.G. (1948): Annual trends in a natural population of *Thrips imaginis*. *J. Anim. Ecol.* 17: 193–199.
- Dawkins, R. (1982): The extended Phenotype. Oxford University Press, Oxford, New York
- DeBach, P. (1964): Biological control of insect pests and weeds. Reinold Publishing Corporation, New York, London, Toronto
- Deevey, E.S. (1947): Life tables for natural population of animals. *Quart. Rev. Biol.* 22: 283–314.
- *Dempster, J.P. (1975): Animal population ecology. Acad. Presss, London, New York, San Francisco
- Dempster, J.P. (1983): The natural control of populations of butterflies and moths. *Biol. Rev.* 58: 461–481.
- Den Boer, P.J. (1977): Dispersal power and survival. H. Veenman and Zonen B.V., Wageningen
- Den Boer, P.J. (1982): On the stability of animal populations, or how to survive in a heterogenous and changeable world? [In: Mossakowski, D., Roth, G.(eds.): Environmental adaptation and evolution.] Gustav Fischer, Stuttgart, New York
- Den Boer, P.J. (1986): Density dependence and the stabilization of animal numbers. 1. The winter moth. *Oecologia* 69: 507–512.
- Den Boer, P.J. (1988): Density dependence and stabilization of animal numbers. 3. The winter moth reconsidered. *Oecologia* 75: 161–168.
- *Den Boer, P.J., Gradwell, G.R. (1971): Dynamics of populations. Centre for Agric. Publ. and Doc., Wageningen
- Denno, R.F., Dingle, H. (1981): Life history patterns: Habitat and geographic variation. Springer Verl., New York
- Deseő, K.V., Sáringer, Gy. (1975): Photoperiodic regulation in the population dynamics of certain lepidopterous species. *Acta Phytopath. Ac.Sci.Hung.* 10: 131–139.
- Desharnais, R.A., Lin, L. (1987): Stable demographic cycles in laboratory populations of *Tribolium castaneum*. *J. Anim. Ecol.* 56: 885–906.
- Dingle, H. (1968): Life history and population consequences of density, photo-period and temperature in a migrant insect, the milkweed bug *Oncopeltus*. *Am. Nat.* 102: 149–163.

- Duffey, E., Watt, A.S. (1971): The scientific management of animal and plant communities for conservation. Blackwell, Oxford
- Egerton, F. (1978): Razvityije koncepcii balansza prirodi. Isztoriko-biologicseszkiye isszedovanyija 6, Nauka 54–95.
- Eidmann, H. (1931): Zur Kenntnis der insectenepidemien. Zeitschr.f. angew. Entomol. 18: 537–567.
- Ellenberg, H. (1971): Integrated experimental ecology. Springer Verl., Berlin
- Elliot, J.M. (1985): Population regulation for different life stages of migratory trout *Salmo trutta* in a Lake district stream 1966–1983. J. Anim. Ecol. 54: 617–631.
- Elliott, J.M. (1988): Population regulation in contrasting populations of trout *Salmo trutta* in two Lake district streams. J. Anim. Ecol. 56: 83–98.
- Elton, Ch.S. (1963): The ecology of invasions by animals and plants. Methuen, London
- Erdélyi, Cs., Benedek, P., Dobrovolsky, A. (1974): Effect of climate on the density and distribution of some mirid pests of lucerne (Heteroptera: Miridae). Acta Phytopath. Acad. Sci. Hung. 9: 167–176.
- Erdélyi Cs., Topál Gy. (1976): Adatok a mezei pocok populációdinamikájának előrejelzéséhez. XXIII. Növényvédelmi Tudományos Értekeztet, Budapest, 105–113.
- Fábián Gy. (1965): Állattan. Mezőgazdasági Kiadó, Budapest
- Fedorov, V.D., Gilmanov, T.G. (1980): Ekologija. Izdatelstvo Moszkovszkogo Unyiverszityeta, Moszkva
- Fekete G. (1985): A cönológiai szukcesszió kérdései. Biológiai Tanulmányok. 12. Akadémiai Kiadó, Budapest
- Fekete L. (1878): Erdészeti rovartan. Selmech
- Felföldi L. (1981): A vizek környezettana. Általános hidrobiológia. Mezőgazdasági Kiadó, Budapest
- Fedorov, V.D., Gilmanov, T.G. (1980): Ekologija. MGU, Moszkva
- Franz, H. (1950): Bodenzologie als Grundlage der Bodenpflege. Akad. Verl., Berlin
- Friedrichs, K. (1930): Die Grundfragen und Gesetzmässigkeiten der Land und Forstwirtschaftlichen Zoologie, insbesondere der Entomologie. I–II Band. P. Parey, Berlin
- Gallé L. (1973): Az állatökológia alapjai. JATE jegyzet, Szeged
- Gauch, H.G., jr. (1984): Multivariate analysis in community ecology. Cambridge Univ. Press, Cambridge
- Gause, G.F. (1934): The struggle for coexistence. Macmillan, New York
- Gause, G.F., Witt, A.A. (1935): Behaviour of mixed populations and the problem of natural selection. Am. Nat. 69: 596–609.
- Geier, P.W., Clark, L.R., Anderson, D.J., Nix, H.A. (1973): Insects: Studies in population management. Mem. Ecol. Soc., Australia
- Ginzburg, L.R. (1986): The theory of population dynamics. I. Back to first principles. J. theor. biol. 122: 385–399.

- Grippa, L.M. (1987): Prognoz csiszlennosztyi masszovih vregyityelej na osznove trenda gynamiki populjacii i kritycieszkih periodov v razvityii vida. Entomol. obozrenyje 66: 700–705.
- Groenendaal, J., Kroon, van H., Caswell, H. (1988): Projection matrices in population - biology. TREE 3(10): 264–269.
- Grossinger, J. (1794): Universa historia physica regni Hungariae secundum tria regna nature digesta auctore Joanne Bapt. Grossinger. Tomus IV. Entomologia, sive historia insectorum. Posenii et Comaromii, Sumptibus, Tzpis Simonis Petri Weber XIV+416+XII.
- Guilliard, A. (1885): Éléments de statistique humaine ou demographie comparée. Guillaumin et Cie Libraires, Paris
- Györfy J. (1927): Pókhálósmolyok, levéltetvek nagy tömegben való jelentkezése. Mő-
vényvédelem 13: 116–117.
- Györfy J. (1935): Hernyót pusztító légy. növényvédelem, 11: 265.
- Györfy J. (1937): Az almamoly életmódja, kártétele és irtása. növényvédelem, 3: 67–69.
- Györfi J. (1947): Az elsődlegesen káros rovarok elszaporodásának feltételei. Rovartani -
Közlemények 2: 18–22.
- Györfi J. (1949): A fűrészdarazsak jelentősége az erdő életében. Erdészeti Lapok 7: 3–6.
- Györfi J. (1950): A rovarok tömeges elszaporodása. Agrártudomány 11: 470–476.
- Györfi J. (1952): Az erdőt fenyegető biotikus veszélyek. Növényvédelem 4: 15–18.
- Györfi J. (1957): Erdészeti rovartan. Akadémiai Kiadó, Budapest
- Györfi J. (1963): Erdővédelemtan. Akadémiai Kiadó, Budapest
- Haldane, J.B.S. (1953): Animal populations and their regulation. New Biology 15: 9–24.
- Hanski, I. (1987): Populations of small mammals cycle – unless they don't. TREE 2: 55–56.
- Hanson, H.C. (1962): Dictionary of ecology. Philosophical Libr., Washington..
- Hansson, L., Henttonen, H. (1988): Rodent dynamics as community process. TREE 3: 195–200.
- Harcourt, D.G. (1969): The development and use of life tables in the study of natural insect populations. Ann. Rev. Entomol. 14: 175–196.
- Hardin, G. (1960): The competitive exclusion principle. Science 131: 1292–1297.
- Harper, J.L., White, J. (1974): The demography of plants. Annual Rev. Ecol. Syst. 5: 419–463.
- Hassell, M.P. (1978): The Dynamics of Arthropod Prey-Predator Systems. Princeton University Press, Princeton
- Hassell, M.P., Lawton, J.H., Beddington, J.R. (1977): Sigmoid functional responses by invertebrate predators and parasitoids. J. Anim. Ecol. 46: 249–262.

- Hassell, M.P., Varley, G.C. (1969): New inductive population model for insect parasites and its bearing on biological control. *Nature* 223: 1133–1137.
- Herman O. (1875): Sászkajárás 1875-ben. *Term. Tud. Közl.* 7: 405–406.
- Herman O. (1876a): Az élősdiség kérdéséhez (A phylloxera ügyben). *Term. Tud. Közl.* 8: 14–19., 97–103.
- Herman O. (1876b): Magyarország pókfaunája. I.köt. *Term. Tud. Társ. Könyvkiadó Váll.*, Budapest
- Herman O. (1908): A madarak hasznáról és káráról. A M. Kir. Földművelésügyi Minister kiadványa, 18.sz. Budapest
- Herman O. (1910): A hortobágyi sászkajárás biológiai tanulságai. *Term.Tud. Közl.* 42: 305–313.
- Hiorns, R.W., Cooke, D. (1981): The mathematical theory of the dynamics of biological populations. *Acad. Press, London*
- Holling, C.S. (1959): Some characteristics of single types of predation and parasitism. *Can. Entomol.* 91: 385–398.
- Hoppensteadt, F.C. (1982): *Mathematical methods of population biology.* Cambridge Univ. Press, London
- Horn, D.J. (1988): *Ecological approach to pest management.* Elsevier, London
- Hortobágyi T., Simon T. (1981): *Növényföldrajz, Társulástan és Ökológia.* Tankönyvkiadó, Budapest
- Horváth G. (1880): Az állatvilágban felmerülő időszakos tűneményekről. *Term. Tud. Közl.* 12: 108–116.
- Howard, L.O., Fiske, W.F. (1911): The importation into the United States of the parasites of the gipsy-moth and the brown-tail moth. *Bull. Bur. Ent. U.S. Dep. Agric.* 91: 1–312.
- Huffaker, C.B. (1958): Experimental studies on predation: dispersion factors and predator-prey oscillations. *Hilgardia* 27: 343–383.
- Huffaker, C.B. (1971): *Biological control.* Plenum, New York
- Huffaker, C.B., Messenger, P.S. (1964): The concept and significance of natural control. [In: DeBach, P.(ed.): *Biological control of insects and weeds.*] Chapman and Hall, London
- Huffaker, C.B., Messenger, P.S., DeBach, P. (1964): The natural enemy component in natural control and the theory of biological control. [In: DeBach, P.(ed.): *Biological control of insect pests and weeds.*] Chapman and Hall, London
- Hutchinson, G.E. (1978): *An introduction to population ecology.* Yale Univ. Press, New Haven
- Huzián L., Endrődy S., Zsoár K. (1961): *Mezőgazdasági növényvédelmi állattan.* Agrártudományi Egyetem, Gödöllő
- Illés N. (1871): A rovarpusztító madarak szereplése a természet háztartásában. *Erdészeti Lapok* 292–301.

- Iszaev, A.S., Hleboprosz, R.G. (1977): Inertial and non-inertial factors regulating forest insect population density. [In: Norton, G.A., Holling, C.S. (eds.): Proceedings of a conference on pest management.] 317–339. Int. Appl. Syst. Analys., Laxenburg, Austria
- *Iszaev, A.S., Hleboprosz, R.G., Nedorezov, L.V. (1984): Gyinamika csiszlenosztyi lesznih naszekomih. Nauka, Novoszibirszk
- Izsák J., Juhász-Nagy P., Varga Z. (1981): Bevezetés a biomatematikába. Tankönyvkiadó, Budapest
- Jahontov, V.V. (1969): Ekologija naszekomih. Viszsaja Skola, Moszkva
- Jakucs P., Dévai Gy., Précseyi I. (1984): Az ökológiáról ökológus szemmel. Magyar Tudomány 91: 348–359.
- Janisch, E. (1938): Untersuchungen über den Massenwechsel von Schadinsekten. Zeitschr. f. Pflkrankh. 48: 435–448.
- Janzen, D.H. (1971): Seed predation by animals. Ann. Rev. Ecol. Syst. 2: 465–492.
- Jeffers, J.N.R. (1978): Modelling. Chapman and Hall, London
- Jenser G. (1961): A szilvafát károsító takácsatkák és túlszaporodásuk okai. Növénytermelés 10: 361–366.
- Jermý T. (1951): A biológiai védekezés jelentősége a növényvédelemben. Agrártudomány 3: 522–528.
- Jermý, T. (1956): Zönologie und angewandte Entomologie. Pflanzenschutz-Kongreß, Berlin, 1955: 39–46.
- Jermý T. (1957a): A biocönózisok egyensúlyának kérdéséhez. Áll. Közl. 46: 91–98.
- Jermý T. (1957b): A termelésbiológia növényvédelmi vonatkozásai. Ann. Inst. Prot. Plant Hung. 7: 23–34.
- Jermý T. (1959): A szárazföldi biocönózisok természetbiológiai vizsgálatának néhány kérdéséről. Állattani Közl. 47: 111–117.
- *Jermý T. (1967): Biológiai védekezés a növények kártevői ellen. Mezőgazdasági Kiadó, Budapest
- Jermý T. (1982): A kártevők népességmozgalma (gradológia). [In.: Balás G., Sáringer Gy. (szerk.): Kertészeti kártevők.] Akadémiai Kiadó, Budapest
- Jermý, T. (1984): Evolution of insect-host plant relationships. Am. Nat. 124: 609–630.
- Jermý, T. (1985): Is there competition between phytophagous insects? Z. zool. Systematik Evolutionsforschung 23: 275–285.
- Jermý, T., Balázs, K., Kozár, F., Mahunka, S., Mészáros, Z., Szarukán, I., Szentkirályi, F., Sziráki, Gy., Varga, I.-né. (1979): Szravnitelnaja ocenka szoobscsesztv cslenisztonogh v intenzivnüh i eksztensivnüh proizvodstvennüh, priuszadebnüh i ne vozdelüvaemüh plantacijah jabloni. VII. Mezdunarodnüh szimpozium po entomofaune Szrednej Evropü, Leningrad: 82–87.
- Jermý T., Sáringer Gy. (1955): A burgonyabogár. Mezőgazdasági Kiadó, Budapest

- Jonaitis, V.P. (1988): Some regularities of dynamics of insect population density within a territory during the development of outbreaks. *Revue d'Entomologie* 67: 21–29.
- Juhász-Nagy P. (1984): Beszélgetések az ökológiáról. Mezőgazdasági Kiadó, Budapest
- Juhász-Nagy P. (1985): Bevezetés a szündinamikába. [In: Fekete G.(szerk.): A cönológiai szukcesszió kérdései.] Akadémiai Kiadó, Budapest
- *Juhász-Nagy P. (1986): Egy operatív ökológia hiánya, szükséglete és feladatai. Akadémiai Kiadó, Budapest
- Juhász-Nagy P. (1989): Törvényszerűségek a természetben. [In: Koch S.(szerk.): A tökéletlenség és korlátosság dicsérete.] 61–152. Gondolat, Budapest
- Juhász-Nagy P., Vida G. (1978): Szupraindividuális organizáció. [In: Csaba Gy. (szerk.): A biológiai szabályozás.] Medicina, Budapest
- Kadocsa Gy. (1942): Gazdasági állattan. Pátia, Budapest
- Kadocsa Gy. (1946): A kártevő állatok tömeges elszaporodása. *Rovartani Közl.* 1: 3–8.
- Kadocsa Gy. (1950): A magyarországi sáskajárások és időszakosságuk. *Növényvédelmi Kutató Intézet Évkönyve*, 87–104. Budapest
- Kadocsa Gy. (1955): Bagolypillejárvány 1954-ben. *A Növényvédelem Időszerű Kérdései* 18–25.
- Kalela, O. (1949): Changes in geographic ranges in the avifauna of northern and central Europe in relation to recent changes in climate. *B.Band.* 20: 77–103.
- Kanervo, V. (1949): On the epidemiology of the diamond back moth (*Plutella maculipennis* Curt.). *Ann. Ent. Fenn. Suppl.* 14: 99–105.
- Kareiva, P. (1984): Predator-prey dynamics in spatially-structured populations: manipulating dispersal in a coccinellid-aphid interaction. *Lect. Notes Biomath.* 54: 368–389.
- Keyfitz, N., Flieger, W. (1968): World population. An analysis of vital data. Univ. Chicago Press, Chicago, London
- Keith, L.B. (1983): Role of food in hare population cycles. *Oikos* 40: 385–395.
- Klemm, M. (1964): Beitrag zur Kenntnis des Auftretens der Feldmaus (*Microtus aearvalis* Pall.) in Deutschland in den Jahren 1928–1941. *Zeitschr. f. angew. Zoologie.* 51: 419–499.
- Kolibin, V.A. (1976): Rol populjacionnoj sztrukturi i vnutripopuljacionnogo getyerozisa v gynamike csiszlenosztyi nyeparnogo selkoprjada (*Porthretia dispar*). *Zool. Zsurn.* 55: 844–855.
- Konikov, A.S. (1978): Reguljatori csiszlenosztyi lesznihi naszekomih. Nauka, Novoszibirszk
- Koppányi T. (1973): Növényvédelmi állattan I. Debreceni Agrártudományi Egyetem, Debrecen
- Kormondy, E.J. (1976): Concepts of Ecology. 2nd ed., Prentice-Hall, Englewood Cliffs
- Kosztarab, M., Kozár, F. (1983): Introduction of *Anthrribus nebulosus* (Coleoptera: Anthribidae) in Virginia for control of scale insects: A review. *Virginia Journal of Sciences* 34:223–236.

- Kovács L. (1957): A szélsőséges téli hőmérsékletek hatása a lepkék gyakoriságára. *Rovartani Közl.* 10: 275–282.
- Kozár F. (1968): A mocsospajor pusztítása Veszprém megyében. *Magyar Mezőgazdaság* 23: 13–14.
- Kozár, F. (1974): The Role of Extreme Temperature Fluctuations in the Population Dynamics of Overwintering Eggs of *Pannonychus ulmi* Koch. *Acta Phytopath. Ac.Sci. Hung.* 9: 363–367.
- Kozár F. (1977): A rovarok egyedszámának változásai. *Természet Világa* 108: 412–413., 428.
- Kozár, F. (1978a): Some Questions on the Population Dynamics of the San José Scale, *Quadraspidiotus perniciosus* Comstock (Homoptera: Coccoidea). *Acta Phytopath. Ac.Sci. Hung.* 13: 179–195.
- Kozár F. (1978b): Az emberi tevékenység hatása a rovarokra. *Növényvédelem* 14: 91–92.
- Kozár, F. (1987): The probability of interspecific competitive situations in scale-insects (Homoptera, Coccoidea). *Oecologia* 73: 99–104.
- Kozár F. (1988): A populációdinamikai szemléletmód változása Magyarországon. [In: Sáringer Gy.(szerk.): *Ökológia.*] 81–87. Agrártudományi Egyetem, Keszthely
- Kozár F. (1991a): Ökológiai növényvédelem a gyümölcsösben. *Gazdag rovarközösség. Kertészet és Szőlészet* 22:18.
- Kozár, F. (1991b): Organization of Arthropod communities in agroecosystems. *Acta Phytopathologica Hungarica* 1–13 (nyomtatás alatt)
- Kozár, F. (1992): Ecological plant protection in Hungary. [In: Meulenbroek, J.L. (ed.): *Agriculture and environment in Eastern Europe and the Netherlands.*] 283–291, Agricultural University, Wageningen
- Kozár F., Ádám L., Balázs K., M.-né Benedek I., Csikai Cs., D.-né Draskovits Á., Meszleny A., Mészáros Z., Mihályi K., Nagy L., Papp J., Polgár L., Radwan, Z., Rácz V., Ronkay L., Soós Á., Szabó S., Szabóky Cs., Szalay-Marzsó L., Szarukán I., Szelényi G., Szentkirályi F., Sziráki Gy., Török J. (1983): Az állatok fajszerkezetének változásai almában és kukoricában különböző termesztési viszonyok között. *Növényvédelem* 19(9):385–397.
- Kozár F., Balázs K., Rácz V. (1986): A jövő növényvédelme. *Magyar Tudomány* 3: 196–203.
- Kozár F., Jermy T. (1988): A kártevők népességszámmozgalmával (populációdinamika) kapcsolatos fontosabb elméletek. [In: Sáringer Gy.(szerk.): *Ökológia.*] 64–77. Agrártudományi Egyetem, Keszthely
- Kozár F., Nagy Dávid A. (1986): The unexpected northward migration of some species of insects in Central Europe and the climatic changes. *Anz. Schadlingskde. Pflanzenschutz, Umweltschutz* 59: 90–94.
- Kozár F., Tisza G.-né. (1970): A vetési bagolyipille (*Scotia segetum* Schiff.) 1968. évi

- gradációjával kapcsolatos megfigyelések Veszprém megyében. Növényvédelem 6: 67–70.
- Kozár F., Viktorin A. (1980): Módszer a kaliforniai pajzstetű (*Quadraspidiotus perniciosus* Comstock, Homoptera: Coccoidea) tömegviszonyainak előrejelzésére. Növényvédelem 16: 179–184.
- Kozsancsikov, I.V. (1961): Metodi isszledovanyija ekologii naszekomih. Viszsaja skola, Moszkva
- K.Ö. (1901): Egynémely rovarról. A természet 5: 6–7.
- Krebs, C.J. (1978): Ecology: the experimental analysis of distribution and abundance. Harper and Row, New York
- Krebs, C.J. (1985): Ecology (3rd ed.). Harper and Row, New York
- Kuno, E. (1971): Sampling error as a misleading artifact in „key factor analysis”. Res. Pop. Ecol. 13: 28–45.
- Kuno, E. (1983): Factors governing dynamical behaviour of insect populations. A theoretical inquiry. Res. on Pop. Ecol. Suppl. 3: 27–45.
- Kühnelt, W. (1965): Grundriss der Ökologie. Mit besonderer Berücksichtigung der Tierwelt. G. Fischer, Jena
- Lack, D. (1954): The natural regulation of animal numbers. Clarendon Press, Oxford
- Lack, D. (1970): The natural regulation of animal number. Clarendon Press, Oxford
- Latto, J., Hassell, M.P. (1987): Do pupal predators regulate the winter moth? Oecologia 74: 153–155.
- Lawton, J.H., May, R.M. (1984): The birds of Selborne. Nature 306: 732–733.
- Lawton, J.H., McNeill, S. (1979): Between the devil and the deep blue sea: on the problem of being a herbivore. Symp. Brit. Ecol. Soc. 20: 223–244.
- Leslie, P.H. (1945): On the use of matrices in certain population mathematics. Biometrika 33: 183–212.
- Leslie, P.H. (1966): The intrinsic rate of increase and the overlap of successive generations in a population of guillemot (*Uria aalge* Pont.). J. Anim. Ecol. 35: 291–301.
- Letourneau, D.K. (1987): The enemies hypotheses: tritrophic interactions and vegetational diversity in tropical agroecosystems. Ecology 68: 1616–1622.
- Levin, S.A. (1975): Ecosystem analysis and prediction. Soc. for Industrial and Appl. Math., Philadelphia
- *Lomniczki, A. (1988): Population ecology of individuals. Princeton University Press, Princeton
- *Lotka, A.J. (1925): Elements of physical biology. Williams and Wilkins, Baltimore
- MacArthur, R.H. (1972): Geographical ecology: Patterns in the distribution of species. Harper and Row, New York
- MacArthur, R.H., Wilson, E.O. (1967): The theory of island biogeography. Princeton Univ. Press, Princeton

- Macfadyen, A. (1963): *Animal Ecology Aims and Methods*. Sir Isaac Pitman and Sons Ltd., London
- Makszimov, A.A. (1978): Ciklicnsoszty masszovih razmnoszenyij zsvotnih – osnova dolgoszrocsnogo prognozirovanyija. *Ekologija* 6: 5–13.
- *Makszimov, A.A. (1984): Mno goletnyije kolebanyija csiszlenosztyi zsvotnih, ih pricsini i prognoz. Nauka, Novoszibirszk
- Malthus, R.T. (1798): *An essay on the principle of population as it affects the future improvement of society*. Johnson, London
- Manninger G.A. (1947): A hőmérséklet szerepe a rovarok életében. *Időjárás* 51: 75–78.
- Manninger G.A. (1948): Kapcsolat az éghajlat, az időjárás és az állati kártevők között. [In: Réthly A. és Aujeszy L. (szerk.): *Agrometeorológia*.] 371–386. Orsz. Meteorológiai és Földmágnességéi Int., Budapest
- Manninger G.A. (1960): Szántóföldi növények állati kártevői. *Mezőgazdasági Kiadó*, Budapest
- Manninger G.A. (1966): A rovarok tömeges elszaporodása és az időjárás. *Magyar Mezőgazdaság* 21: 12–13.
- Manninger G.A. (1975): Száraz és nedves évsorok kapcsolata a szántóföldi kártevőkkel. *Növényvédelem* 11: 506–507.
- May, R.M. (1973): *Stability and Complexity in Model Ecosystems*. Princeton University Press, Princeton
- May, R.M. (1975): Biological populations obeying difference equations: stable points, stable cycles and chaos. *J. Theor. Biol.* 49: 511–524.
- May, R.M. (1976): *Theoretical ecology. Principles and applications*. Sinauer. Sunderland, Mass.
- May, R. (1984): An overview: real and apparent patterns in community structure. [In: Strong, D.R., Simberloff, D., Abele, L.G., Thistle, A.D. (eds.): *Ecological Communities: Conceptual Issues and the Evidence*.] Princeton Univ. Press. Princeton
- May, R. (1986): The search for patterns in the ballance of nature: advances and retreats. *Ecology* 67: 1115–1126.
- May, R.M., Hassell, M.P., Anderson, R.M., Tonkyn, D.W. (1981): Density dependence in host-parasitoid models. *J. Anim. Ecol.* 50: 855–865.
- May, R.M., MacArthur, R.H. (1972): Niche overlap as a function of environmental variability. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.* 69: 1109–1113.
- Maynard Smith, J. (1974): *Models in Ecology*. Cambridge University Press, Cambridge
- Maynard Smith, J., Slatkin, M. (1973): The stability of predator-prey systems. *Ecology* 54: 384–391.
- Maynard Smith, J., Brown, R.L.W. (1986): Competition and body size. *Theor. Pop. Biol.* 30: 166–180.
- Merkel O. (1897): A tömegesen fellépő rovarok ellenségei. *Rovartani Lapok* 4: 23–24.

- Mertz, D.B. (1971): Life history phenomena in increasing and decreasing populations. [In: Patil, G.P. et al (eds.): Statistical ecology.] 361–399. Pennsylvania State Univ. Press, University Park
- Mezsszerin, V.A. (1979): Gyinamika csiszlenosztyi zsvotnih i posztrojenyje prognoszov. Ekologija 3: 4–12.
- Mészáros, Z., Ádám, L., Balázs, K., M., Benedek, I., Csikai, Cs., D. Draskovits, Á., Kozár, F., Lővei, G., Mahunka, S., Meszleny, A., Mihályi, F. Mihályi, K., Nagy, L., Oláh, B., Papp, J., Papp, L., Polgár, L., Radwan, Z., Rácz, V., Ronkay, L., Solymosi, P., Soós, Á., Szabó, S., Szabóky, Cs., Szalay-Marzsó, L., Szarukán, I., Szelényi, G., Szentkirályi, F., Sziráki, Gy., Szőke, L. és Török, J. (1984): Results of faunistical and floristical studies in Hungarian apple orchards (Apple ecosystem research No. 26). Acta Phytopath. Ac. Sci. Hung. 19: 91–176.
- Mészáros Z. (1964): Kétnemzedékes lepkékártévők populációdinamikai vizsgálata és előrejelzése. Rovartani. Közl. 17: 403–418.
- Mészáros Z., Vojnits A. (1967): A hazai kártévő molylepkék elterjedése és egyedszámuk területi változásai. Növényvédelem 3: 264–273.
- Milne, A. (1957): The natural control of insect populations. Canad. Ent. 89: 193–213.
- Milne, A. (1984): Fluctuation and natural control of animal population, as exemplified in the garden chafer *Phyllopertha horticola* (L.). Roy. Soc. of Edinburgh (B)82: 145–199.
- Mocsáry S. (1876): Fűrkészek szerepe a természetben. Természet 8: 71–75., 88–91.
- Moran, P.A.P. (1953): The statistical analysis of the Canadian lynx cycle. Australian J. Zool. 1: 163–173.
- Morris, R.F. (1957): The interpretation of mortality data in studies on population dynamics. Can. Entom. 89: 49–69.
- Morris, R.F. (1971): Observed and stimulated changes in genetic quality in natural populations of *Hyphantria cunea*. Can. Entom. 103: 893–906.
- *Moss, R., Watson, A., Ollason, J. (1982): Animal population dynamics. Chapman and Hall, London, New York
- Muirhead-Thompson, R.C. (1968): Ecology of insect vector populations. Academic Press, New York
- *Murray, B.G.jr. (1979): Population dynamics: Alternative models. Academic Press Inc., New York
- Nagy Barnabás (1957): A biológiai látásmód fontossága a növények kártévői elleni védekezésben. A növényvédelem időszerű kérdései 2: 1–10.
- Nagy Barnabás (1964): Adatok a marokkói sáska (*Doclostaurus maroccanus* Thunb.) magyarországi előfordulásához és élőhelyi viszonyaihoz. Ann. Inst. Prot. Plant. Hung. 9: 263–299.
- Nagy Bálint (1966): A gyümölcsfavédelem megoldásra váró problémái. Növényvédelmi tudományos értekezéslet. Magyar Agrártudományi Egyesület, Budapest

Nagy S. (1970): Fénycsapdás vizsgálatok lepkekártevőkre almáskertekben. Áll. Közl. 62: 83–89.

Nagyváthy J. (1791): A szorgalmatos mezeigazda. Pesten, Trattner betűivel

Narzikulov, M.N. (1979): Konceptija, balansz prirodni, kak iszhodnaja pozicija ekologicseszkogo podhoda k zascsitye rasztyenyij. Entomol. obozr. 58: 689–696.

Naumov, N.P. (1953): Gynamika csiszlenosztyi obiknovennoj polevki (*Microtus arvalis* Pall.) i metodi jejo prognozov v Szrednej Poleszje SzSzSzR. Zool. Zurn. 32: 300–311.

Naumov, N.P. (1958): Nyekotorije osznoynije voproszi gynamiki naszelenyija zsvotnih. Zool. Zurn. 37: 659–679.

Nechay, G. (1973): Seasonal incidence of larval *Hydatigera taeniaeformis* infection of *Microtus arvalis* in Hungary. Parasit. Hung. 6: 117–130.

Nicholson, A.J. (1933): The balance of animal populations. J. anim. Ecol. 2: 132–178.

Nicholson, A.J. (1954): An outline of the dynamics of animal populations. Australian J. Zool. 2: 9–65.

Nicholson, A.J. (1958): Dynamics of insect populations. Ann. Rev. Ent. 3: 107–136.

Nicholson, A.J., Bailey, V.A. (1935): The ballance of animal populations. Proc. Zool. Soc. London 3: 551–598.

*Nisbet, R.M., Gurney, W.S.C. (1982): Modelling fluctuating populations. J. Wiley & Sons, Chichester

Odum, E.P. (1971): Fundamentals of ecology. W.B.Saunders company, Philadelphia

Ordish, G. (1967): Biological methods in crop pest control. Constable, London

Park, T. (1948): Experimental studies of interspecific competition. I. Competition between populations of the flour beetles *Tribolium confusum* and *T. castaneum*. Ecol. Monographs 18: 267–307.

Park, T., Leslie, P.H., Mertz, D.B. (1964): Genetic strains and competition in population of *Tribolium*. Physiol. Zool. 27: 177–238.

Patil, G.P., Rosenzweig, M.L. (1979): Contemporary quantitative ecology and related eometrics. Internat. Co-operative Publishing House, Burtonsville

Pianka, E.R. (1978): Evolutionary ecology. Harper and Row Publishers, New York, Hagerstown, San Francisco, London

Pilon, J.G., Blair, J.R. (1961): Weather and outbreaks of the spruce budworm in the Province of Quebec from 1939 to 1956. Can. Entom. 93: 118–123.

Pimentel, D. (1961): On a genetic feedback mechanism regulating populations of herbivores, parasites and predators. Am. Nat. 95: 65–79.

Pimentel, D. (1968): Population regulation and genetic feedback. Science 159: 1432–1437.

Pimentel, D., Perkins, J.H. (1980): Pest control: Cultural and environmental aspects. Westview Press, Boulder

Pimm, S.L. (1982): Food webs. Chapman and Hall, London, New York

- Pimm, S.L., Lawton, J.H. (1980): Are food webs divided into compartments? *J. Anim. Ecol.* 49: 879–898.
- Pogány F. (1989): Idősorelemzés a populációdinamikában. Egyetemi doktori értekezés. GATE, Gödöllő
- Poljakov, I.J. (1976): Logika etapov razrabotki problemi prognozov v zascitye rasztyenyij. *Trudi VIZR.* 50: 5–23.
- Preszler, R.W., Price, P.W. (1988): Host quality and sawfly populations: A new approach to life table analysis. *Ecology* 69: 2012–2020.
- Précsényi I. (1984): Az ökológia tárgykörének egy lehetséges megközelítése. *Bot. Közl.*, 71: 163–165.
- Price, P.W. (1975): *Insect Ecology*. Wiley, New York
- *Price, P.W. (1984): *Insect Ecology*. Second Edition. John Wiley and Sons, New York, Chichester, Brisbane, Toronto, Singapore
- Rafesz, P.M. (1968): Rol i znacsenyije rasztyityelnoadnih naszekomih v leszu. *Nauka*, Moszkva
- Rafesz, P.M. (1974): Biogeocönologicseskije principi tyeorii gyinamiki populjacii lisztogrizuscsih lesznih naszekomih. *Matyeriali. VII. Vsesz. Entom. obscs. AN SzSzsZR*, Leningrad
- Ratzeburg, T.J.C. (1844): *Ichneumonon der Forstinsekten. I–III.* Nicolaische Buchh., Berlin
- Rácz V. (1971): Adatok a gabonapoloskák (*Eurygaster* spp.) biológiájához és ökológiájához. *Növényvédelem* 7: 49–52.
- Reh, L. (1925): *Die tierischen Feinde IV.* Paul Parey, Berlin
- Reichart G. (1953): A prognózis biológiai és morfológiai alapjai a fekete diszbogárnál (*Capnodis tenebrionis* L., Buprestidae, Col.). *A növényvédelem időszerű kérdései* 4: 41–45.
- Réthy A. (1962): Időjárás események és elemi csapások Magyarországon 1700-ig. *Akadémiai Kiadó, Budapest*
- Réthy A. (1970): Időjárás események és elemi csapások Magyarországon 1701–1800-ig. *Akadémiai Kiadó, Budapest*
- Ricklefs, R.E. (1973): *Ecology*. Chiron Press, Portland
- Root, R.B., Olson, A.M. (1969): Population increase of the cabbage aphid, *Brevicoryne brassicae*, on different host plants. *Can. Entom.* 101: 768–773.
- Rubcov, I.A. (1937): O tyeoreticeszkom obosznovanyii rajonyirovanyija vrednih naszekomih i prognoze ih maszszovogo razmnoszenyija I–II. *Zascita Rasztyenyij* 14–16: 3–13., 3–20.
- Rudnev, D.F. (1962): Vlijanyije fiziologicseskogo szosztovanyija rasztyenyij na maszszovoj razmnoszenyije vregityelej lesza. *Zool. zurn.* 41: 313–329.
- Sabelis, M.W., Diekmann, O. (1988): Overall population stability despite local

- extinction: The stabilizing of prey dispersal from predator-invaded patches. Theor. Pop. Biol. 34: 169–176.
- Sajó K. (1896 körül): Kézirat
- Sajó K. (1900): Azok a szegény mimétorok. A természet 4: 1–5.
- Sajó K. (1901): A keletről nyugatnak tartó vándorlás „tervénye”, A természet 5: 1–3.
- Sapiro, I.D. (1973): Osznovnije etapi razvityija isszledovanyij immunitjeta rasztyenyij k vregityeljam. Trudi VIZR. 37: 5–29.
- Sapiro, I.D. (1985): Immunityet polevih kultur k naszecomim i klescsam. Zool. Inszt. AN SzSzSzR, Leningrad
- Sapiro, I.D., Vilkova, N.A. (1976): Znacsenyije piscsevogo faktora v probleme vrednoj cserepaski (*Eurygaster integriceps* Put.). Trudi VIZR. 48: 14–29.
- Sasvári L. (1986): Madárökológia I–II. Akadémiai Kiadó, Budapest
- Sasvári, L., Török, J., Tóth, L. (1987): Density dependent effects between three competitive bird species. Oecologia 72: 127–130.
- Savescu, A., Rafaila, C. (1978): Prognoza in Protectia Plantelor. Ceres, Bucuresti
- Sáring Gy. (1961): A fotoperiódus szerepe a *Colaphellus sophiae* Schall. imágók tevékenységében, különös tekintettel a tojásképzésre. Növényvédelmi Kutató Intézet Évkönyve 8: 27–34.
- Schaffer, W.M., Kot, M. (1986): Chaos in ecological systems: the coals that Newcastle forgot. TREE 1: 58–63.
- Schmidt, E. (1966): Daten zur täglichen Beutemenge der Schleiereule in Natur- und Kulturgebieten. Vertebr. Hung. Mus. Hist. Nat. Hung. 8: 123–133.
- Schoener, T.W. (1986): Mechanistic approaches to community ecology: A new reductionism? Amer. Zool. 26: 81–106.
- Schwerdtfeger, F. (1941): Über die Ursachen des Massenwechsels der Insecten. Zeitschr. f. angew. Ent. 28: 254–303.
- *Schwerdtfeger, F. (1968): Demökologie. Paul Parey, Hamburg
- Scsegolev, V.N. (1951): Mezőgazdasági rovarok. Akadémiai Kiadó, Budapest
- Scserbinovszkij, N.S. (1952): Pusztinnaja szaransa szisztockerka. Szelhozgiz, Moszkva
- Seber, G.A.F. (1982): The estimation of animal abundance and related parameters. C. Griffin and Co., London
- Seprős I. (1970): Gyümölcsmolyok populációdinamikáját befolyásoló abiotikus tényezők vizsgálata klímogrammok segítségével. Növényvédelem 6: 391–401.
- Shiyomi, M. (1980): Predation-affected spatial pattern changes in a prey population. Ecol. Model. 11: 1–14.
- Simpson, G.G., Roe, A., Lewontin R.C. (1960): Quantitative Zoology. Istituto del Libro. Vedado, Habana
- Sioli, H. (1973): Ökologie und Lebensschutz in internationaler Sicht. Rombach, Freiburg
- Slobodkin, L.B. (1980): Growth and regulation of animal populations. Dover Publ. Inc., New York

- Slobodkin, L.B. (1988): Intellectual problems of applied ecology. *BioScience* 38: 337–342.
- Smith, F.E. (1961): Density dependence in the Australian trips. *Ecology* 42: 403–407.
- Smith, H.S. (1935): The role of biotic factors in the determination of population densities. *J. econ. Ent.* 28: 873–898.
- Smith, R.L. (1966): *Ecology and field biology*. Harper, New York, London
- *Solbrig, O.T. (1980): *Demography and evolution in plant populations*. Blackwell Sci. Publ., Oxford, London, Edinburgh, Melbourne
- Solbrig, O.T., Solbrig, D.J. (1979): *Introduction to population biology and evolution*. Addison-Wesley Publ. Comp, Reading, Massachusetts, Menlo Park, California, London, Amsterdam, Don Mills, Ontario, Sydney
- Solomon, M.E. (1955): Das Gleichgewicht von Insektenbevölkerungen und die chemische Schädlingsbekämpfung. *Z. angew. Entomol.* 37: 110–121.
- Solomon, M.E. (1957): Dynamics of insect populations. *Ann. Rev. Entomol.* 2: 121–142.
- *Solomon, M.E. (1969): *Population dynamics*. Edward Arnold publ., London
- Southwood, T.R.E. (1968): *Insect abundance*. Blackwell, Oxford
- Southwood, T.R.E. (1977): The relevance of population dynamic theory to pest status. [In: Cherrett, J.M., Sagar G.R., (eds.): *Origins of pest, parasite, disease and weed problems.*] *Symp. Brit. Ecol. Soc.* No. 18.
- *Southwood, T.R.E. (1984): Ökológiai módszerek – különös tekintettel a rovarpopulációk tanulmányozására. *Mezőgazdasági Kiadó, Budapest*
- Southwood, T.R.E., Comins, H.N. (1976): A synoptic population model. *J. anim. Ecol.* 45: 949–965.
- Stewart, L., Dixon, A.F.G. (1988): Quantification of the effect of natural enemies on the abundance of aphids: Precision and statistics. [In: Niemczyk, E., Dixon, A.F.G. (eds.): *Ecology and Effectiveness of Aphidophaga.*] 187–197. SPB Acad. Publ. bv, Hague
- Stiling, P. (1988): Density-dependent process and key factors in insect populations. *J. Anim. Ecol.* 57: 581–593.
- Stohl G., Csontos G. (1972): A gűzűegér és a mezeipocok szaporodásbiológiájának genetikai vonatkozásai. *Áll. közl.* 59: 127–135.
- Strong, D.R., Lawton, J.H., Southwood, R. (1984): *Insect on plants. Community patterns and mechanisms*. Blackwell, Oxford, London
- Stugren, B. (1974): *Grundlagen der allgemeinen Ökologie*. G.Fischer, Jena
- Sumakov, E.M. (1940): Pricini sztdnosztyi u szarancsovih. *Dokl. Vsesz. Akad. Sz. H. Nauk im Lenyina, Moszkva*
- Surján J., Herczig B. (1978): Illat- és fénycsapdás összehasonlító vizsgálatok és a vetési bagolylepke előjelzési lehetőségei. *Növényvédelem* 14: 487–497.
- Szaakjan-Baranova, A.A., Szugonjaev, E.Sz., Seldesova, G.G. (1971): Akacijevaja lozsnoscsitovka i jejo paraziti. *Nauka, Leningrad*

- Szabó J.B. (1974): Biológiai egyensúly vagy egybehangolt sorozatfejlődés. A Mátrai Múzeum Természettudományi Közl. 2: 5–20.
- Szalai-Marzsó L. (1955): Az amerikai fehér szövőlepke tápnövényei és életképessége közötti összefüggések vizsgálata. MTA Agrártud. Oszt. Közl. 8: 45–50.
- Szalai-Marzsó L. (1957): Erdei gyapjaspille (*Lymantria dispar* L.) tömegszaporodásával kapcsolatos megfigyelések 1954 és 1955 nyarán a nyíregyházi erdőben. Ann. Inst. Prot. Plant. Hung. 7: 113–123.
- Szegény A. (1976): A gabonapóloska (*Eurygaster* spp.) hímek pusztulása és a populáció-sűrűség közötti összefüggés a depresszió időszakában. Növényvédelem 12: 529–532.
- *Szelényi G. (1936): Fejlődéstani és epidemiológiai vizsgálatok a sárga körtepapjastetű [*Aspidiotus piri* (Licht.)Reh] 1935. évi nemzedékén. Kísérletügyi Közl. 39: 1–12.
- Szelényi G. (1944): A lucernaböde (*Subcoccinella 24-punctata* L.) és élősködője: *Tetrastichus jablonowskii* n.sp. Növényegészségügyi Évkönyv 1: 83–85.
- Szelényi G. (1950): A biológiai védekezésről. Növényvédelem 2: 9–13.
- Szelényi G. (1955): A növényvédelem biocönológiai útjain. MTA Agrártud. Oszt. Közl. 8: 22–44.
- Szentkirályi F. (1977): A rendszerelmélet alkalmazása a rovarpopulációdinamika elméletében és gyakorlatában. VEAB Értesítő 1977-III. 168–171.
- Szevercov, Sz.A. (1951): Problemi ekologii zsvotnih. Izd. AN SzSzsR, Moszkva
- Széky P. (1979): Ökológia. Natura, Budapest
- Széky P. (1983): Ökológiai kislexikon. Natura, Budapest
- Szontágh P. (1977): A *Lymantria dispar* L. gradációs viszonyai Magyarországon 1962–1975 között. Áll. Közl. 64: 165–172.
- Sztadnickij, G.V., Bortnik, A.M. (1977): Sztacionalnaja tyeorija gyinamiki populjacii naszekomih. Dokl. 29. Jezsegodn. Cst. Pamjatyi N.A. Holodkovszkogo, Lenjingrad
- Taber, R.D., Dasmann, R.F. (1958): The black-tailed deer of the Chapparal, Calif. Dept. Fish game, Game Bull. 8. Sacramento, California
- Tafner V. (1901): A lepkék, fűkésző darazsak és legyek. A természet 5: 3–4.
- *Tamarin, R.H. (1978): Population regulation. Dowden, Hutchinson and Ross Inc., Stroudsburg
- Tansley, A.G. (1935): The use and abuse of vegetational concepts and terms. Ecology 15: 284–307.
- Taylor, R.J. (1984): Predation. Chapman and Hall, New York
- Természettudományi Lexikon. (1976): Akadémiai Kiadó, Budapest
- Thompson, W.R. (1929): On natural control. Parasitology 21: 269–281.
- *Thompson, W.R. (1956): The fundamental theory of natural and biological control. Ann. Rev. Ent. 1: 379–402.
- Tilman, D. (1982): Resource Competition and Community Structure. Princeton University Press, Princeton

- Timofeev-Reszovszkij, N.V., Jablokov, A.V., Glotov, N.V. (1973): Ocserk ucsenyija o populjacii. Nauka, Moszkva
- Tischler, W. (1965): Agrarökologie. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena
- Tóth B. (1980): Katasztrófaelméleti modellek a biológiában. [In: Précsényi I. (szerk.): Ökológiai stabilitás.] Studium X: 1, Debrecen
- Townsend, C.R., Callow, P. (1981): Physiological Ecology: An Evolutionary Approach. Blackwell, Oxford
- Török J. (1985): Ökológiai kisenciklopédia. Országos Pedagógiai Intézet, Budapest
- Török, J., Tóth, L. (1988): Density dependence in reproduction of the collared flycatcher (*Ficedula albicollis*) at high population levels. J. Anim. Ecol. 57: 251–258.
- Ubrizsy G. (1968): Növényvédelmi enciklopédia. Mezőgazdasági Kiadó, Budapest
- Udvardy M. (1983): Dinamikus állatföldrajz. Tankönyvkiadó, Budapest
- Uvarov, B.P. (1931): Insects and climate. Trans. Ent. Soc., London
- Vadász Cs. (1973): Az ivarzás feromonális gátlása és megindítása a mezei pocok (*Microtus arvalis* Pall.) nőtényeinél. Növényvédelem 9: 18–20.
- Van den Bosch, R., Messenger, P.S., Gutierrez, A.P. (1982): An introduction to biological control. Plenum Press, New York, London
- Vandermeer, J. (1981): Elementary mathematical ecology. Wiley Interscience, New York
- Van der Plank, J.E. (1963): Plant diseases: epidemics and control. Academic Press, London
- Van Dyne, G.M. (1969): The ecosystem concept in natural resource management. Acad. Press, New York, London
- Varga F. (1969): Adatok a gyapjaspille (*Lymantria dispar* L.) táplálkozásbiológiájához és ennek összefüggése a tömegszaporodással. Erdészeti Egy. Tud. Közl. 1: 71–82.
- Varga, Z., Uherkovich, Á. (1974): Die Anwendung der Lichtfallen in der ökologischen Landschaftsforschung. Fol. Ent. Hung. 27: 159–171.
- Varley, G.C. (1947): The natural control of population balance in the knapweed gall-fly (*Urophora jaceana*). J. Anim. Ecol. 16: 139–187.
- Varley, C.G. (1949): Population changes in German forest pests. J. Anim. Ecol. 18: 117–122.
- Varley, G.C., Gradwell, G.R. (1960): Key factors in population studies. J. Anim. Ecol. 29: 399–401.
- Varley, G.C., Gradwell, G.R. (1968): Population models for the Winter Moth. [In: Southwood, T.R.E.(ed.): Insect Abundance.] Blackwell, Oxford
- *Varley, C.G., Gradwell, G.R., Hassell, M.P. (1973): Insect Population Ecology. University of California Press, Berkeley
- Vásárhelyi T. (1983): Kéregpoploskák morfológiája, posztembrionális fejlődése, rendszere és az *Aradus cinnamomeus* életmódja Magyarországon. Kandidátusi értekezés. Budapest
- Verhulst, P.F. (1838): Notice sur la loi que suit la population dans son accroissement. Correspond. Math. et Phys. 10: 113–121.

- Viktorov, G.A. (1955): K voproszu o pricsinah maszszovih razmnoszsenij naszekomih. Zool. zurn. 34: 259–266.
- *Viktorov, G.A. (1967): Problemi gynamiki csiszlenosztyi naszekomih (na primere vrednoj cserepaski). Nauka, Moszkva
- Viktorov, G.A. (1971): Troficseszkaja i szintyetyicseszkaja tyeorija gynamiki csiszlenosztyi naszekomih. Zool. zurn. 50: 361–372.
- Viktorov, G.A. (1976): Ekologija parazitov entomofagov. Nauka, Moszkva
- Volterra, V. (1926): Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi. Mem. Acad. Lincei, Roma
- Voroncov, A.I. (1982): Lesznaja ekologija. Viszsaja skola, Moszkva
- Wallner, W.E. (1987): Factors affecting insect population dynamics: differences between outbreak and non outbreak species. Ann. Rev. Entomol. 32: 317–340.
- Warga F. (1925): A madarak gazdasági jelentősége a növényvédelem szempontjából. Növényvédelem: 19–22.
- Watson, G. (1970): Animal populations in relation to their food resources. Brit. Ecol. Soc., Blackwell Sci. Publ., London
- Whittaker, J.B. (1971): Population changes in *Neophilaenus lineatus* L. in different parts of its range. J. Anim. Ecol. 40: 425–443.
- Whittaker, R.H. (1975): Communities and ecosystems. Macmillan, New York
- Williamson, M. (1972): The analysis of biological populations. Arnold, London
- *Wilson, E.O., Bossert, W.H. (1981): Bevezetés a populációbiológiába. Gondolat, Budapest
- Wise, D.H. (1983): Competitive mechanisms in a food-limited species: relative importance of interference and exploitative interactions among labyrinth spiders. Oecologia 58: 1–9
- Woolhouse, M.E.J. (1988): Population dynamics models: A plea for plurality. Perspectives in biology and Medicine 31: 510–523.
- Wynne-Edwards, V.C. (1965): Self-regulating systems in populations of animals. Science 147: 1543–1548.
- Young A.M. (1982): Population biology of tropical insects. Plenum press, New York London
- Zwölfer, W. (1930): Zur Theorie der Insektenepidemien. Biol. Zbl. 1: 724–759.

TÁRGYMUTATÓ

abiotikus

– iskola 16

– tényezők 34, 47, 48, 123

abundanciadinamika 14

aciklusosság 22

adaptáció 25, 44

akác-pajzstetű 22

akkreszcens szakasz 21

Allee-effektus 77

amerikai fehér szövőlepké 31

amplitúdó 42, 43, 44, 78, 96, 126, 130

antropogén tényezők 25, 34, 49

aranyvessző 133

araszolólepkék 55

atkák 47, 49, 132, 133

bagolylepkék 18, 55

belső tényezők 28, 30, 44, 50, 128, 130

bevándorlás 30, 36

biocönológia 11, 12, 136

biocönotikus elmélet 29

biocönózis 45, 50, 51

– agro- 34, 49

biogeográfia 12

biomassza 51, 79

biotikus

– egyedszám-korlátozás 51

– iskola 9, 16

– potenciál 17, 26

– tényezők 46, 47

biotóp, természetes 17

Bupalus piniarius 55, 123

búvóhely 105, 109, 110, 131, 132

búza 49

Calandra oryzae 78, 79

ceiling hypothesis 36

Choristoneura fumiferana 23

Chratichneumon culex 119

ciklusosság 22, 33, 48, 128

cönózis 11

Cyzenis albicans 119

csillapított oszcilláció 110

csúcsbecslés 60

dekreszcens szakasz 22

demográfia 12, 13, 14, 15, 16, 56, 59,

61, 66, 67, 85, 116

demográfiai szemlélet 16

density dependence 113

density dependent factor 29

density governing factor 29

determinisztikus 67, 68, 69, 82, 127

diszkrét generációjú fajok 75

diszperzió 37, 92, 113, 132

divergens oszcilláció 95, 96, 108

Drosophila 86

ecosystem 35

egybehangolt sorozatfejlődés 51

egyedsűrűség-függés 34, 56, 76, 77, 101,

112, 116

egyedsűrűségfüggő

- hatások 116, 127
- mortalitás 71, 76, 115, 122
- natalitás 71
- növekedés 74, 75, 77, 101
- predáció 108
- szabályozás 37, 76, 110
- tényezők 28, 29, 36, 39, 40, 110
- –, egyenesen vagy fordítottan függő 29
- –, fokozatosan függő 29
- –, reverzibilisen és irreverzibilisen függő 29
- –, tökéletesen vagy tökéletlenül függő 29
- egyedsűrűségtől független
 - mortalitás 63, 115, 117
 - tényezők 29, 32, 35, 36, 39, 40, 111, 113, 123
- egyedsűrűség-változás 108
 - , hiperciklusos 20
 - , intraciklusos 18, 20
- egyedszám-ingadozás 9, 10, 11, 12, 36, 37
- egyedszám-korlátozás
 - , biotikus 51
- egyedszám-növekedés 18, 36, 55
- egyedszám-stabilitás 56
- egyedszámváltozás 12, 33, 37, 51, 55, 56, 57, 58, 60, 65, 70, 71, 83, 87, 96, 122, 127, 130, 131
 - , intraciklusos 161
- egyensúly 13, 29, 35, 44, 46, 49, 50, 51, 68, 74, 77, 78, 79, 81, 87, 95, 99, 101, 109, 110, 111, 112, 113, 117, 123, 127
 - , instabil 43, 77, 95, 109, 110, 117
 - , lokálisan stabil 110
 - , stabil 43, 77, 89, 96, 101, 105, 111
 - , természetes 51
 - , természeti 26

- egyensúlyi állapot 20, 32, 65, 68, 78, 111, 126
 - –, instabil 88
- egyensúlyi pont
 - –, instabil 77, 95, 110, 126
- egyensúlyi populáció 60, 74
- egytényezős elméletek 32, 37, 50
- eltartóképesség 71, 74, 75, 76, 78, 88, 90, 91, 97
- elváándorlás 30, 36, 42
- emlősök 55
- empirikus és verbális elméletek 7, 15, 17
- endogén tényezők 47, 127
- energetikai irányzat 33
- energiaforgalom 51
- Eotetranychus sexmaculatus* 133
- epidemiológia 13, 14, 15, 84
- Epidiaspis leperii* 51, 58, 61
- erdei gyapjaslepke 23
- erupció 21
- etológiai elmélet 30
- evolúció 31, 56
- exponenciális növekedés 26, 67, 68, 69, 70, 71, 74, 80, 91, 97
- élesztő 78
- életképesség 18, 21
- életközösség 10, 11, 12, 31, 50, 51, 90, 91
 - , mesterséges 28
 - , természetes 28
- élettáblázat 56, 59, 60, 61, 65, 75, 79, 80, 82, 83, 110, 114, 117
 - , horizontális 60
 - , időspecifikus 60
 - , korszecifikus 60
 - , statikus 60
 - , vertikális 60
- élettáblázati kormegoszlás 65, 81

fázis elmélet 32
 fázisportré-analízis 78, 110, 123
 fekunditás 47, 59, 60, 63, 80, 122
 —, korszpecifikus 82
 fenológia 47
 fenológiai szakasz 20
 fenyőaraszoló lepke 55
 feromon 30, 47
Feronia madida 119
 filoxera 44
 fluktuáció 68, 91, 113, 117, 119, 120,
 122, 127, 128, 133
 foltos környezet 56, 131, 132
 foltosság 131
 formális (matematikai) megközelítések 7,
 15, 17
 forráskorlátozott 72
 források 30, 35, 72, 78, 85, 90, 91, 113,
 126, 131
 fotoperiódus 47
 főbb szabályozási mechanizmusok
 váltásának szabálya 37
 funkcionális válasz 93, 105, 106, 107,
 108

 gabonapoloskák 48
 gazda—parazita-modell 29
 generációs görbe 58, 59
 — idő 57, 69, 78, 81, 127
 — koefficiens 20
 genetikai—evolúciós elmélet 31
 gén 31
 globális felmelegedés 48
 gradációs hullám 23
 gradocön 35, 51
 gradológia 14, 15, 33
 grafikus modell 39

 gyapjas pille 46
 gyomfirtás 49

halálozás 56, 59, 62, 64, 65, 70, 74, 79,
 80, 111, 113, 116
 halálozási ráta 70, 72, 74, 80, 111, 112,
 113
 handling time 105, 106
 heliobiológiai elmélet 33
 herbivória 85
 heterogenitás 34, 130, 131, 133
 heterózishatás 32
 hierarchia 30, 37
 holocön 35
 homeosztázis 30
 —, populációs 30
 hőösszeg 31
 hőrcsögfélék 55

Ichneumonidae 46, 92
 időjárási elméletek 32
 idősorok 58, 127
 inerciális tényezők 124
 inertial factors 29
 interspecifikus
 — kapcsolatok 37
 intraspecifikus
 — agresszió 128
 — kapcsolatok 37
 ivararány 17, 18, 51

járványtan 14

K stratégia 31, 91
 K szelekció 39
 kaliforniai pajzstetű 51, 165
 kaotikus 56, 58, 127
 kapacitás 42
 karvaly 49
 katasztrófaelmélet 127
 katicabogár 46
 —, hétpettyes 133
 kárterület 23

- keresési hatékonyság 106
- idő 105
- key factor 53
- – analysis 53
- kezelési idő 105, 106
- killing power 62, 75, 117
- kipusztulási küszöbérték 77
- zóna 39
- kis téliaraszoló 119, 120, 121
- kivándorlás 70
- klimatikus elméletek 32
- koegzisztencia 30, 86, 131
- kompetíció 39, 72, 73, 75, 76, 78, 81, 85, 88, 90, 91, 110, 124, 126, 132
- , contest 76
- , exploitatfv 85, 131
- , interferencia 85
- , interspecifikus 58, 132
- , intraspecifikus 75, 86, 126
- , scramble 76
- kompetíciós görbe 94
- modell 88, 99
- komplex elméletek 35, 49
- iskola 16
- kontinentális 38
- konvergens oszcilláció 105
- korcsoport 15, 57, 59, 60, 62, 64, 80, 81, 82
- eloszlás 57
- korlátozás 13, 34, 35, 51
- korong-egyenlet 107
- korpiramis 56, 66
- korstruktúra 60, 65, 66, 80, 81, 110
- kozmikus elméletek 32, 33
- környezeti ellenállás 17, 18, 26
- közös forrás 86
- közösségszerkezet 14
- krízis 21
- kukoricamoly 48
- kulcsfaktor 51, 119, 120, 122
- -analízis 53, 117, 119
- kulmináció szakasza 21
- kultikus 26
- kultúrbiotópok 17, 25
- külső tényezők 28, 30, 44, 50, 127, 128, 130
- K–r kontinuum 39
- lappangás 21, 22
- latencia 21
- lárvamortalitás 53
- lemming 22, 33, 55, 128
- Lepus americanus* 55
- levéltetvek 60
- légy 23, 119
- life-table 50, 51
- lisztbogár 78, 86
- logisztikus modell 80
- lucernabimbó-gubacsszúnyog 48
- lucernaböde 47
- lucernabogár 19
- Lymantria dispar* 50
- madarak 46, 51, 55, 85
- magpredáció 85
- Markov-folyamat 82
- májusi cserebogár 20
- mátrixmodellek 81
- mesterséges biotópok 17
- mezei pocok 22, 47
- méhek 49
- migráció 31, 47
- mintavétel 56, 57, 60
- misztikus szemlélet 15, 35, 45, 46
- monofág 50
- mortalitás 18, 43, 51, 60, 62, 63, 64, 65, 80, 81, 114, 115, 117, 119, 120, 122, 134
- , egyedsűrűségfüggő 71, 76, 114, 115, 122

–, egyedsűrűségtől független 63, 115,
 117
 –, korszpecifikus 62, 64, 81
 –, lárvá- 53
 –, teljes 120, 122
 mortalitási görbe 120
 – ráta 59, 62, 98, 111
 – tényezők 64, 111, 114, 115, 117, 119,
 120
 – –, egyedsűrűségfüggő 123
 muszkamoly 23
 mutualizmus 84
 műtrágyázás 47

 napfolttevékenység 33, 128, 131
 natalitás
 –, egyedsűrűségfüggő 71
 natural balance 27
 – control 13, 27
 – regulation 27
 naturalista szemlélet 16
 nem inerciális tényezők 124
 népességdinamika 14
 népességmozgalom 12, 14, 15, 17
 non inertial factors 29
 növekedés
 –, korlátlan 69, 71
 –, logisztikus 72, 75, 78, 79, 85, 86
 növekedési egyenlet 71, 75, 78, 86
 – ráta 60, 69, 77, 79, 84, 95, 113, 125,
 126
 – –, aktuális 71, 73, 74, 78, 81
 – –, –, nemzedékenkénti 75
 – –, belső 67, 72, 73, 91
 növényvédelem 9, 17, 20, 21, 25, 27, 35,
 49, 136

Oncopeltus fasciatus 60
Operophtera brumata 119

ökoszisztémák 33
 –, agro- 33, 49
 ölyv 49
 önkorlátozás 101, 110, 203
 önszabályozás 30, 31

papucsállatka 86
Paramecium 78
 – *aurelium* 86
 – *caudatum* 86
 parazita elmélet 29
 paraziták 21, 23, 30, 32, 50
 –, makro- 84
 –, mikro- 84
 parazitáltság 94
 parazitasorok 45
 parazitizmus 84
 parazitoidok 84, 92, 119, 122, 131
 periodicitás 22, 129
 perturbáció 79, 81, 109, 110, 126
 peteszám 17, 18, 19, 21, 47
Philonthus decorus 119
 piros körtepajzstetű 61
 plafonelmélet 36
Plistophora operophterae 119
 polimorfizmus 31, 37
 poloska 51
 populációs görbe 114
 – –, parciális 58,
 – –, teljes 57, 58
 pókok 46, 49

Quadraspidiotus perniciosus 25, 38, 51

r stratégia 31
 ragadozás 65, 78, 84, 85, 92, 97, 108,
 120, 122, 124, 128, 130
 ragadozási görbe 108
 ragadozók 21, 40, 85, 92, 97, 101, 105,
 108, 124, 125, 126, 130, 132, 133

- ragadozó – zsákmány
- -kapcsolat 93, 97, 130, 133
- -modellek 110
- -rendszerek 97, 108
- realizációs periódus 16
- regionális 38
- répalegy 23
- reprodukciós koeficiens 20
- reproduktív ráta 60, 71, 72, 73, 74, 76, 77, 80, 81, 84, 116, 123, 127, 128
- reziliencia 101
- rizszsiksik 78, 189
- rovardulások 45
- roz 49

- sarki nyúl 55
- sarlósfecske 55
- sárga körtepajzstetű 47
- sáska 9, 45, 46
- , marokkói 22, 48
- Scolytus ventralis* 77
- Solidago 133
- sólyom 49
- spreading of risk 37
- stabil koreloszlás 81, 82
- stabilitás 13, 56, 76, 78, 79, 81, 91, 96, 99, 101, 105, 111, 113, 117, 123, 126, 127
- Stenocarus fuliginosus* 48
- stressz 30, 33, 128
- switching 109
- synoptic model 31, 39, 43

- szabályozás 13, 28, 29, 31, 37, 39, 42, 43, 44, 76, 78, 85, 96, 110, 111, 120, 125, 126, 130
- , automatikus 37
- , időjárás- 115
- szabályozva korlátozó tényezők 29
- szaporodási hányados 20, 26
- ráta 125
- szaporodásközösség 12
- szaporodóképesség 17, 26, 92
- szelekció 25, 32
- szexuálindex 18
- szezonalitás 127
- szigmoid görbe 74, 126
- szinoptikus teória 34, 43
- szintetikus elméletek 17, 35, 44, 49
- szintetikus iskola 16
- sztochasztikus 56, 67, 68, 69, 80, 114, 115, 122, 127
- szukcesszió 11, 56
- szűbogar 77
- születés 56, 70, 74, 75, 79, 111, 113
- születési ráta 72, 80, 81, 111, 112, 113
- szülőgeneráció 83, 117
- szűnbiológia 11, 12
- szűndinamika 11, 12
- szűnfenobiológia 11, 12, 14

- támadási ráta 106
- tápláléklánc 11, 33, 134
- tápnövény 32, 33, 38, 47, 51, 85, 92, 128, 131
- termékenység 42, 47, 51, 63
- természetes egyensúly 51
- territorialitás 30, 85, 91, 131
- tényezőváltás 50, 51
- térbeli diszpergáltság (foltosság) 131
- többtényezős elméletek 32, 34, 37
- tömegszaporodás 15, 21, 28, 30, 31, 32, 47, 48
- tömegszaporodás-tan 14
- tranzíciós mátrix 82, 83
- Tribolium* 78
- *castaneum* 60, 79, 86
- *confusum* 86
- tripszek 113, 115
- tritrophic interaction 33

trofikus elméletek 32, 33
trofoklimatikus elmélet 33
túlélés 59, 60, 62, 68, 72, 81, 82, 91, 116
túlélési görbe 64, 65, 92
– valószínűség 62, 82
túlnépesedés 20
tűrőképesség 17

univoltin 20
Uroleucon nigrotuberculatus 133
utódgeneráció 73, 79, 83, 92, 117

varjú 49
veréb 49
verseny 29, 30
–, fajon belüli 36
vetési bagolylepke 18
vértetű 45

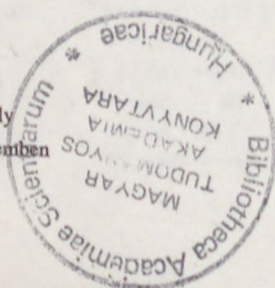
vértetűfűrkész 45
visszacsatolás 28, 43, 78
–, genetikai 32
–, késleltetett 78
–, negatív 37, 78, 81, 96, 97, 110
–, pozitív 77

zab 49
zéró izoklinek 99
zéró növekedési görbe 87, 88, 89, 98,
101, 108, 109, 110
zonális 38

zsákmány 97, 98, 100, 102, 103, 104,
105, 107, 108, 124, 125, 126, 128,
130, 132, 133,
zsákmány – ragadozó-modell 29, 105, 107,
110

A kiadásért felelős
az Akadémiai Kiadó és Nyomda Vállalat igazgatója
A nyomdai munkálatokat
az Akadémiai Kiadó és Nyomda Vállalat végezte
Felelős vezető: Zöld Ferenc
Budapest, 1992

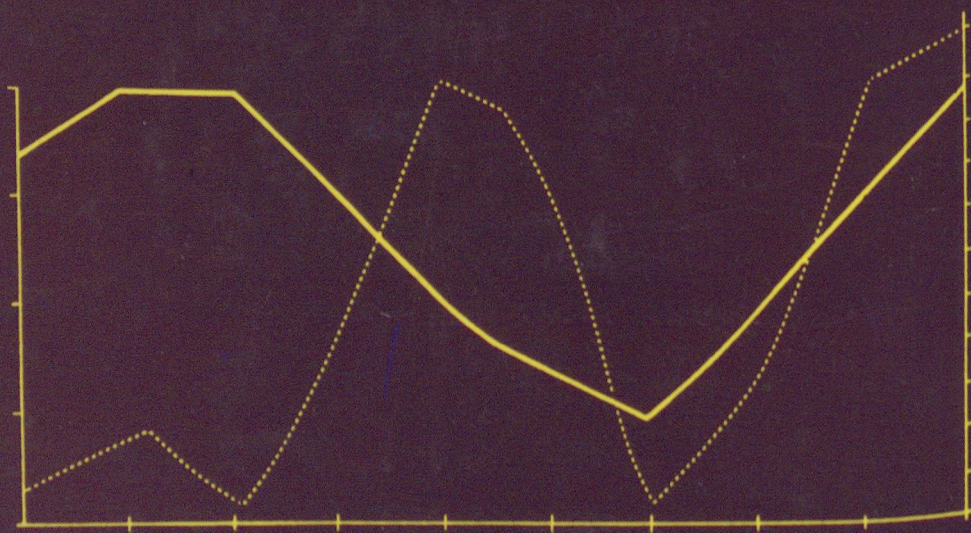
Felelős szerkesztő: Bfró Eszter
Műszaki szerkesztő: Agócs András
A fedéltervet készítette: Kiss Mihály
Megjelent: 10,25 (A/5) ív terjedelemben



Természeti környezetünk aggasztó állapota, valamint a globális katasztrófák veszélye jelentősen megnövelte az ökológia iránti érdeklődést. Az ökológia egyik alapvető területe a populációdinamika, amelynek feladata az élőlények egyedszámviszonyainak leírása és oknyomozó elemzése, és amely ennek a műnek a tárgya.

Az emberiség évezredek óta szembesül a különböző élőlények tömeges elszaporodásával, ami különösen a gyakori saskajárások révén vált általánosan ismertté már az ókorban. E jelenségek vizsgálatával és okainak felderítésével foglalkozunk. Az évszázadok során számtalan elképzelés, elmélet született. Ezeket megkíséreljük rendszerezni és felhasználhatóvá tenni az ökológiai, környezetvédelmi és mezőgazdasági szakemberek számára. A populációdinamikai magyarázatok és elméletek fejlődésének bemutatása, beleértve a tévutakat, megtorpanásokat, mai tudásunk irányait is, minden – a biológia iránt érdeklődő – olvasó számára tanulságos lehet.

Ára: 250,- Ft





Samu F.
Kozár F. Jermy T.

AZ ÁLLATOK PUÍL-Á CÍÓPÍKÁJA
508503