

POPULÁCIÓ-REGULÁCIÓ ÉS NICHE

Meszéna Géza

egyetemi docens, ELTE Biológiai Fizika Tanszék
geza.meszena@elte.hu

A *niche* (ökológiai fülke) az ökológia gyakran bizonytalan körvonalúnak és bizonytalan létjogosultságúnak érzett kulcsfogalma. Talán nem tévedünk nagyot, ha a következő két homályos állításban foglaljuk össze azt a képet, amit a szó kezdettől fogva megjeleníteni hivatott:

- A fajok felosztják egymás között az ökológiai szerepek, lehetőségek terét – a niche teret –, és elfoglalják a maguk fülkéjét, niche-ét.
- Talán épp azért élhetnek együtt békében, s nem darwini háborúban, mert felosztották maguk között ezt a teret.

De ha elégedetlenek vagyunk az efféle képes beszéddel, akkor kérdeznünk kell. Mi is az pontosan, amit fel kell osztani? Mi a pontos kapcsolat a felosztás és az együttélés között?

Az ökológiai fogalmak bizonytalansága szorosan összefügg a matematikai modellezés bizonytalan helyzetével az ökológiában. Kétféle ökológiai modellt szokás megkülönböztetni (Czárán, 1998, xii.). A *taktikai* modell egy konkrét ökológiai szituációt igyekszik minél pontosabban leírni. Ekkor értelemszerűen nem cél a konkrétumon túlmenő általánosság. Ezzel szemben a *stratégiai* modell lényegkiemelésre hivatott. Erősen egyszerűsítő modellek ezek, nincsen bennük más, mint amit alkotójuk a jelenség lényegének gondol. De honnan tudhatnánk, hogy valóban ez a lényeg? Magából a lényegkifejező modelltől biztosan nem. Így azután sem az egyik, sem a másik modellezési mód nem

igazít el igazán bennünket abban, szabad-e remélnünk általános képek érvényességét az ökológiai valóság kavalkádjában. Ha például a niche fentebb homályosan megfogalmazott fogalma hozzákapcsolódik egy konkrét stratégiai modellhez (ez a jól ismert Lotka–Volterra kompetíciós modell), akkor ezen igen egyszerű modell feltevéseivel kapcsolatos minden kétség megkérdőjelezi a fogalom és a hozzá kapcsolódó kép érvényességét is.

Jelen szerző abban bízik, hogy az ökológiában is lehetőség van elegendően általános matematikai elméletek megalkotására. Kollégáival együtt javaslatot tett a fajok együttélési feltételének ilyen igényű megfogalmazására (Gyllenberg – Mészéna, 2004; további tanulmányok elbírálás alatt). A jelen írás arra vállalkozik, hogy szembenézzon azzal a kérdéssel, mit is jelent ez az elmélet a niche-fogalom vonatkozásában.

Malthus – Darwin – Gause

Egy elegendően robusztus elmélet érdekében elegendően robusztus gondolatokból kell kiindulnunk. Indulunk tehát a kályhától, az élőlények szaporodóképességétől.

A szaporodóképesség közvetlen következménye az a Robert Malthustól származó felismerés (Malthus, 1798), miszerint egy populáció alapesetben exponenciálisan (régebbi szóhasználat: mértani haladvány szerint) szaporodik. Ma már matematikailag is teljesen világosan látjuk, hogy az exponenciális növekedés tényén semmi más nem

változtathat, mint az, ha a növekedés korlátba ütközik, azaz ha maga a létszámnövekedés valamilyen úton-módon lelassítja, megállítja a növekedést. Nem számít, mennyire bonyolult, térben-időben heterogén körülmények között nő a populáció, e „populáció-regulációnak” nevezett visszacsatolás nélkül – hosszabb távon – exponenciálisan fog nőni – vagy persze csökkenni.

Természetesen nem sok exponenciálisan növekvő populációt látunk magunk körül. Olyan ez, mint a tehetetlenségi mozgás a mechanikában: nem túl sok erőmentes tárgyat figyelhetünk meg magunk körül, amint éppen egyenes vonalú egyenletes mozgást végeznek. Mégis tudjuk, hogy az egyenes vonalú egyenletes mozgás a referenciaeset, s mindig azt kell kérdezni: mi az az erő, ami a megfigyelt objektumot eltéríti ettől a mozgástól? Az analóg ökológiai kérdés: mi az a reguláció, amely a populációt az exponenciális növekedéstől eltéríti? (Idézet Charles Darwintól: „Nézzünk meg egy növényt elterjedésének középső területén: vajon miért nincs belőle kétszer vagy négyszer annyi?” [Darwin, 2001, 71.]

Az exponenciális növekedés mint nullhipotézis a növényökológus számára egyébként nehezebb absztrakció, mint az állatökológiában. A növények egyik legfontosabb növekedési korlátja a fizikai tér: adott területen csak adott számú növény fér el. Nem könnyű magunkat rávenni annak kijelentésére, hogy a növénypopulációnk exponenciálisan nőne, ha a térbeli korlát nem létezne. De azért nem rosszabb ez annál, mint amikor egy ugráló ember szívének tömegközéppontjáról azt gondoljuk, hogy tehetetlenségi mozgást végezne, ha nem lenne az ugráló ember mellkasába rögzítve.

A természetes szelekció darwini elméletét az exponenciális növekedés malthusi képe sugalmazta (Darwin, i. m. 61.). Ha a populációk alapesetben exponenciálisan nőnek, akkor elkerülhetetlen, hogy elég hamar

beleütközzenek szaporodásuk valamilyen korlátjába. Ha beleütköznek, akkor az élet többé nem „habostorta”, hanem kemény küzdelem a létért. S ebben a küzdelemben el is lehet bukni. Ahol a győztes jutalma a nulla növekedés, ott a vesztesé a negatív növekedés, vagyis az exponenciális kihalás.

Darwin csírájában világosan értette azt is, amit ma a niche-folklor alapvető elemének tekintünk: hasonló fajok között erősebb a verseny, hiszen ők ugyanabba a szaporodási korlátba ütköznek (Darwin, i. m. 70.). A 20. században már a kompetitív kizárás elvének vagy Gause-elvnek nevezik lényegében ugyanennek egy kicsit erősebb megfogalmazását. (Georgij Francsevics Gause kísérleteivel érdemelte ki a névadó szerepét.) Az elv Garrett Hardin (1960) bevallottan pontatlan megfogalmazását idézve így szól: fajok együttélésének szükséges feltétele az ökológiai differenciálódás. Ez az az alapkép, amelyet pontosítanunk és formalizálnunk kell.

Kompetíció, reguláció és niche-tér

A kompetíció szónál meg kell állnunk egy pillanatra. A kifejezés Darwinnál még a „versenyben lét” általános fogalmát takarta, a „létért való küzdelemmel” egy sorban. A modern ökológiai irodalomban viszont általában az „erőforrásért való versengés” sokkal specifikusabb értelmében szerepel. A két jelentésáramlat összemosódása vezet ahhoz a véleményhez (lásd például Begon et al., 1996, 265.), amely a kompetitív kizárás elvét az erőforrás-kompetíció specifikus ökológiai szituációjára korlátozza. Ez egy félrevezető gondolat. A dolgok logikája szerint a „kompetitív kizárás” szókapcsolatban a kompetíció a széles, darwini értelemben szerepel.

Az erőforrások korlátozott volta kétségtelenül a legtöbbet emlegetett, és valószínűleg valóban legfontosabb szaporodási korlát. De sok minden más is korlátozhatja a növekedést. A második legfontosabb

példa talán a predáció: a megnövekedett létszámú populáción elszaporodhatnak ragadozóik, megnövelve a populáció egy egyedére eső predációs halálozási rátát. A két eset között nincs principális különbség: minden populáció beleütközik *valamilyen* szaporodási korlátba, s az együttéléshez különböző korlátokba kell ütközni, bármik legyenek is azok.

Külön kell szólnunk azokról a fajokról, amelyek a környezet változékonyságának köszönhetik megélhetésüket. A ruderális növények bárhol, bármilyen szituációban elveszítik a versenyt a helyi kompetíciót jobban tűrő versenytársaikkal szemben. Fennmaradásukat annak köszönhetik, hogy a környezetben hol itt, hol ott – valamilyen lokális katasztrófa következtében – megjelennek üres élőhelyek, amelyeket ők foglalnak el először – hogy azután onnét ismét kiszoruljanak. A ruderális fajok növekedési korlátja tehát az üres élőhelyek korlátozott száma. S bár a ruderálisokat – lokális viselkedésük alapján – gyenge kompetitorokként tartja számon a szakma, a szó darwini értelemben vett kompetíciót mégiscsak meg kell nyerniük – saját versenyszámukban persze, tehát más ruderálisokkal összevetve. A környezet nem-egyensúlyi mivolta tehát jócskán szaporíthatja a növekedési korlátokat, s így nagymértékben hozzájárulhat a biológiai diverzitáshoz. Nem ad azonban felmentést a kompetitív kizárás, a különböző korlátokba ütközés elve alól.

Reguláló változónak (Krebs, 2001, 288.) fogjuk nevezni azokat a környezeti változókat, amelyeken keresztül a populáció-reguláció visszacsatolása működik: tápanyag-koncentrációk, predációs nyomások stb. Nem reguláló változó viszont az olysfajta, a visszacsatoló hurokban benne nem lévő, „külső” paraméter, mint a hőmérséklet. A hideg természetesen növelheti a halálozási rátát és csökkentheti a születéseket, ezzel tehát lassíthatja, vagy fogyásba fordíthatja a populáció

növekedését. De a populáció növekedésétől (általában) nem lesz hidegebb: ha a populáció egy adott hőmérsékleten nő, akkor – növekedési korlát hiányában – ez így is marad. Az már más kérdés, hogy az alacsony hőmérséklet csökkentheti a populáció – például tápanyag-limitáció miatt beálló – egyensúlyi létszámát: hidegben több táplálékra van szükség a populáció szinten tartásához.

Ezen a ponton meg tudjuk mondani, mit is kell felosztani. Ha az együttélés feltétele az, hogy a fajok különböző szaporodási korlátokba ütközzenek, akkor e korlátok, vagy ha úgy tetszik, a reguláló változók összessége, halmaza az, amit niche-térnek kell tekinteni. Általánosságban *ezt* a teret kell a fajoknak felosztaniuk.

„Lakcím” és „foglalkozás”

Nyilván két alapmódja van az ökológiai elkülönülésnek, a különböző növekedési korlátokba ütközésnek:

- Különböző helyen élő populációk nyilván nem egymás rovására élnek. S akkor nem élnek egy helyen, ha különbözőnek környezeti igényeikben.
- De ütközhetnek különböző növekedési korlátokba, például lehetnek különböző erőforrások által reguláltak az azonos helyen élő populációk is.

Ennek megfelelően tehát a faj elhelyezkedését az ökológiai térben „lakcímével” (address) és „foglalkozásával” (profession) együtt jellemezhetjük (Miller, 1967).

A lakcímet ökológiailag releváns módon természetesen nem a földrajzi koordinátákkal, hanem a faj megélhetését lehetővé tevő környezeti paraméterek, kondíciók specifikálásával lehet megadni. Ha egy faj egy adott hőmérséklet-tartományban életképes, akkor ez megfelel a tengerszint feletti magasság egy – a földrajzi szélességtől is függő – tartományának. A lakcím-niche lényege tehát egy kapcsolat a környezeti kondíciók tere és a topológiai tér között.

Ha tehát a felosztásra váró niche-tér nem más, mint a növekedési korlátok – azaz a reguláló tényezők – halmaza, akkor ezen tényezőket is lakcím és foglalkozás szerint kell számon tartani. Madarak táplálékául szolgáló magokat meg kell különböztetnünk mind méretük (foglalkozás), mind előfordulásuk helye, ill. az annak megfelelő környezeti kondíciók (lakcím) szerint. Egy adott hőmérsékleten életképes, adott méretű magokat fogyasztani képes madárpopulációt az adott hőmérséklet alatt előforduló, adott méretű magok mennyisége regulálja. Ha egy másik madárfaj akár csörméretében (amely megfelel a fogyasztott magok méretének), akár hőmérsékletigényében (amely meghatározza elterjedési területét) különbözik, akkor olyan magok fognak a rendelkezésére állni, amelyet az első fajunk nem fogyaszt – elkerültek tehát a versenyt, és együtt élhetnek.

Talán semmi nem okozott annyi konfúziót a niche fogalmával kapcsolatban, mint a lakcím- és foglalkozás-niche közötti különbség. A fogalom bevezetői közül Joseph Grinnel elsősorban az előbbi, míg Charles Elton (1927) elsősorban az utóbbi jelentést hangsúlyozta. Richard S. Miller (1967) mondta ki világosan a különbséget, és vezette be a „lakcím” és „foglalkozás” terminológiát. George Evelyn Hutchinson a „niche-tengelyek” szintjén tette meg a megfelelő megkülönböztetést – lásd alább. Azóta viszont egyre nagyobb a zavar a szóhasználatban.

Akettő közül a lakcím-niche empirikusan egyszerűen vizsgálható: meg kell nézni, milyen körülmények között életképes a faj, s ehhez nem szükséges azzal foglalkoznunk, mi is regulálja a populációt. Modellezni viszont a foglalkozás-niche-t egyszerűbb, mert nem kell a topográfiai térben való kiterjedéssel bajlódni. (Léteznek azért modellek a lakcím szegregáció leírására is: Czárán, 1989; Mízera – Mészéna, 2003) Így azután hol csak az egyik, hol csak a másik niche-fogalom fordul elő – ráadásul az egyik az elméletben,

míg a másik az empiriában – s majdnem mindig „a” niche fogalmaként.

A lakcím-niche kontextusában szokás beszélni a fundamentális és a realizált niche megkülönböztetéséről. Az első a környezeti követelmények azon tartományát jelenti, ahol a faj életképes, míg a második azt a szűkebbet, ahonnan a kompetitorok nem szorítják ki. (E vonatkozásban az egyedek mozgékonyaságáról, vagyis arról, hogy olyan területeken is jelen lehetnek, ahol nem tudják magukat újratermelni, általában eltekin-tenek.) Bizonyára nem lenne akadálya – megfelelő modellkontextusban – feltenni az analóg kérdést a foglalkozás-niche vonatkozásában.

A foglalkozás-niche elválaszthatatlan a kompetitív kizárási problematikától: mindig is az erőforrás-felosztás kontextusában szólnak erről a fajta niche-fogalomról. Nem így a lakcím-niche; hogy egy faj milyen környezeti körülmények között él meg, a Gause-elvre való hivatkozás nélkül is elmondható. Kőszeghy Kolos (2004) vezeti be következetesen ezt a fajta niche-fogalmat. A tisztán a környezeti követelmények terében elhatárolt niche-nek az eredeti „mindenkinek saját fülke” képhez már nem lesz köze: természetesen egynél több faj is megélhet ugyanazon környezeti feltételek mellett. Michael Begon, John Harper és Colin Townsend (i. m. 87.) először tisztán a környezeti követelmények alapján vezetik be a niche fogalmát, majd egy másik fejezetben (130. oldal) úgy találják, hogy a fogalom az erőforrások kontextusában az igazán erős. Itt tehát képzavarral állunk szemben.

Így keletkezik a mítosz, hogy a niche érthetetlenül kusza fogalom. Pedig valaha – ha intuitív kontextusban is – értették.

Diszkrét és folytonos niche-tér

Az ökológiai szituációtól függően a megkülönböztethető reguláló tényezők száma lehet sok is, kevés is. Speciális esetekben

a populációt egy-két-három különböző erőforrás regulálja – például foszfát és nitrát egy tóban. Ekkor az együtt élő fajok ezt az egy-két-három erőforrást oszthatják fel egymás között. Vagyis a felosztandó „niche-tér” nem más, mint az erőforrások egy-két-három elemű halmaza. Hasonlóképpen, ha néhány különböző élőhely alkotja az osztozkodás tárgyát, akkor ez a véges halmaz a niche-tér.

A reguláló tényezők azonban sokszor egy folytonos sokaságot alkotnak. Erőforrások esetén az alappélda a versengő madárpopulációk által fogyasztott magok méretének folytonos skálája. Ezt a foglalkozás- (Hutchinson kifejezésével: bionomic) „niche-tengelyt” kell a madárfajoknak egymás között felosztaniuk. A lakcím- (scenopoetic) niche-tengely alapese a környezeti gradiens mentén változó környezeti paraméter. A hegyen felfelé folyamatosan csökken a hőmérséklet, és ezt a hőmérsékletskálát osztják fel egymás között a különböző fajok.

A folytonos változók által kifejlesztett niche-tér hutchinsoni képe (1978) olyannyira mélyen beivódott az ökológiai kultúrába, hogy szinte abszurdnak hat egy néhány elemű halmazt niche-témek nevezni. Mégiscsak ez a jó választás, ha a lényegre nézzük. Van alapvető biológiai különbség aközött, amikor néhány fajta magon kell osztozkodni, és aközött, amikor a magok egy kontinuumát kell felosztani? Nyilván nincs túl sok. A biológiai-
lag értelmes fogalom rendkívül egyszerű és általános: a niche-tér az, amit fel kell osztani. Ez lehet diszkrét és lehet folytonos.

S persze, az ilyen általános értelemben vett niche-tér lehet valami sokkal komplikáltabb is, mint néhány „niche-tengely” által meghatározott folytonos tér. Gondoljunk bele, milyen bonyolult felosztánivalót jelent egy térben-időben heterogén világ. De ezt inkább hagyjuk is most...

Természetesen nem élhet több faj együtt, mint a niche-tér pontjainak száma – azaz az erőforrások száma, ha erőforrás-kompetí-

cioról beszélünk. Ha több élne, nem jutna mindegyiknek más növekedési korlát. Mivel a kompetitív kizárás jelenségének ez a legegyszerűbb esete (és az egyetlen esete, amelynek a matematikája régóta világos), sok helyen a kompetitív kizárás kimondottan ezt a korlátot jelenti.

Az nyilván lehetséges, hogy kevesebb faj él együtt, mint a niche-tér pontjainak száma. Folytonos niche-tér esetén ez a szám egyébként is végtelen.

Niche mint halmaz és mint erőforrás-hasznosítási függvény

Eddig arról esett szó, hogy mi az a tér, amit a fajok felosztanak egymás között. De mit is jelent, hogy felosztják egymás között?

Mivel egy fajhoz a niche-tér több pontja tartzhat, a faj niche-ének e pontok – vagyis az öt reguláló tényezők – halmazát tekinthetjük. Minden alapvető ökológiakönyvben megtalálható az az ábra, amely a niche ezen „halmaz” interpretációját reprezentálja a hutchinsoni folytonos niche-tér kontextusában. A szokásos állítás az, hogy két együtt élő faj niche-e nem eshet pontosan egybe.

A halmaz-niche kép azonban pontosításra szorul. Valószínűtlen, hogy egyszerű választ lehetne adni arra, hogy egy adott erőforrás az adott fajt regulálja vagy sem, azaz hogy eleme-e a faj niche-ének. A niche-szegregáció szokásos Lotka–Volterra-modelljében – amely egy erőforrás-tulajdonság jellegű niche-tengely felosztásáról szól – egy faj niche-e az „erőforrás-hasznosítási függvényével” adott. Ez a függvény specifikálja, milyen mértékben hasznosítja a faj különböző erőforrásokat. Az így megadott niche határa nem olyan éles, mint a halmaz-niche esetén: a faj a számára egyre kevésbé alkalmas erőforrásokat egyre kevésbé hasznosítja, azok egyre kisebb mértékben részei a faj niche-ének. Azért persze a halmaz-niche és a függvény-niche közel azonos biológiai tartalmat fejez ki: a niche-tér felosztását.

Az erőforrás-hasznosítási függvénnyel egy baj van: fenomenologikusan bevezetett fogalom, nem tudható pontosan, mit jelent egy adott ökológiai szituációban. A Lotka–Volterra-kompetíciós modellben *feltételezzük*, hogy két adott faj közötti kompetíció arányos a két erőforrás-hasznosítási függvény „átfedési integráljával”. Noha ez a matematikai feltevés egy józan biológiai intuíciót fejez ki, pontos érvényességét semmi sem garantálja. S mint stratégiai modell, nem is való arra, hogy a valósággal való kvantitatív egyezést várjunk tőle.

Impakt és szenzitivitás

A következő két kérdés (v. ö. Chase – Leibold, 2003) minden ökológiai szituációban felvethető:

- Mennyivel változik egy adott fajnövekedési rátája, ha az egyik reguláló változó értékét kismértékben megváltoztatjuk? Nevezzük ezt a megváltozást az adott fajnak a szóban forgó reguláló tényezőre való érzékenységének, szenzitivitásának.
- Mennyivel változik a vizsgált reguláló változó értéke, ha egy adott faj létszámát kismértékben megváltoztatjuk? Nevezzük ezt a megváltozást az adott fajnak a vizsgált reguláló tényezőre vonatkozó impaktjának.

Egy térben, időben heterogén szituációban ennél kissé pontosabb előírásra lenne szükség, de ezt itt nem részletezhetjük. A lényeg, hogy bármelyik faj szerepe jellemezhető azzal, ha megadjuk minden reguláló tényezőre vonatkozó impaktját és szenzitivitását.

Az impakt és szenzitivitás fogalma az erőforrás-hasznosítási függvény általánosítása – pontosítása. Természetesen egy faj nagyjából azokat az erőforrásokat terheli, és nagyjából azoktól függ, amelyeket fogyaszt, hasznosít. Annyi a különbség, hogy az impakt és a szenzitivitás pontosan és általánosan definiált fogalmak. Egy faj niche-ét pontosan azzal határolhatjuk körül, ha megadjuk a rá

vonatkozó impakt- és szenzitivitás-függvényeket.

Szabályozott együttélés

Eddig arról beszéltünk, hogy mit is osztunk fel, és hogyan adjuk meg ezt a felosztást. De mire is jó mindez? Mi a pontos kapcsolat a niche-tér felosztása és az együttélés között?

Másképpen fogalmazva: mekkora átfedés engedhető meg a niche-ek között? „Korlátozott hasonlóság” az elnevezése a kompetitív kizárási elv azon finomításának, amely szerint az együttélés megkíván egy meghatározott mértékű minimális különbséget a fajok között. Mi ez a minimális különbség? Nagyjából azt gondoljuk, hogy az erőforrás-hasznosítási függvény szélessége, azaz a „niche-szélesség” szabja meg ezt a minimális különbséget. A pontosítási-általánosítási kísérletek azonban eredménytelenül végződtek: minden modellben más minimum adódik (Abrams, 1983). Ez a kudarc is hozzájárult a „kompetíciós elmélet” háttérbe szorulásához (Rosenzweig, 1995. 127.).

De ha jobban belegondolunk, akkor triviális, hogy nem létezhet a hasonlóságnak egy modellfüggetlen alsó korlátja. Eleve pontosítanunk kell már az eredeti állítást is, miszerint az ugyanazon növekedési korlátba ütköző fajok nem élhetnek együtt. Bizony élhetnek együtt, ha éppen azonos mértékben sikeresek. Két faj relatív előnye-hátránya függ a környezeti feltételektől, tehát a környezeti paramétereknek lehet olyan kombinációja, amely mellett a két faj niche-szegregáció nélkül is élhet együtt. De ehhez valószínűtlen szerencsésjűeknek kellene lenniük, s a legkisebb környezeti változás lerombolná az együttélést. Nem az tehát a jó kérdés, mikor élhetnek együtt egy meghatározott csoport fajai, hanem az, hogy mikor élhetnek együtt valószínűtlen szerencse, a paraméterek finomhangolása nélkül. Akkor lehet robusztusan – tehát a paraméterekre való túlzott érzékenység nélkül – együtt élni, ha

léteznek olyan visszacsatolások (regulációk), amelyek a fitnesskülönbségeket a paraméterek egy széles tartományában semlegesítik. Erőforrások felosztása esetén jól ismert, hogy az ilyen – szabályozott – együttélés feltétele, hogy a fajok közötti kompetíciónak kisebbnek kell lennie, mint a fajokon belülinek. Ily módon, ha egy faj valamilyen előnyre tesz szert, és kezd másokat kiszorítani, akkor létszámának növekedése nagyobb hátrányt okoz saját magának, mint a társulás más tagjainak. Ezen a módon a létszámnövekedés egy visszacsatoló mechanizmus keretében kompenzálja az eredeti perturbáció hatását, s a társulás újra stabilizálódik kissé megváltozott létszámárnyok mellett.

Elmondható ugyanez általánosságban is, azaz az erőforrás-hasznosítási függvény fenomenologikus fogalma nélkül is. Ahhoz, hogy a megfelelő szabályozómechanizmus működjön, arra van szükség, hogy a fajoknak különbözniük kell a reguláló tényezőkhöz való viszonyukban, azaz mind az impakt niche-ükben, mind a szenzitivitás niche-ükben. Ha nem különböznek, akkor a szabályozómechanizmus nem lesz képes specifikusan annak a fajnak a növekedését lassítani, amelyik előnyre tett szert. S ha nem

képes, akkor a legkisebb előny is kompetitív kizáráshoz vezet. Ha a különbség kicsi, akkor a szabályozás gyenge, azaz csak a paraméterek egy szűk tartományában képes a fitnesskülönbségeket kiegyenlíteni. Minél kisebb a niche-különbség, annál szűkebb az együttélést lehetővé tevő paraméter-tartomány. S ezek már teljesen általános és pontosan bizonyítható állítások.

Nincs tehát a hasonlóságnak abszolút korlátja: hasonló fajok együttélése nem lehetetlen, csak valószínűtlen. Nyilván csak egy konkrét taktikai modell esetében számítható ki pontosan, hogy adott ökológiai különbség mennyire robusztus, mennyire valószínű együttélést tesz lehetővé. De a kép általános és matematikailag pontosan alátámasztható: túlzottan hasonló fajok együttélése valószínűtlen. S hogy mi a túlzott hasonlóság, azt az impakt- és a szenzitivitás-függvények átfedése szabja meg. Azaz, „ökölszabályként” mégiscsak elmondhatjuk: nagyjából a niche-szélességek szabják meg az együttéléshöz szükséges különbségeket.

Kulcsszavak: *kompetíció, Gause-elv, populáció-reguláció, niche*

IRODALOM

- Abrams, Peter A. (1983): The Theory of Limiting Similarity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **14**, 359–376.
- Begon, Michael E. – Harper, L. John – Townstead, Colin. R (1996): *Ecology*. Blackwell Science Publisher, London
- Chase, Jonathan M. – Leibold, A. Mathew (2003): *Ecological Niches: Linking Classical and Contemporary Approaches*. The University of Chicago Press, Chicago
- Czárán Tamás (1989): Coexistence of Competing Populations Along an Environmental Gradient: A Simulation Study. *Coenoses*, **4**, 113–120.
- Czárán Tamás (1998): *Spatiotemporal Models of Population and Community Dynamics*. Population and Community Biology series. Chapman & Hall, London
- Darwin, Charles (2001): *A fajok eredete*. Typotex Elektronikus Kiadó Kft.
- Elton, Charles (1927): *Animal Ecology*. Sidwick and Jackson, London
- Gyllenberg, Mats – Meszéna Géza (2005): On the Impossibility of Coexistence of Infinitely Many Strategies. *Journal of Mathematical Biology* (megjelenés alatt) <http://angel.elte.hu/~geza/GyllenbergMeszena.pdf>, **50**, 133–160.
- Hardin, Garrett (1960): Competitive Exclusion. *Science*, **131**, 1292–97.
- Huston, Michael A. (1979): A General Hypothesis of Species Diversity. *American Naturalist*, **113**, 81–101.
- Hutchinson, George Evelyn (1978): *An introduction to population ecology*. Yale University Press, New Haven
- Kőszeghy Kolos (2004): *Az ökológiai niche fogalmának egy operatív formalizálása: a niche egzisztencia-tartomány értelmezése*. ELTE diplomamunka

Krebs, Charles J. (2001): *Ecology. The Experimental Analysis of Distribution and Abundance*. Benjamin Cummings, San Francisco, California

Malthus, Thomas (1789): *An Essay on the Principle of Population*. London, printed for J. Johnson in St. Paul's church-yard. <http://www.ac.wvu.edu/~stephan/malthus/malthus.0.html>

Miller, Richard S. (1967) Pattern and Process in Compe-

titution. *Advanced Ecological Research*. **4**, 1–74.

Mizera Ferenc – Meszéna Géza (2003): Spatial Niche Packing, Character Displacement and Adaptive Speciation Along an Environmental Gradient. *Evolutionary Ecology Research*. **5**, 363–382.

Rosenzweig, Michael R. (1995) *Species Diversity in Space and Time*. Cambridge University Press, Cambridge

