Ökológia alapjai I.

- http://zeus.nyf.hu/~szept/kurzusok.htm
- Tankönyv:
  - Gallé László (2013) Ökológia. JATEPress www.doksi.hu



  - Pásztor Erzsébet és Oborny Beáta (szerk). 2007. Ökológia. Nemzeti Tankönyvkiadó, Budapest

- Ajánlott irodalom:
  - Szentesi, Á., Török, J., Izsák, J. (2023) Állatökológia I.II. ELTE

https://allatokologia.elte.hu/ELTE%20%C3%81llat%C3%B6kol%C3%B3gia%20k%C3%B6nyv_e-book%20(2024).pdf

Vizsga témakörök

1. Ökológia története, kérdései, alapelvei és főbb területei

2. A fajok előfordulását befolyásoló tényezők

3. Populáció fogalma, Populációökológiai vizsgálati módszerek Populációdinamikai paraméterek
4. Populációnövekedési modellek

5. Evolúció és ökológia

6. Fajok közötti kapcsolatok, Niche elmélet, kompetíciós modellek

7. Ragadozó-préda modell, táplálék hálózatok

8. Életközösségek és jellemzésük, A biológiai sokféleség

9. Ökológiai rendszerek anyag- és energia forgalma

10. Természetes és Mesterséges ökológiai rendszerek

11. Biodiverzitás csökkenés és a Globális klímaváltozás okai és következményei

Ökológia története, kérdései, alapelvei és főbb területei

Ökológiai története

Arisztotelész (ie. III. sz): mezei egér csapások (gradációk) az egerek magas szaporasága miatt vannak, amit a ragadozók nem tudnak csökkenteni. Csak a heves esőzések csökkenthetik a létszámukat.

Graunt (1662) Az emberi népesség szaporodási és halálozási rátái, ivar aránya és korstruktúrája kvantitatív mérésének fontossága a lakosság számának követésére. London lakossága 64 évente duplázódna bevándorlás nélkül.

- Leeuwenhoek (1687) gabonabogarak, döglegyek és emberi tetvek szaporodási rátáját vizsgálta. 1 pár döglégy 746,496 utódot képes produkálni három hónap alatt. Az első próbálkozás az állati populációk növekedési rátájának kalkulációjára



Ökológiai története

- Buffon (1756) Hasonló populációs folyamatok az embernél, állatoknál, növényeknél.

A fajok jelentős mértékű szaporodását, számos faktor korlátozhatja

pl. A mezei egerek gradációját betegségek és táplálékhiány is

kontrollálhatja – nem csak az esők (Arisztotelész), hanem biológiai faktorok

A populációk nagyságának szabályozásának problémáját vetette fel



- Malthus (1798) „Az élőlények száma négyzetesen nő míg a táplálék mennyisége csak lineárisan növekedhet. A táplálék által kontrolált az egyedszám.”



Ökológiai története

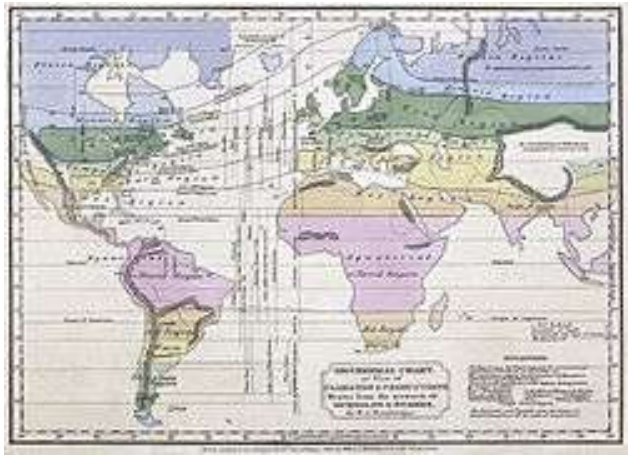


- Möbius (1877) közösségek a tengerpartokon, biocönózis fogalma



- Cowles (1899) Növényi szukcesszió

- Humboldt (XIX sz. közepe) Éghajlat és növényzeti zónák kapcsolatának leírása





Ökológiai története

- Darwin (1859) Természetes szelekció





A XX. sz. elejére a populációk és közösségek szintjén jelentkező alapvető törvényszerűségek felismerése révén az ökológia elindult a tudománnyá fejlődés útján. Gyökerei a Természetismeret (Natural History), emberi demográfia, biometria, és a mezőgazdaság és orvostudomány alkalmazott problémáin alapulnak.



Megfogalmazása:

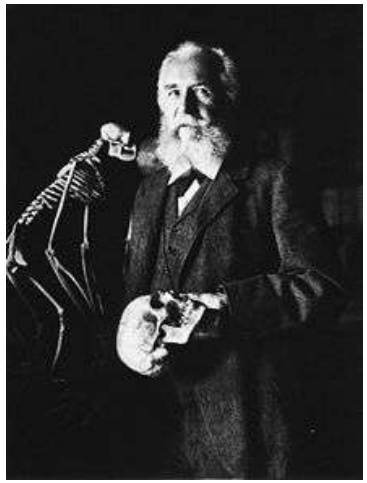
A szót először Henry Thoreau használta 1858-ban, definíció nélkül

Haeckel (1869): Az ökológiai az élőlények kapcsolatát vizsgálja azok élő és élettelen környezetével. -> **Túl általános megfogalmazás !**

Fiziológia

Genetika Ökológia Etológia

Evolúciótan



.



Elton (1927): Tudományos természetismeret



Odum (1963): A természet struktúrájának és funkciójának ismerete

Andrewartha (1961): Az élőlények egyedszámának és eloszlásának tudományos vizsgálata - statikus, kihagyja a kapcsolat feltételezését



Krebs (1985): Az ökológia azon interakciók (kölcsönhatások) vizsgálatának tudománya, amely interakciók meghatározzák az élőszervezetek eloszlását és egyedszámát. Hol, mikor, mennyi és miért.



.

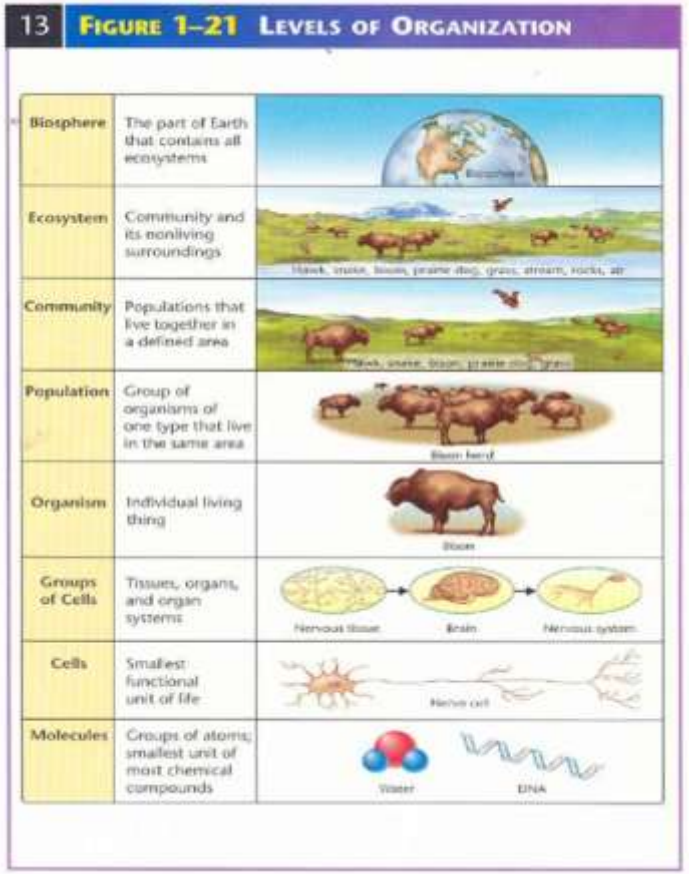


Juhász-Nagy Pál (1970):

- Bizonyos szupraindividuális (SIO, **S**zupra**I**ndividuális **O**rganizáció) jelenségek érdeklik
- Vizsgálati alapegysége a populáció

Biológiai organizáció szintjei





.

Juhász-Nagy Pál (1970):

- Bizonyos szupraindividuális jelenségek érdeklik
- Vizsgálati alapegysége a populáció

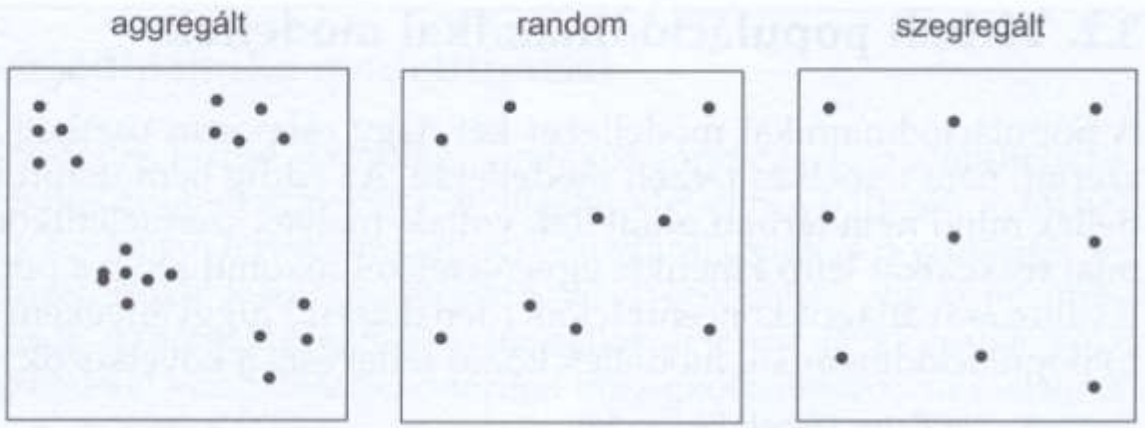
Centrális (null) hipotézis:

Bárhol, bármikor, bármilyen populáció a természetben bármilyen mennyiségben megtalálható.

Centrális tény: a CH hamis

Centrális probléma: Milyen mértékben és miért hamis

2. ábra A populációmintázatok típusai.



.

Juhász-Nagy Pál (1970):

- Bizonyos szupraindividuális jelenségek érdeklik
- Vizsgálati alapegysége a populáció

Centrális hipotézis:

Bárhol, bármikor, bármilyen populáció a természetben bármilyen mennyiségben megtalálható.

Centrális tény: a CH hamis

Centrális probléma: Milyen mértékben és miért hamis

Milyen mértékben, **deviációs alapkérdés** – **szünfenobiológia**

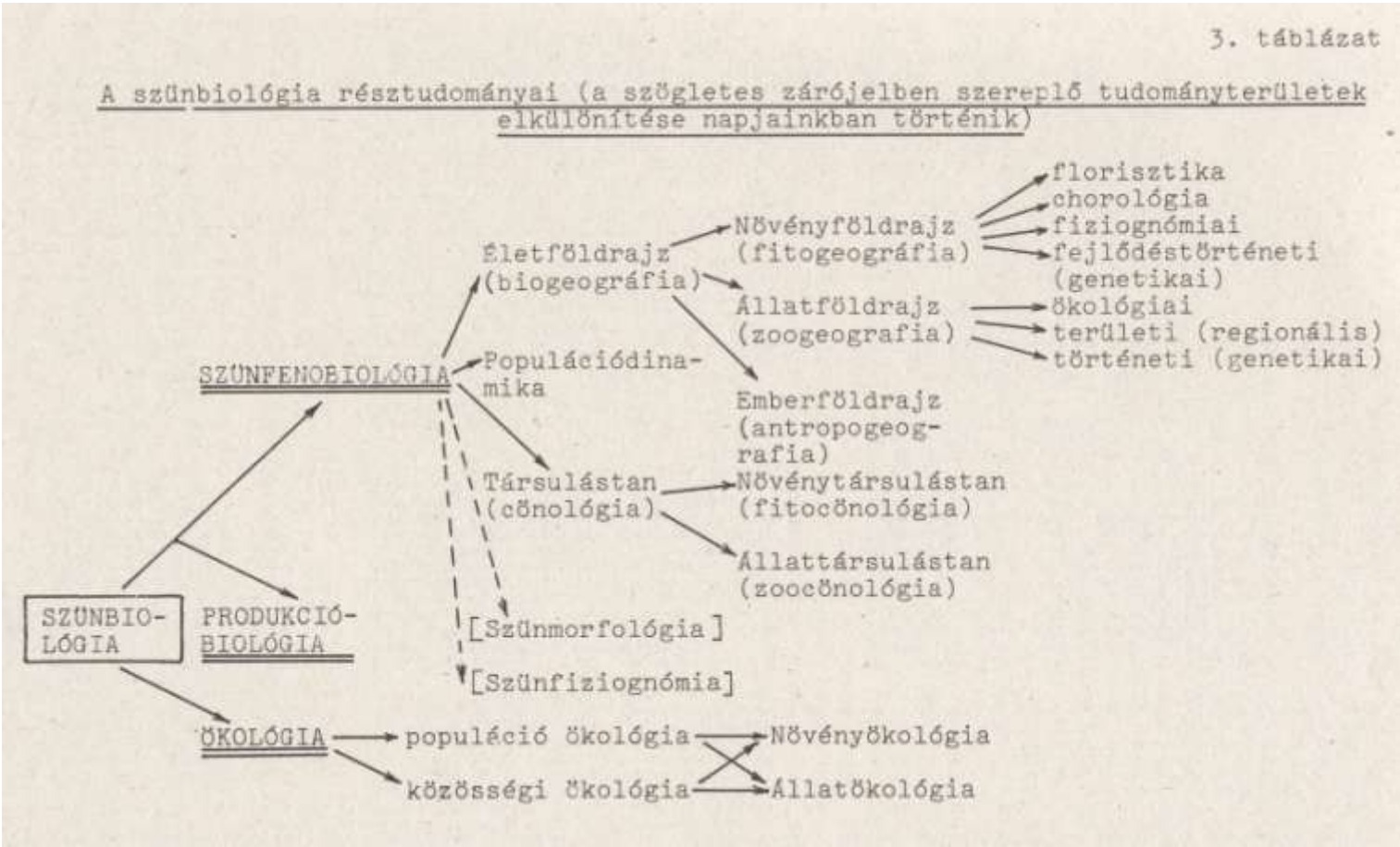
Miért, **kényszerfeltételi alapkérdés** – **ökológia**

Szünbiológia (Ecology): szünfenobiológia és ökológia együtt

A szünbiológia - Ecology tárgyalja mindkét kérdést

szünfenobiológia - milyen mértékben
- biogeográfia
- populációdinamika
- társulástan
- produkcióbiológia

ökológia – miért



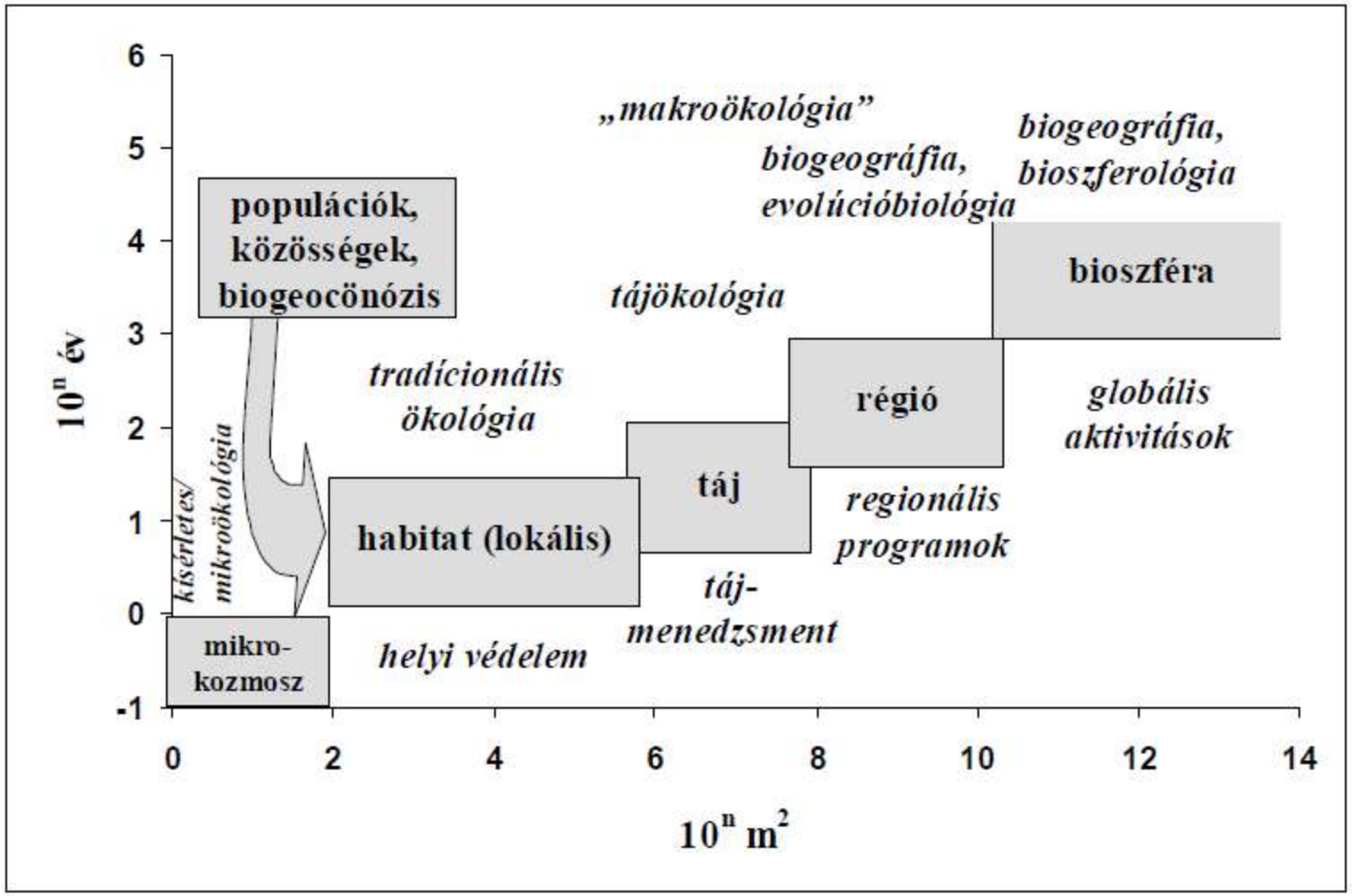
Az ökológia fogalma az MTA Ökológiai Bizottsága megfogalmazása alapján

A biológiához, azon belül pedig az egyedfeletti (szupraindividuális) szerveződési szintekkel foglalkozó szünbiológiához tartozó tudományág.

Tárgya: a populációkra és populáció kollektívumokra hatást gyakoroló "ökológiai-környezeti" és az ezeket a hatásokat fogadó és ezekre reagáló "ökológiai-tűrőképességi" tényezők közvetlen összekapcsoltságának (komplementaritásának) vizsgálata.

Feladata: azoknak a limitálással irányított (szabályozott és vezérelt) jelenségeknek és folyamatoknak (pl. együttélés, sokféleség, mintázat, anyagforgalom, energiaáramlás, produktivitás, szukcesszió stb.) a kutatása, amelyek a populációk és közösségeik tér-időbeni mennyiségi eloszlását és viselkedését (egy adott minőségi állapothoz kapcsolható változásokat) ténylegesen okozzák.

Tér és idő léptékek az ökológiában



Ökológiai alapelvek -
a véletlentől való eltérés okainak feltárásához

1. Általános indikáció elve

-indikátor (élőlények)

-indikandum, amit az indikátorok jeleznek

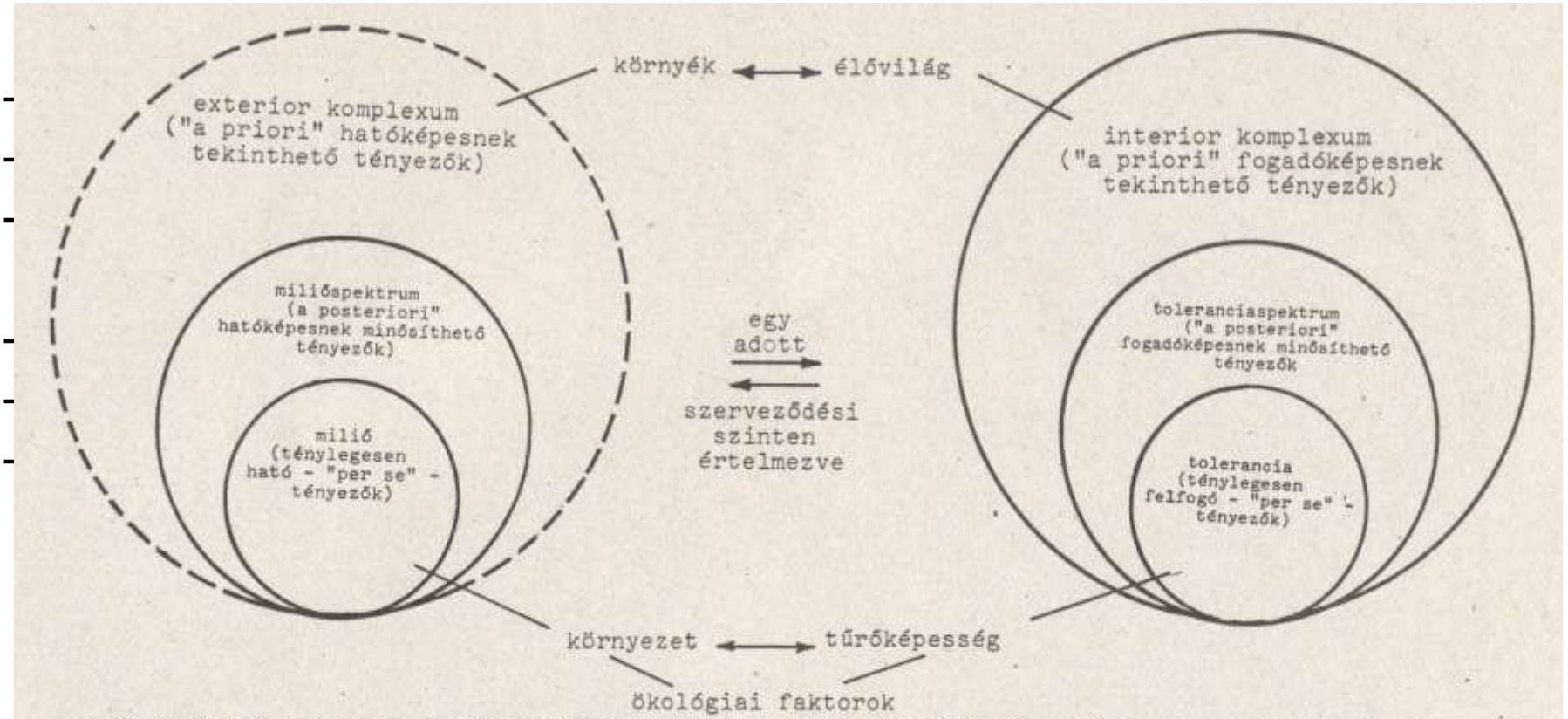


2. Komplementációs elv

- külső és belső környezet együttes kapcsolata

ható és hatást érzékelő

exterior-interior komplexum, környék-élővilág



10. ábra: A környezet-tolerancia fogalompár értelmezése (Jakucs-Dévai-Précsényi 1985. nyomán)

Külvilág - környezet és nem környezet

Ökológiai környezet : a külvilág valamely szupraindividuális biológiai objektumra ténylegesen és közvetlenül ható elemeinek halmaza

Környék - topológiai környezet

Élőhely (habitat, biotóp): az a terület, ahol megfigyeléseink szerint a vizsgált szupraindividuális biológiai objektum előfordul

3. Multiplurális környezeti elv

Ökológiai környezetek sokasága egy adott topológiai és idő térben

4. Limitációs elv

- környezeti tényezők együttesen hatnak, szinergikus, bármelyik, amely eléri a tűrőképesség határát limitálóvá válik. Liebig-féle limitációs elv.

Ökológiai vizsgálatok főbb típusai

- Leíró

Természetismeret, populációk, közösségek és azok kapcsolatának leírása

- Funkcionális

A kapcsolatok feltárására törekszik, igyekszik azonosítani és elemezni a térben és időben azonos jellegű folyamatokat, jellemzőket. A legközelebbi (proximális) okok felderítése. Hogyan működik a rendszer ?

- Evolúciós

Az alapvető-történeti okok feltárása. A természetes szelekció miért részesíti előnyben az adott ökológiai megoldást ?

Hiányosságaik: Leíró-el lehet benne veszni; Funkcionális- jelentősen eltávolodhat a valóságtól; Evolúciós-nehezen tesztelhető hipotézisek

Ökológiai vizsgálatok főbb típusai

Növény és Állatökológia

Az állatok mobilisek, lényegesen több interakcióval

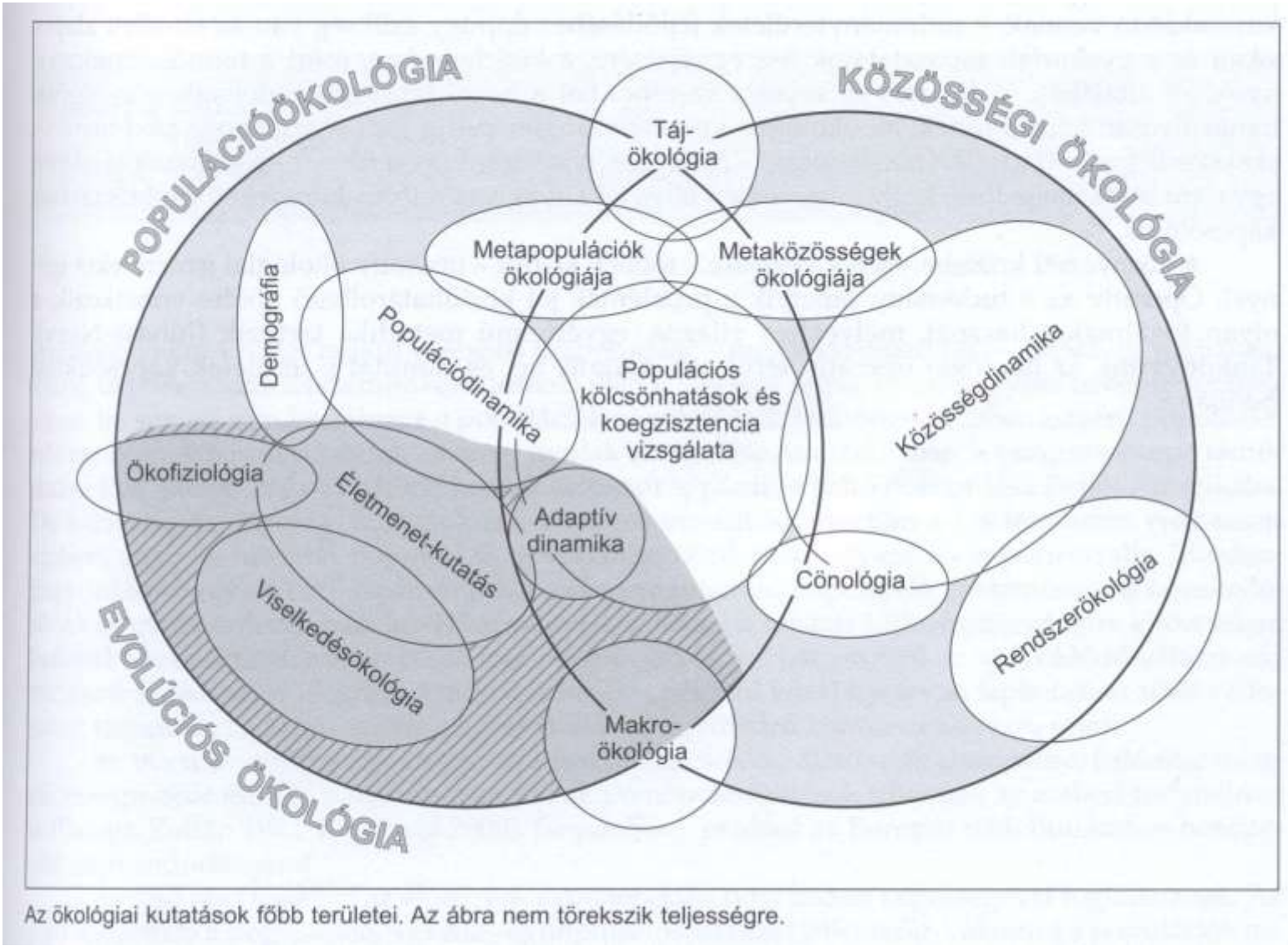
Hidro és terresztris ökológia

Viselkedésökológia

Vizsgálati módszerek

- Terepi megfigyelés
- Kísérletezés
- Modellezés

Főbb ökológiai kutatási területek

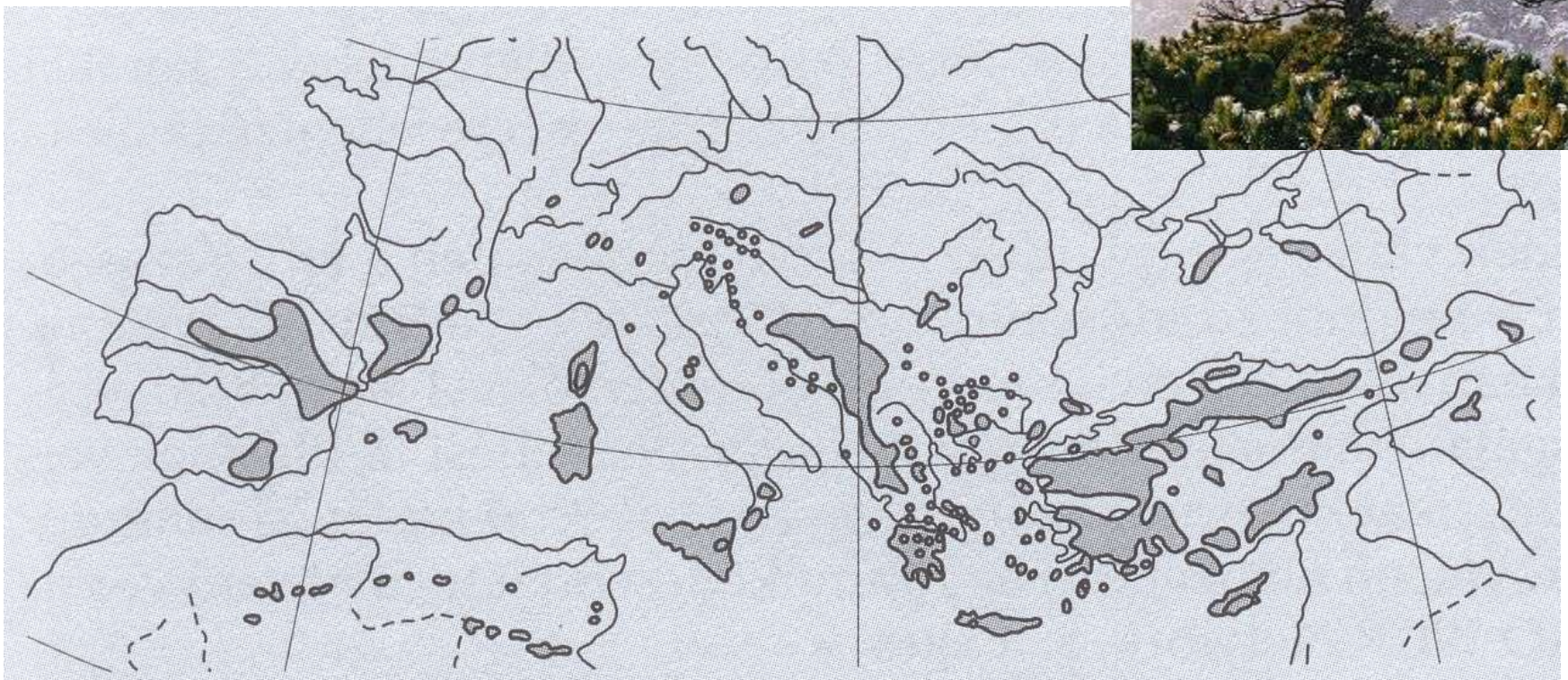


Az ökológiai kutatások főbb területei. Az ábra nem törekszik teljességre.

A fajok előfordulását befolyásoló tényezők

Mitől függhet egy faj előfordulása egy adott helyen?





4. ábra A diszjunkt areájú feketefenyő (*Pinus nigra*) elterjedési térképe (MEUSEL, JÄGER és WEINERT 1965 nyomán).

Mitől függhet egy faj előfordulása egy adott helyen?

Nem elérhető terület igen ← **Diszperzió** → nem

↓

Diszperzió

- Gyilkos méhek szétterjedése Dél-Amerikában

Diszperzió: szétterjedés, irányítatlan mozgás

- Születési (natális)
  - Születés és első szaporodás között
- Szaporodási
  - Két egymást követő szaporodás között

Migráció: ismétlődő hosszabb távú mozgás genetikai/környezeti hatásokra pl. madarak vonulása

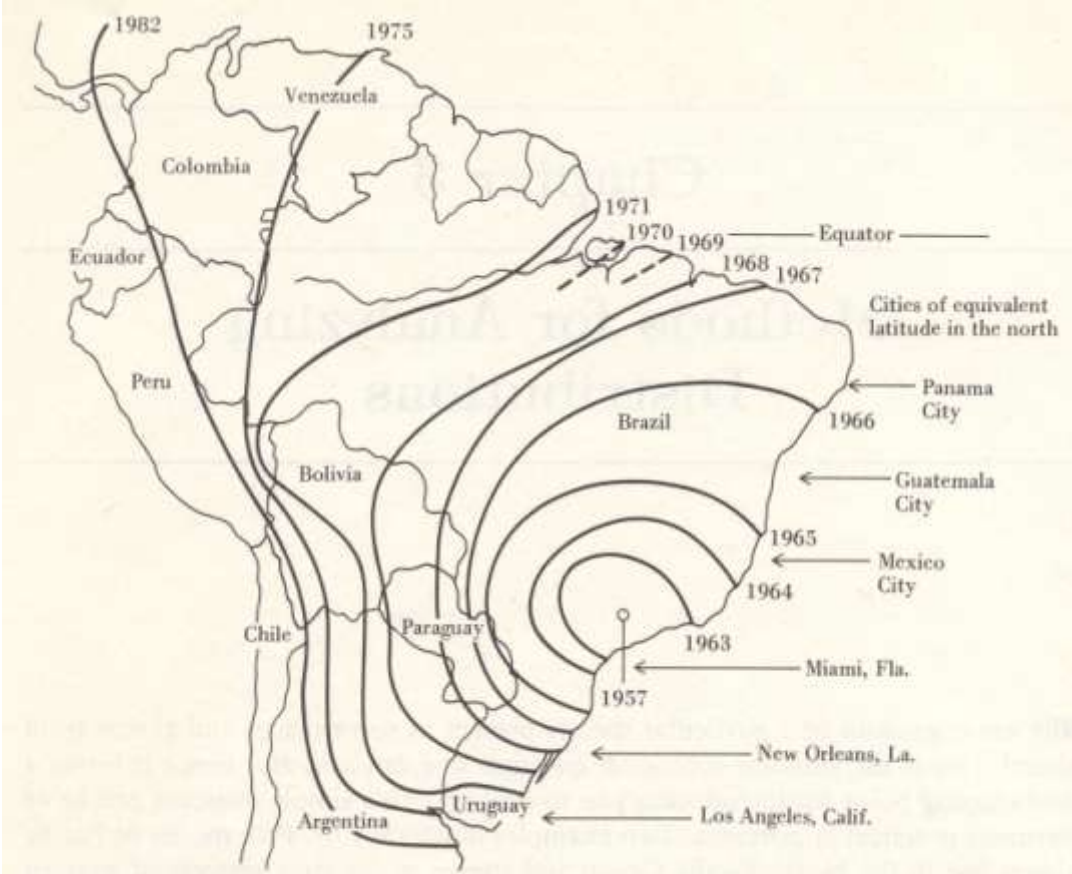


Figure 3.1 Spread of the African honey bee in South America since 1956. Southward and westward expansion has been slight since 1971. Further northward spread is occurring. (After Michener 1975 and personal communication.)

Diszperzió

A biogeográfia területe

Seregély észak-amerikai betelepítése
1850-1889 között több helyszínen, de sikertelen
1918-ban New Yorkban 80 hím+80 tojó, de csak 10 év múlva terjedt el
A fiatal egyedek a legfontosabb szereplők.



Típusai:
- Diffúz
- Ugrásszerű
- A diffúzió evolúciós skálán történik

Akadályok (barrier) szerepe
(Tengerek, sivatagok, magashegységek,…stb)

Megtelepedés és kihalás, a diszperzió sajátja

Evolúciós időben, Dél-Amerikai erszényesek (oposszum)

Miért jó a diszperzió ?

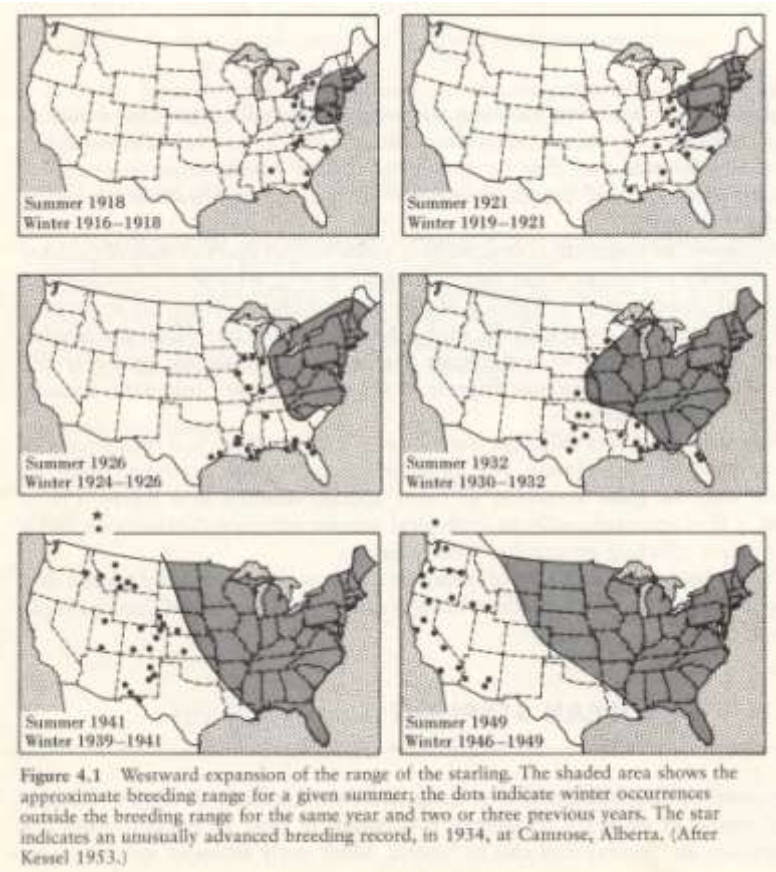
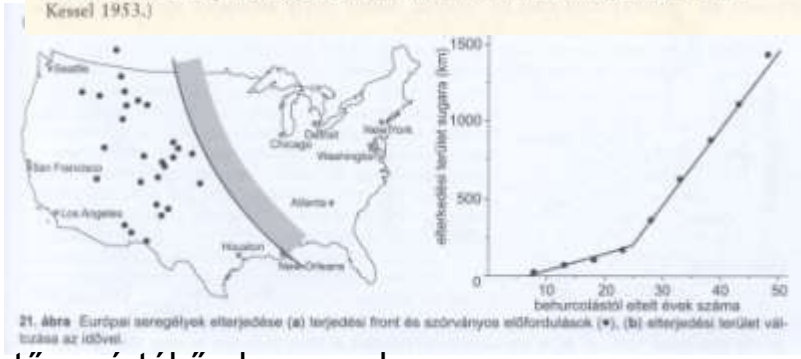
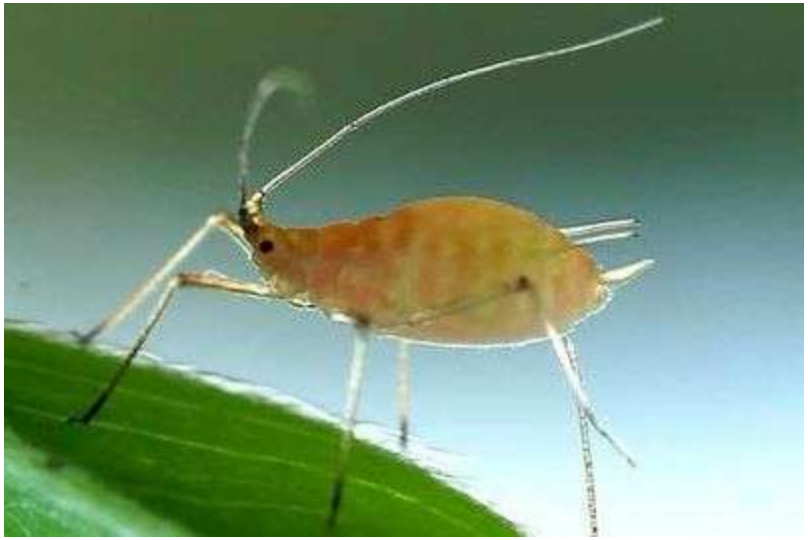


Figure 4.1 Westward expansion of the range of the starling. The shaded area shows the approximate breeding range for a given summer; the dots indicate winter occurrences outside the breeding range for the same year and two or three previous years. The star indicates an unusually advanced breeding record, in 1934, at Camrose, Alberta. (After Kessel 1953.)



21. ábra Európai seregélyek elterjedése (a) terjedési front és szórványos előfordulások (•), (b) elterjedési terület változása az idővel.

Főként az ideiglenes élőhelyeket használó csoportoknál jelentős mértékű pl. gyomok.

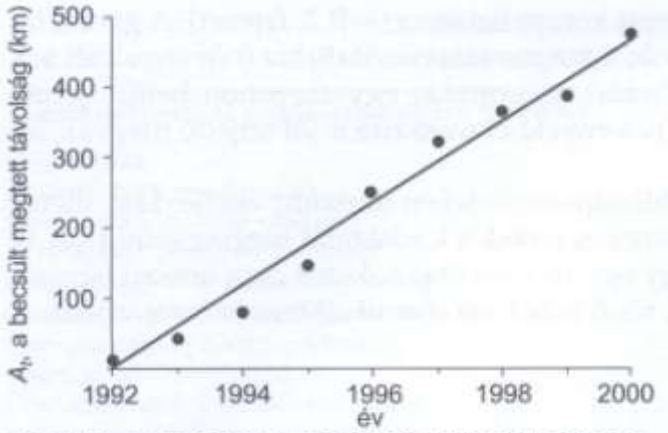






Levéltetű szárnyas, szárnyatlan típusok, kedvezőtlen-kedvező körülményekhez való alkalmazkodás (szárnyas forma nagyobb diszperziós képesség)

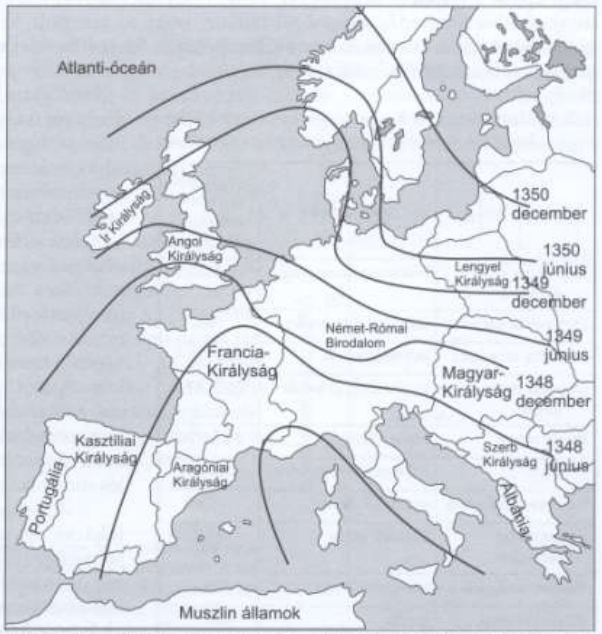
Terjedés sebessége



15. ábra Az amerikai kukoricabogár terjedési sebessége. A pontokra illesztett egyenes a variancia 98%-át magyarázza.

3. táblázat Megfigyelt terjedési sebességek különböző fajok esetén (GROSHOLZ 1996 nyomán).

Latin név	Magyar név	Megfigyelt terjedési sebesség (km/év)
Impatiens glandulifera	bíbor nebáncsvirág	9,4–32,9
Lymantria dispar	erdei gyapjaslepke	9,6
Ondatra zibethica	pézsmapocok	0,9–25,4
Oulema melanopus	vetésfehérítő bogár	26,5–89,5
Pieris rapae	répapillangó	14,7–170
	róka veszettség vírus	30–60
Sciurus caroliensis	szürke mókus	7,66
Streptopelia decaocto	balkáni gerle	43,7
Sturnus vulgaris	seregély	200
Yersinia pestis	pestis	400



14. ábra A pestisjárvány terjedése Európában 1347 és 1350 között. A görbék az elterjedési terület határát jelzik a feltüntetett időpontokban (LANGER 1964).



6/18. kép. A burgonyabogár (*Leptinotarsa decemlineata*,

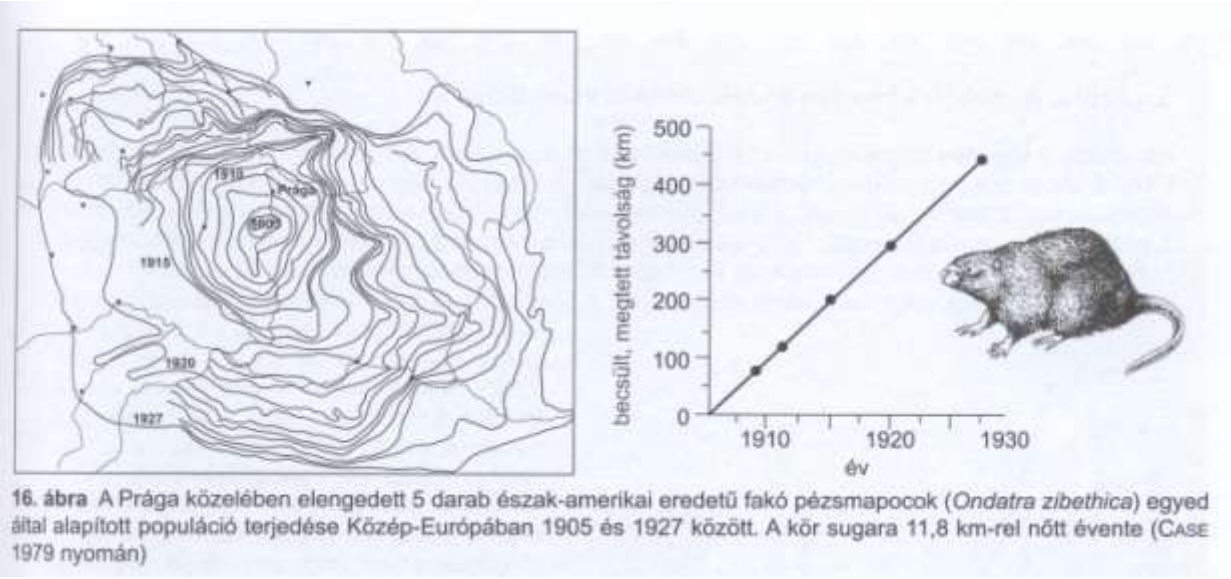
Diszperzió

Inváziό

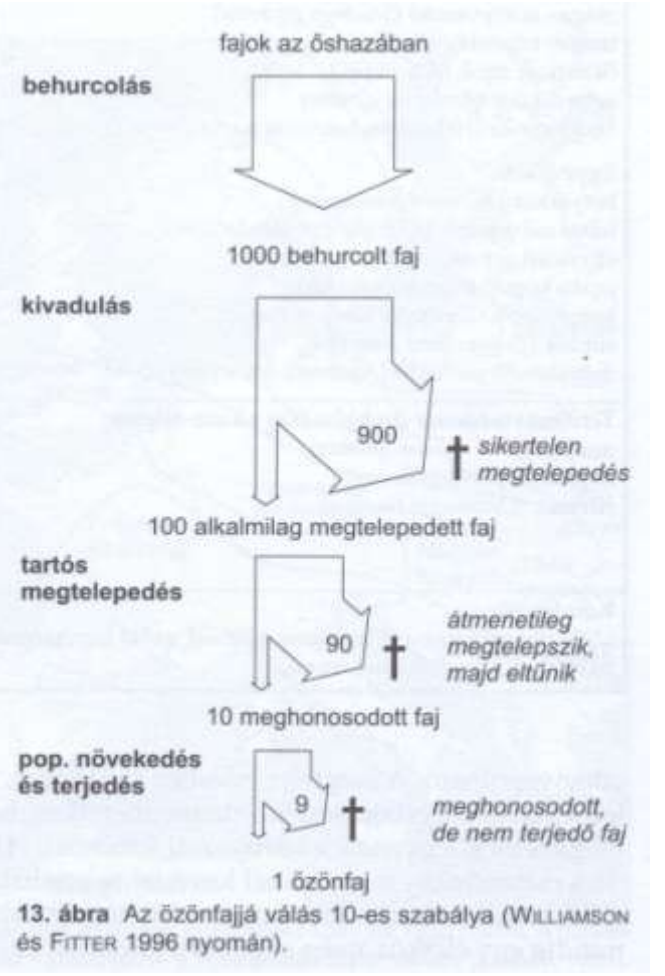
Az ember tudatos vagy az emberi tevékenység közvetett hatására- a faj természetes terjedési akadályait megkerülve jut be új területekre, ahol nagy számban szaporodik – Özönfajok

A meghonosodott fajok kb. 10%-a válik özönfajjá

Az özönfajok (invazív fajok) jelentős természetvédelmi és Gazdasági problémát jelentenek (pl. nílusi sügér, parlagfű, burgonyabogár,…stb)



16. ábra A Prága közelében elengedett 5 darab észak-amerikai eredetű fakó pézsmapocok (*Ondatra zibethica*) egyed által alapított populáció terjedése Közép-Európában 1905 és 1927 között. A kör sugara 11,8 km-rel nőtt évente (CASE 1979 nyomán)



13. ábra Az özönfajjá válás 10-es szabálya (WILLIAMSON és FITTER 1996 nyomán).

2. táblázat Példák özönnövényekre és behurcolt kártevőkre Magyarországon (BALOGH és mtsai 2004, TÖRÖK és mtsai 2003, BOTTA-DUKÁT és mtsai 2004 nyomán).

Természetvédelmi problémákat okozó növények:	**Mezőgazdasági gyomok :**
Fásszárúak akác (*Robinia pseudoacacia*) bálványfa (*Ailanthus altissima*) gyalogakác (*Amorpha fruticosa*) kései meggy (*Prunus serotina*) keskenylevelű ezüstfa (*Elaeagnus angustifolia*) nyugati ostorfa (*Celtis occidentalis*) parti szőlő (*Vitis riparia*) vadszőlő fajok (*Parthenocissus* spp.) vörös kőris (*Fraxinus pennsylvanica*) zöld juhar (*Acer negundo*) **Évelő lágyszárúak** alkörmös (*Phytolacca americana*) hibrid japánkeserűfű (*Fallopia x bohemica*) kanadai aranyvessző (*Solidago canadensis*) kaukázusi medvetalp (*Heracleum mantegazzianum*) magas aranyvessző (*Solidago gigantea*) magas kúpvirág (*Rudbeckia laciniata*) őszirózsa fajok (*Aster* spp.) selyemkóró (*Asclepias syriaca*) vadcsicsóka (*Helianthus tuberosus* agg.) **Egyévesek:** betyárkóró (*Conyza canadensis*) bíbor nebáncsvirág (*Impatiens glandulifera*) egynyári seprence (*Erigeron annuus*) japán komló (*Humulus scandens*) keresztlapu (*Erechtites hieraciifolia*) süntök (*Echinocystis lobata*) ürömlevelű parlagfű (*Ambrosia artemisiifolia*)	**Évelő lágyszárú:** selyemkóró (*Asclepias syriaca*) **Egyévesek:** átoktüske (*Cenchrus incertus*) betyárkóró (*Conyza canadensis*) fenyércirok (*Sorghum halepense*) gyomköles (*Panicum miliaceum* subsp. *ruderale*) hajszálágú köles (*Panicum capillare*) íva (*Iva xanthiifolia*) karcsú disznóparéj (*Amaranthus chlorostachys*) kicsiny gombvirág (*Galinsoga parviflora*) olasz szerbtövis (*Xanthium italicum*) selyemmályva (*Abutilon theophrasti*) szőrös disznóparéj (*Amaranthus retroflexus*) szúrós szerbtövis (*Xanthium spinosum*) ürömlevelű parlagfű (*Ambrosia artemisiifolia*)
Természetvédelmi problémákat okozó állatok: muflon (*Ovis ammon ammon*) naphal (*Lepomis gibbosus*) cifrarák (*Orconectes limosus*)	**Állati kártevők:** burgonyabogár (*Leptinotarsa decemlineata*) fehér medvelepke (*Hyphantria cunea*), szőlőgyökértetű vagy filoxéra (*Viteus vitifolii*) amerikai kukoricabogár (*Diabrotica virgifera*) vadgesztenye aknázómoly (*Cameraria ohridella*)
Kórokozók: szőlő peronoszpóra (*Plasmopara viticola*), szőlő lisztharmat (*Uncinula necator*), almásterméseűek tűzelhalását okozó baktérium (*Erwinia amylowora*).	

Mitől függhet egy faj előfordulása egy adott helyen?

Nem elérhető terület igen ← **Diszperzió** → nem

↓

Habitat igen ← **Magatartás** → nem

Szelekció ↓

Habitat (élőhely) szelekció -

Sok esetben az adott helyen élhetne az élőlény, de ennek ellenére mégsem választja.

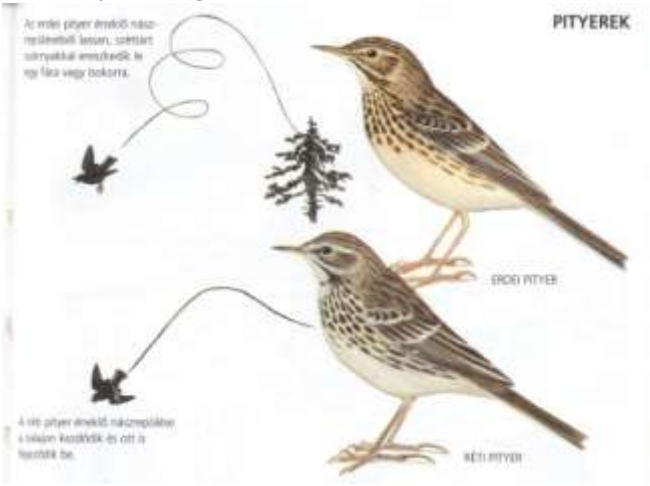
Malária szúnyog, nyitott-fedett sűrű növényzetű tavak, akadályok a felszínen, 30 cm magasabb növényzet a vízfelszíne felett, a nőstény a petézést közvetlenül megelőzően a víz felett a levegőben rituális táncot jár, és erre már nem alkalmas a magasra növő növényzet





Bíbic, a szürkés-barna színű mezőket választja inkább kora tavasszal

Erdei és mezei pityerek - erdei pityernek mező kell, ahol van néhány magas fa.

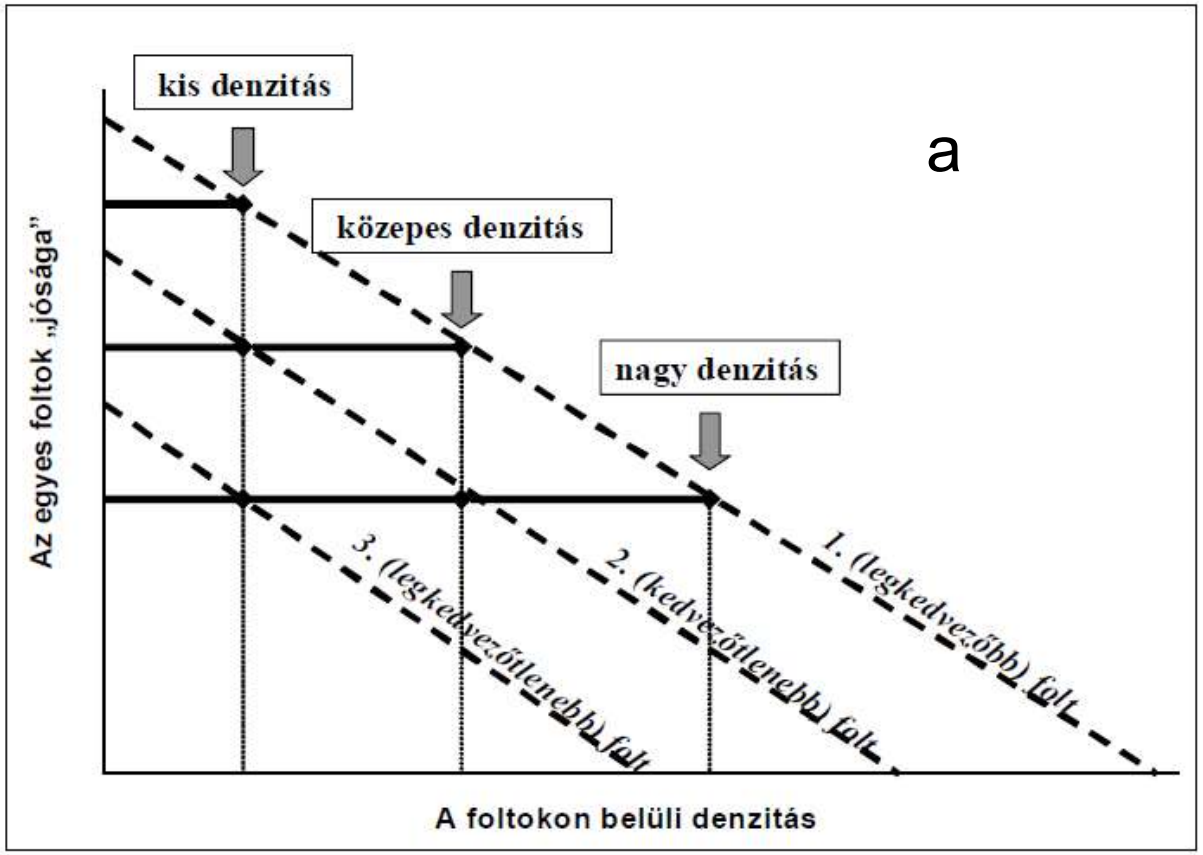


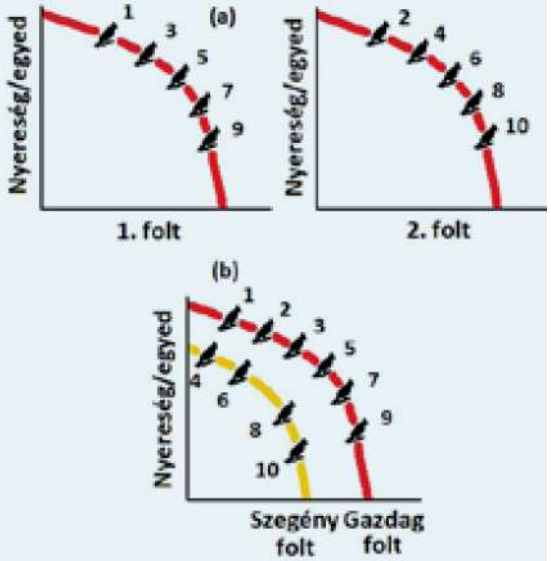
Habitat szelekció

Fretwell (1972) Ideális szabadeloszlás modellje három különböző minőségű élőhely esetén

Vízszintes tengely a populáció sűrűsége, Függőleges tengely az élőhely alkalmassága (a) ábra, (b), Az egyedek száma az adott élőhelyen (b) ábra,

Élőhelytípusok: 1. A, 2. B, 3. C, ahol 1. A legjobb, 3. C a legkevésbé alkalmas





16TA12/1. ábra. Nyereség grafikonok a balkáni gerlék ideális szabad eloszlása esetében.
A gerlék szabadon választhatnak a két táplálékfolt közül, és ideális esetben minden egyednek a nyeresége minden lépéspár (1-2, 3-4, ...) után ugyanakkora lesz. A számok a tíz gerle foltokba való megérkezésének sorrendjét jelölik (a) két megegyező minőségű foltban (5-5 letelepedő egyed), illetve (b) együttesen ábrázolt két eltérő minőségű foltban (4 és 6 egyed). További magyarázat a szövegben.

Mitől függhet egy faj előfordulása egy adott helyen?

Nem elérhető terület igen ← **Diszperzió** → nem

↓

Habitat igen ← **Magatartás** → nem

Szelekció ↓

Igen ← **Más faj** → nem

Predáció

Kompetíció

Parazitizmus

Betegség

Mutualizmus

Más élőlényekkel való kapcsolat szerepe

Ausztrál patkánykenguru előfordulása (szürke terület) a kontinens felfedezése előtt és jelenleg (fekete pontok) – róka (predáció) és üregi nyúl (kompetíció) hatása

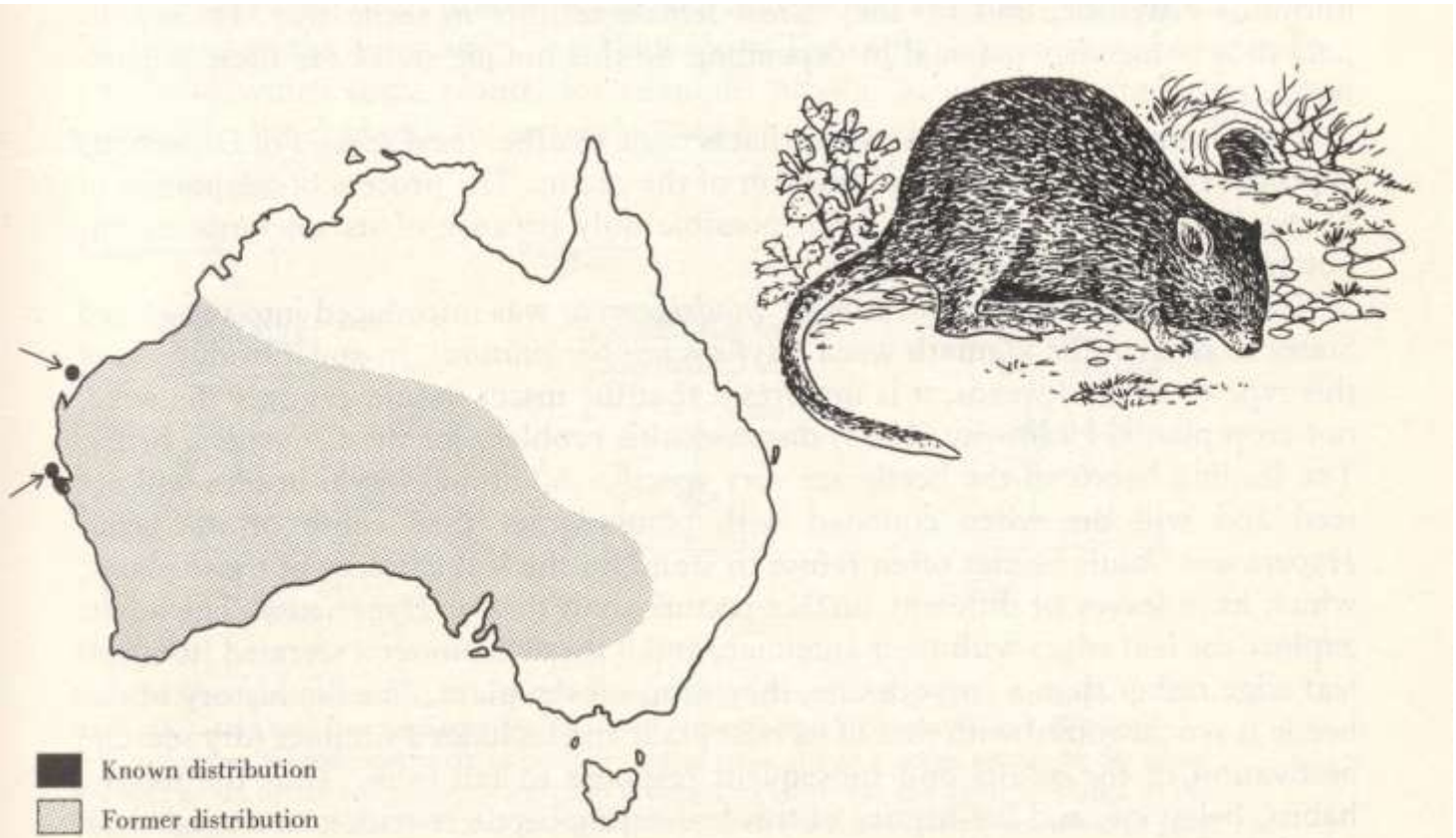


Figure 6.4 Geographic distribution of the burrowing rat kangaroo (*Bettongia lesueur*) in Australia. This small kangaroo is now extinct on the mainland and survives on only three islands. (From Ovington 1978.)

Más élőlényekkel való kapcsolat szerepe

Kompetíció

Piros szárnyú csiröge (Redwing) territóriumok (felső ábra) mielőtt a háromszínű csiröge (Tricolored blakbird) faj egyedei megérkeznek, majd azt követően (alsó ábra).

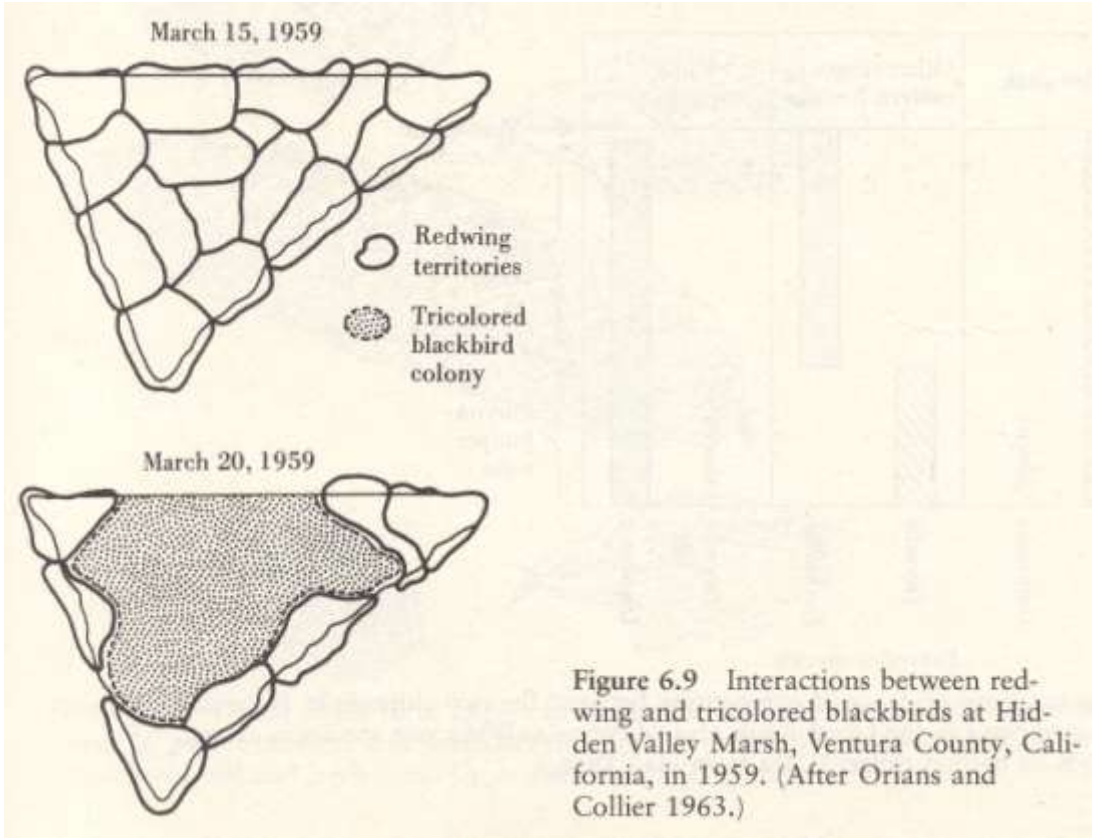


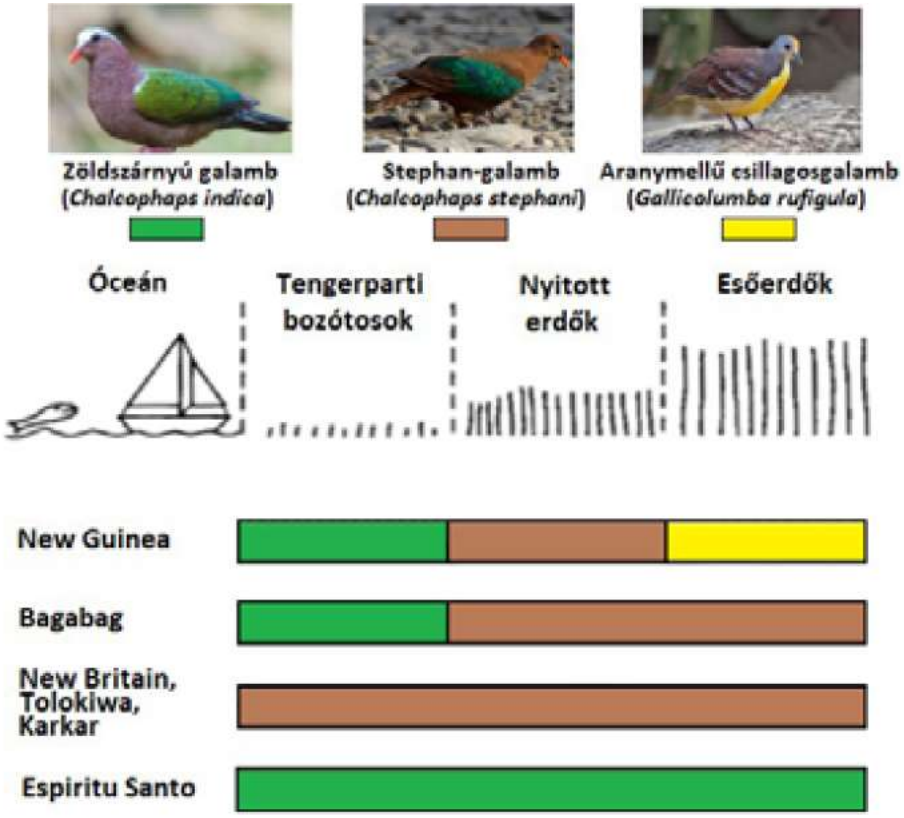
Figure 6.9 Interactions between redwing and tricolored blackbirds at Hidden Valley Marsh, Ventura County, California, in 1959. (After Orians and Collier 1963.)





Más élőlényekkel való kapcsolat szerepe

Kompetíció



12/9. ábra. Három új-guineai földigalambfaj élőhelyfelosztása. A főszigeten a zöldszárnyú galamb (*Chalcophaps indica*) a parti élőhelyeket, a Stephan-galamb (*C. stephani*) a nyitott erdőket és az aranymellű csillagosgalamb (*Gallicolumba rufigula*) pedig a szárazföld belsejében elhelyezkedő esőerdőket népesíti be. Új-Guinea szigetén mindhárom faj él, Bagabagon két faj, a többi feltüntetett szigeten csak egy faj, vagy a Stephan-, vagy a zöldszárnyó galamb fordul elő [Diamond (1975) nyomán módosítva].

Más élőlényekkel való kapcsolat szerepe

Allelopátia

fű-almafa, alma-barack, dió, Kaliforniában chaparral- tűz után gyors fejlődés, majd ismét kevés mag kikelés

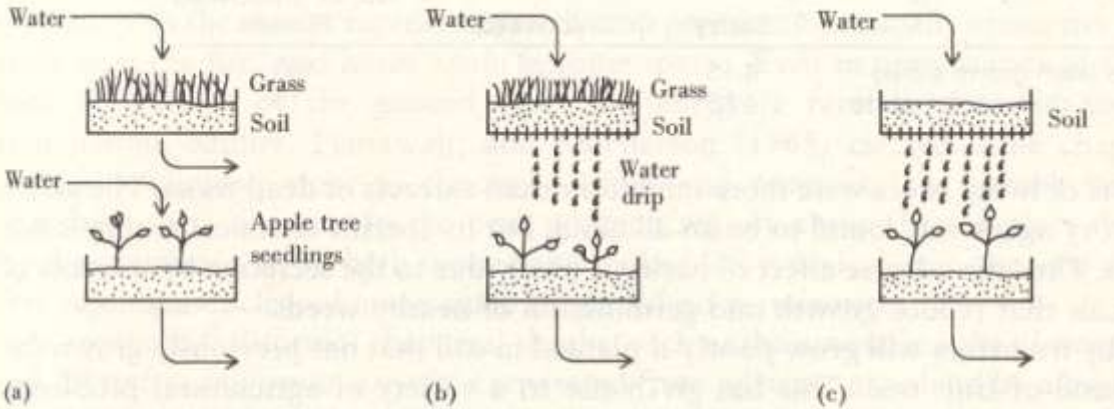
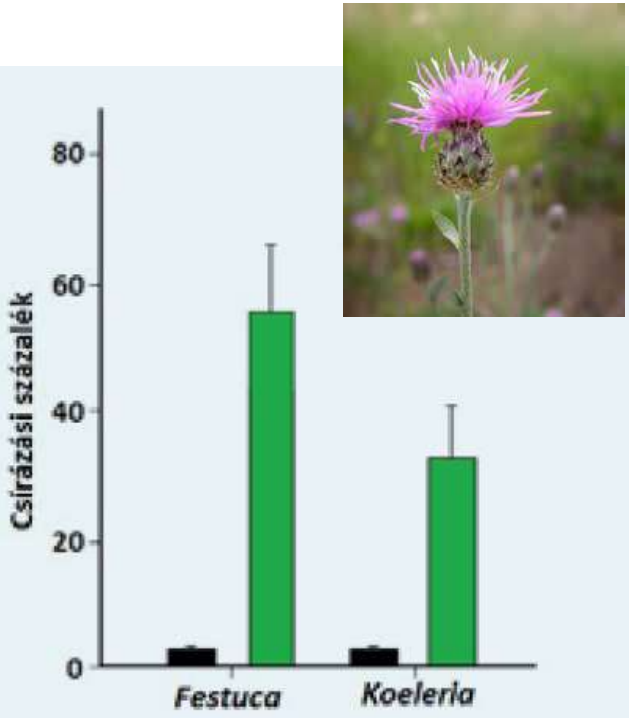


Figure 6.5 Experiments that demonstrated the detrimental effects of grass on apple tree seedlings. Grass and tree seedlings are grown in separate flats in a greenhouse. Water is provided either (a) independently to both grass and trees, (b) as a single source to the grass and soil, or (c) to the soil alone. Water drip provides moisture for the apple seedlings in (b) and (c). Apple tree seedlings do not grow properly when the water has passed through grass first (b).



15.TA6/1. ábra. Az invazív imola (*Centaurea maculosa*) által termelt katekin hatása a *Festuca idahoensis* és *Koeleria micrantha* magjainak a csírázására. A fekete oszlopok a katekinnel kezelt magvakat, a zöldek a kontroll magvakat jelölik [Bais és mtsai (2003) nyomán módosítva].

Más élőlényekkel való kapcsolat szerepe

Parazitizmus

Pl. Szúnyogok és rénszarvasok a tundrán

Mutualista kapcsolat

Pl..

Hangya (Pseudomyrmex triplarinus) fák (Triplaris americana)

Mitől függhet egy faj előfordulása egy adott helyen?

Nem elérhető terület igen ← **Diszperzió** → nem

↓

Habitat igen ← **Magatartás** → nem

Szelekció ↓

Igen ← **Más faj** → nem

Predáció ↓

Parazitizmus ↓

Kompetició ↓

Betegség ↓

Mutualizmus ↓

Fizikai **Kémiai faktorok**

Hő Víz

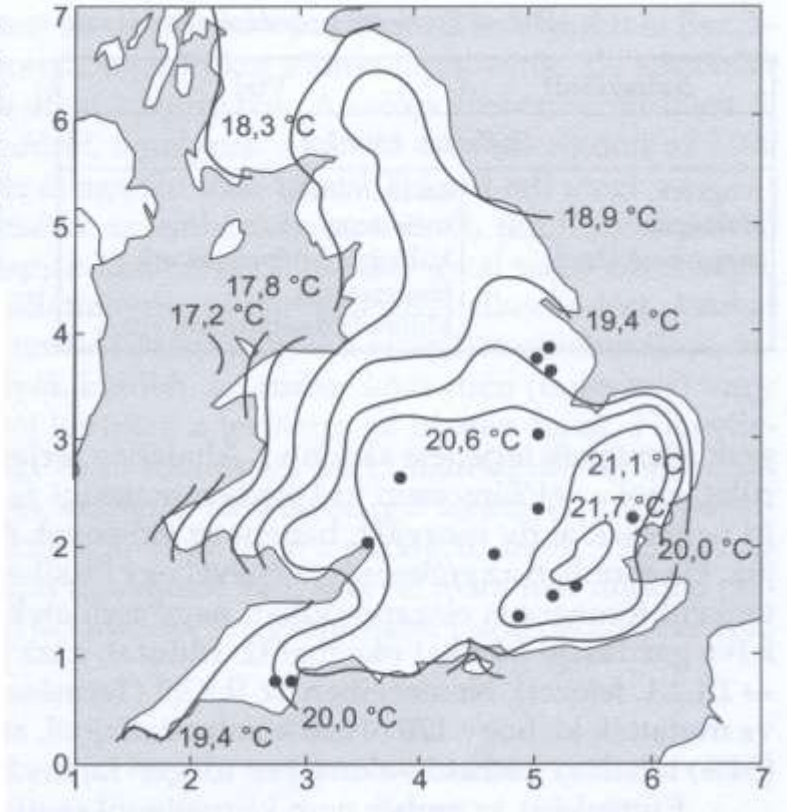
Fény Oxigén

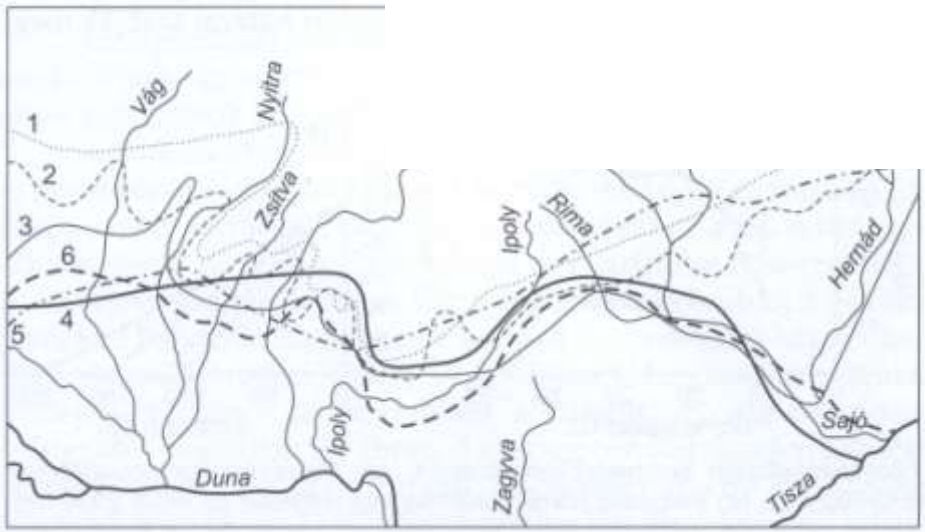
Talaj szerkezet Só tartalom

Tűz, áramlás, …stb Ph, talaj tápanyag…

Fizikai kémiai faktorok

11. ábra A kislevelű hárs (*Tilia cordata*) elterjedése Nagy-Britanniában. A fekete pontok azokat a populációkat jelzik, melyekben csíraképes magvak képzését ismétlődően megfigyelték. A folytonos vonalak az augusztusi átlagos napi maximum hőmérsékleti izotermák. A csíraképes magképzés határa alig nyúlik a 20 °C-os izoterma alá (PIGOTT és HUNTLEY 1981).

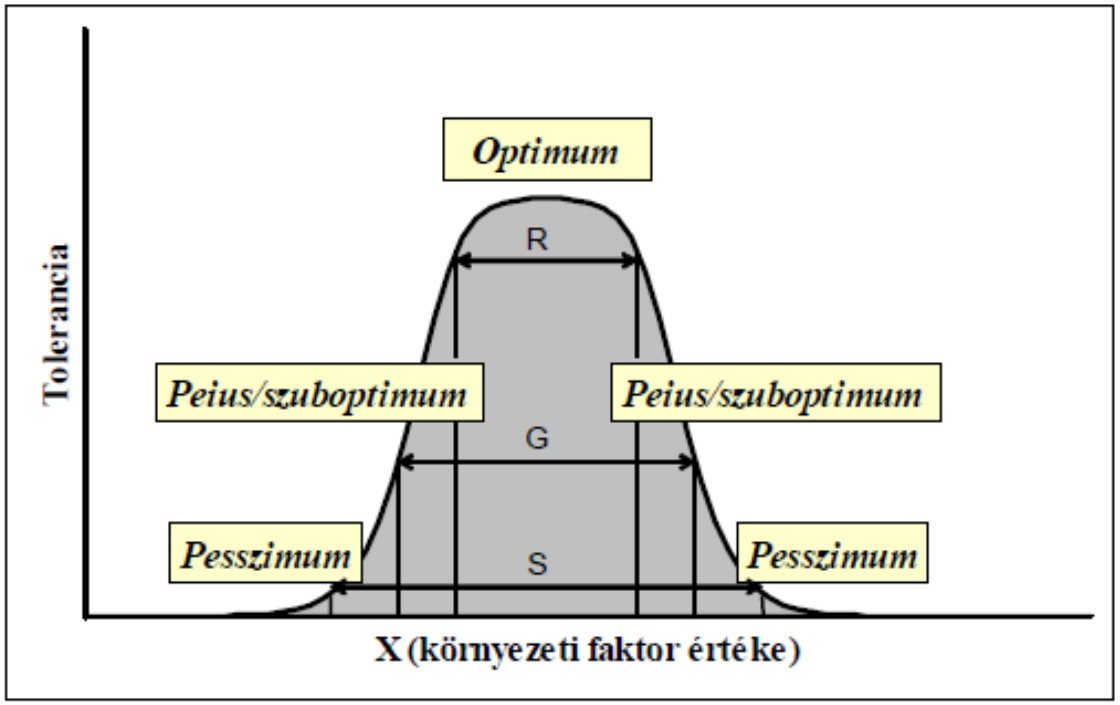




10. ábra A szőlő- vagy Moesz-vonalat jelző néhány növényfaj elterjedésének északi határa (MOESZ 1911 nyomán).
1 molyhos tölgy, *Quercus pubescens*; 2 kék iringó, *Eryngium planum*; 3 mezei fejvirág, *Cephalaria transsylvanica*; 4 magyar zsálya, *Salvia aethiopis*; 5 tatárjuhar, *Acer tataricum*; 6 apró keresztfű, *Galium pedemontanum*.

Fizikai kémiai faktorok

.



2.4. ábra. A tolerancia-görbe és tartományai. S = túlélési, G = növekedési és R = szaporodási tartomány (ez utóbbiak Begon és munkatársai, 2006 szerint)

Tolerancia görbe és tartományai

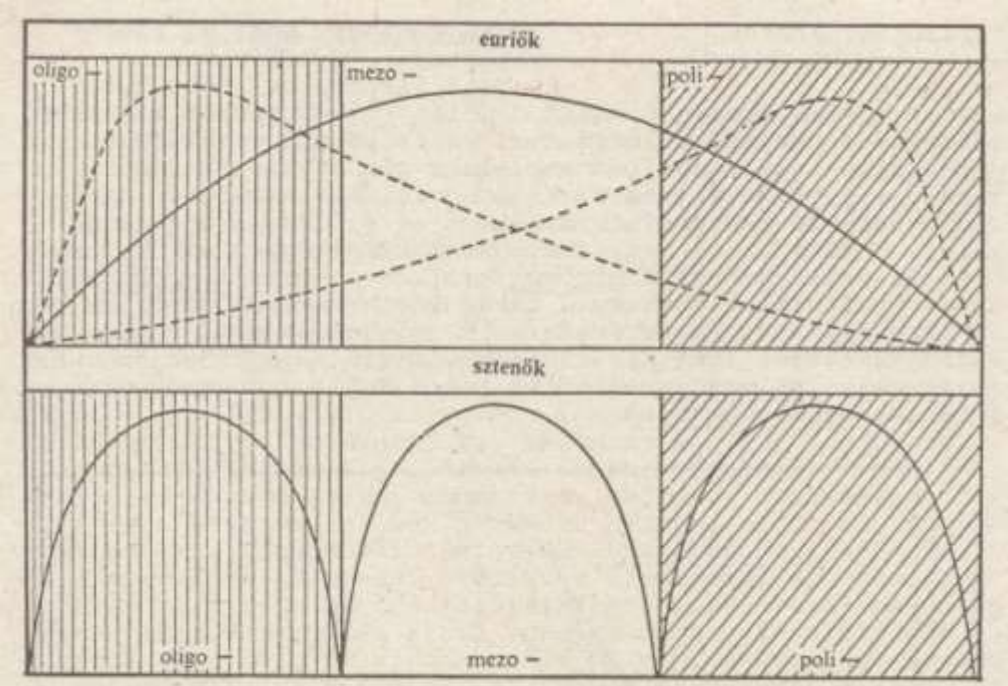
optimum (szaporodás)

peiusz – szuboptimum (növekedés)

pesszium (túlélés)

Fizikai kémiai faktorok

.



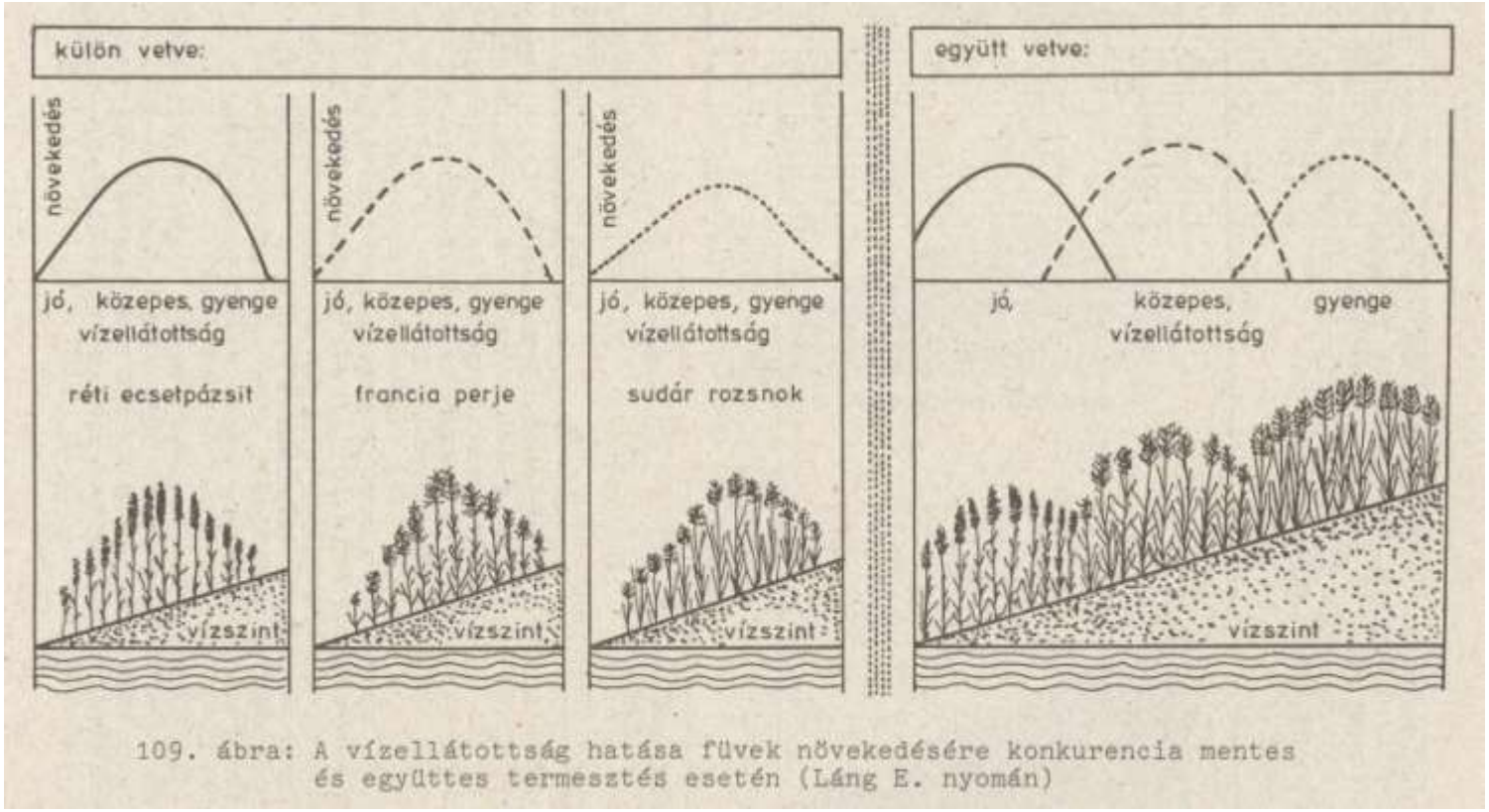
107. ábra: Az élőlények csoportosítása tűréshatáruk szerint (Wurmbach nyomán)

Euriök - generalisták

sztenők - specialisták

Fizikai kémiai faktorok

.



109. ábra: A vízellátottság hatása füvek növekedésére konkurencia mentes és együttes termesztés esetén (Láng E. nyomán)

fiziológiai – ökológiai optimum

Klimatikus, edafikus (talaj), hidrológiai tényezők

.

Fény

-heliofil, fényigényes, kukorica

-helio-szkiofil, árnyéktűrők, cukorrépa

-szkiofil, árnyékigényesek, odvas keltike, levelibéka

-szkotofil, sötétségigényes, földigiliszta

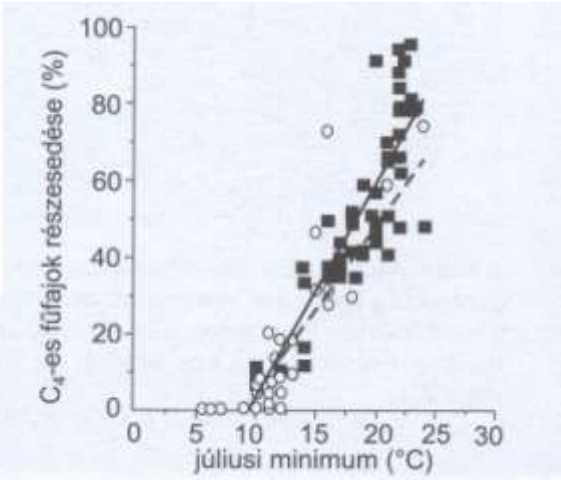
-hosszúnappalos, búza

-rövid -”-, rizs

- spektrum

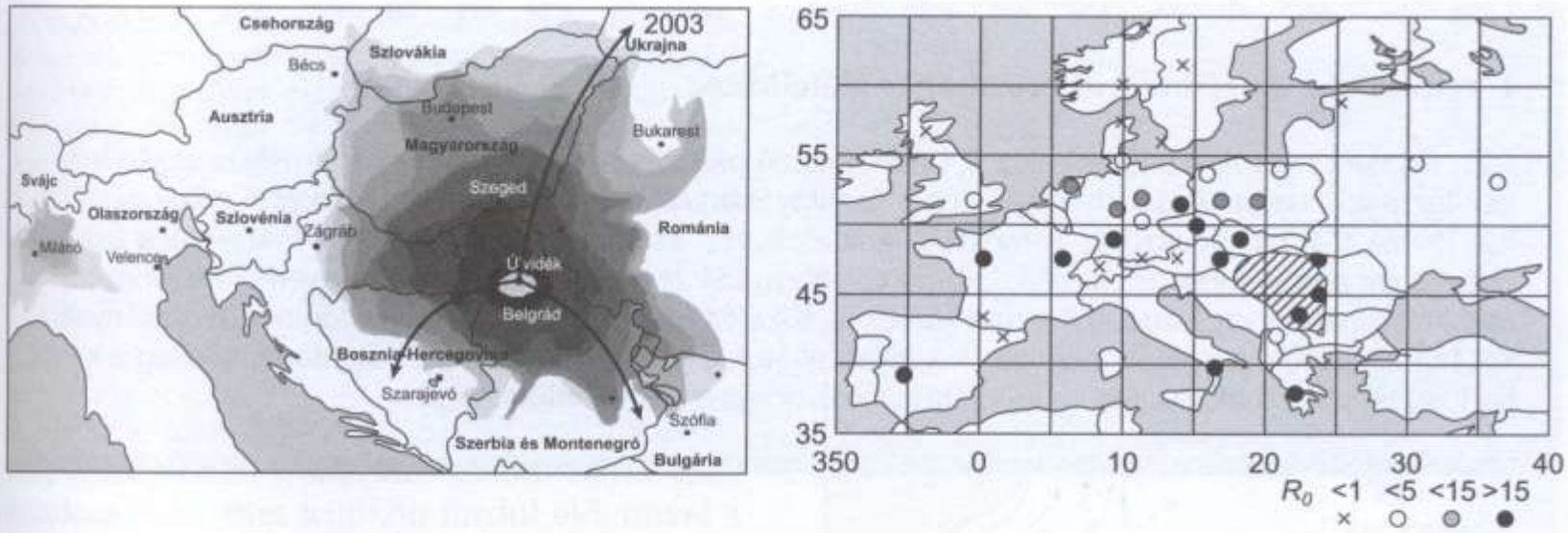
Hőmérséklet

pl. C4-es fotoszintézisű növények elterjedését a legmelegebb nyári hónap minimum hőmérséklete befolyásolja (C4-es növények fotoszintézise meleg és fényben gazdag körülmények között a legmagasabb)

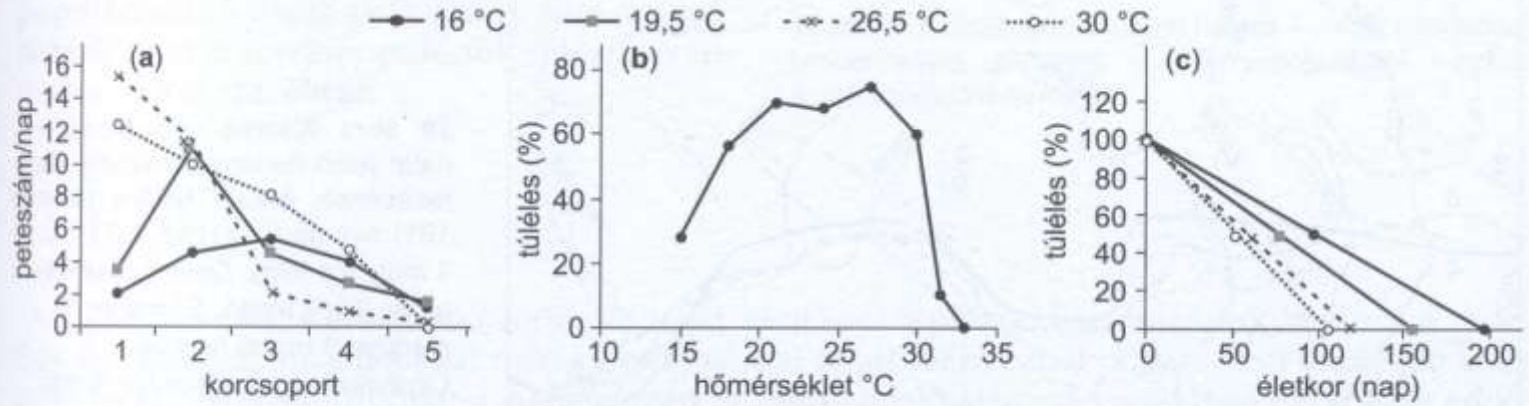


1. ábra C_4-es pázsitfűfajok részesedése a helyi flórában a legmelegebb hónap napi minimumhőmérsékletének függvényében. Az *x* tengely metszete az elterjedési terület határát adja meg. ○ és ---- közösségek Észak-Amerika nyugati partvidékén Dél-Kaliforniától Alaszkáig, ■ és —— keleten, Közép-Mexikótól a Labrador-félszigetig (Wan és Sage 2001).

Hőmérséklet



8. ábra Az amerikai kukoricabogár *(Diabrotica virgifera)* (**a**) terjedése 1992 és 2000 között (http://www.mkk.szie.hu/dep/nvtt/wcrnet/wcrnet-2.htm), (**b**) élethosszi szaporodási sikere Európa különböző területein, //// — kukoricabogár terjedési területe 2000-ben, × — jelölt helyeken a kártevő nem tud megtelepedni (HEMERIK és mtsai 2004 nyomán).



9. ábra Az amerikai kukoricabogár hőmérsékletfüggő életmenet-komponensei. (**a**) Peteszám korcsoportgörbék hőmérsékletfüggése, (**b**) túlélés hőmérsékletfüggése, (**c**) élethossz hőmérsékletfüggése (HEMERIK és mtsai 2004 nyomán).

Hőmérséklet

Seregély – Mynah. Ez a seregély faj azért nem tudott elterjedni Észak-Amerikában, mert az alacsony hőmérséklet miatt kisebb a kelési siker

Több tojás sikeres kikelése (92%) a melegítés hatására Vancouverben, mint ahogy az melegítés nélkül lenne (64%)

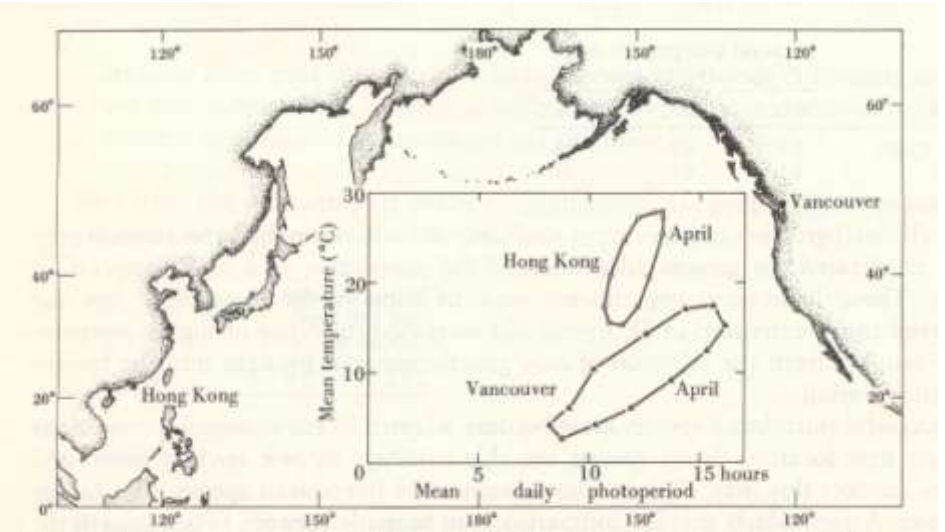


Figure 7.15 Comparison of native (Hong Kong) and introduced (Vancouver) home of the crested mynah (*Sturnus cristatellus*). The climatograms are constructed by connecting means (air temperature and photoperiod) for succeeding calendar months. Egg laying starts in April at both localities. (After Johnson 1971.)

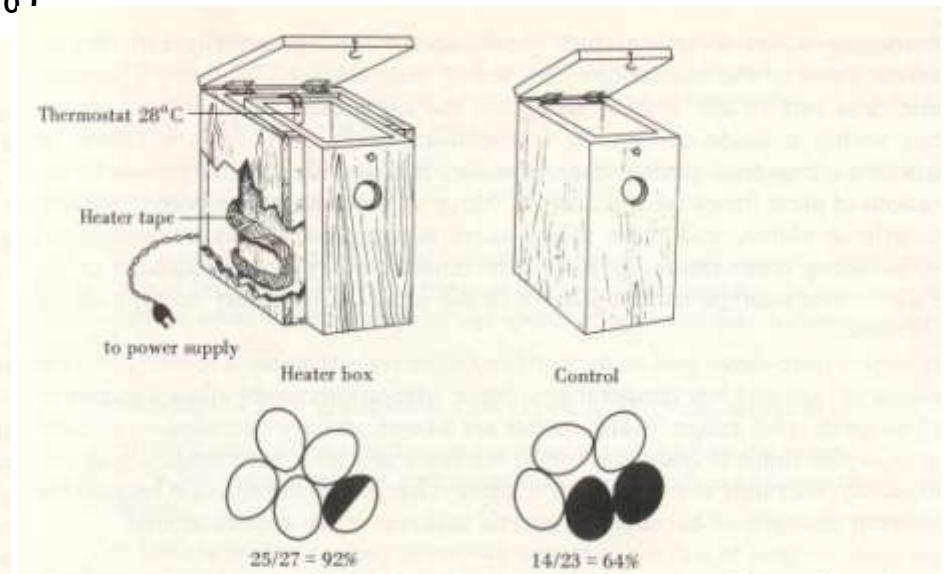


Figure 7.16 Experiment with altered nest microclimate in Vancouver; at five crested mynah nests, a heater was installed and nest temperature was maintained at Hong Kong levels (28°C). Hatching success at these nests is contrasted with the controls exposed to natural temperature fluctuations. (After Johnson 1971.)



Víz
- hidafitonok, vízi, békalencse
- heliofiton, mocsár, nád
- mezofiton, közepes vízellátás, ibolya
- xerofiton, szárazságtűrő, pozsgások
- halofiton, sótűrő, sóvirág



- Oxigén tartalom
- Ph
- Tápanyag tartalom
- …..

Talaj
- Szerkezet
- Vízháztartás
- Tápanyag tartalom
- …..

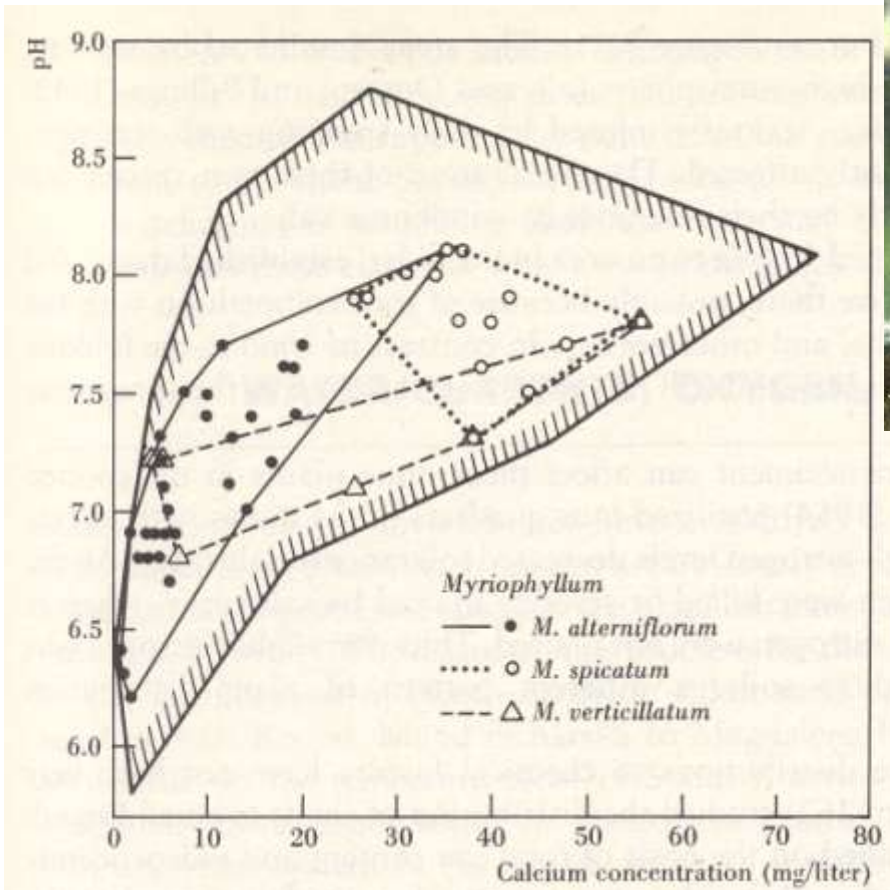
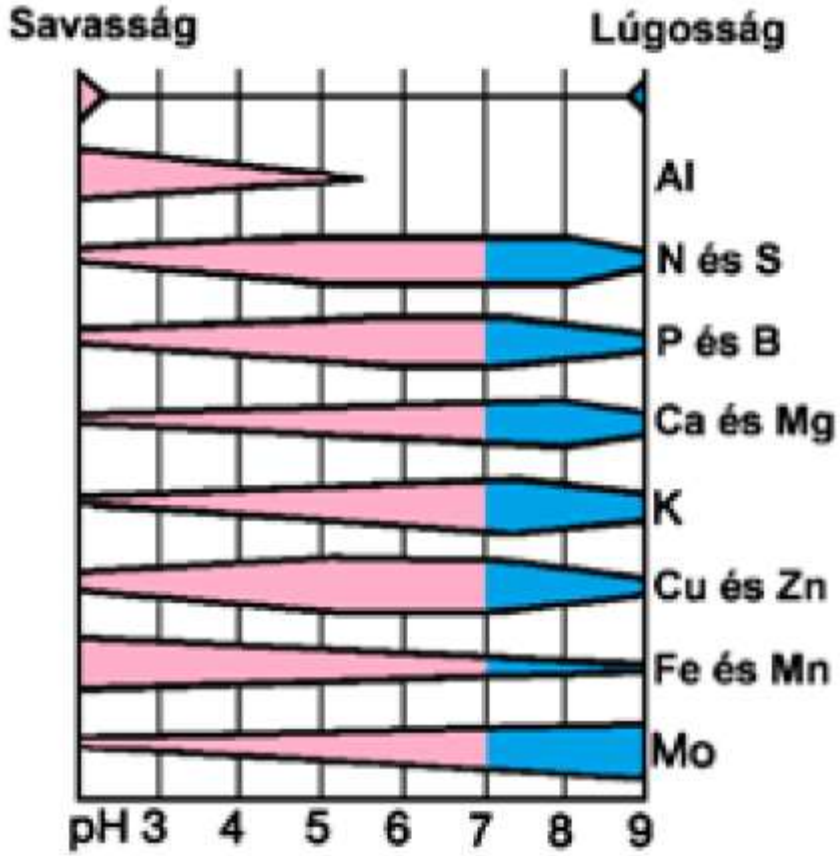
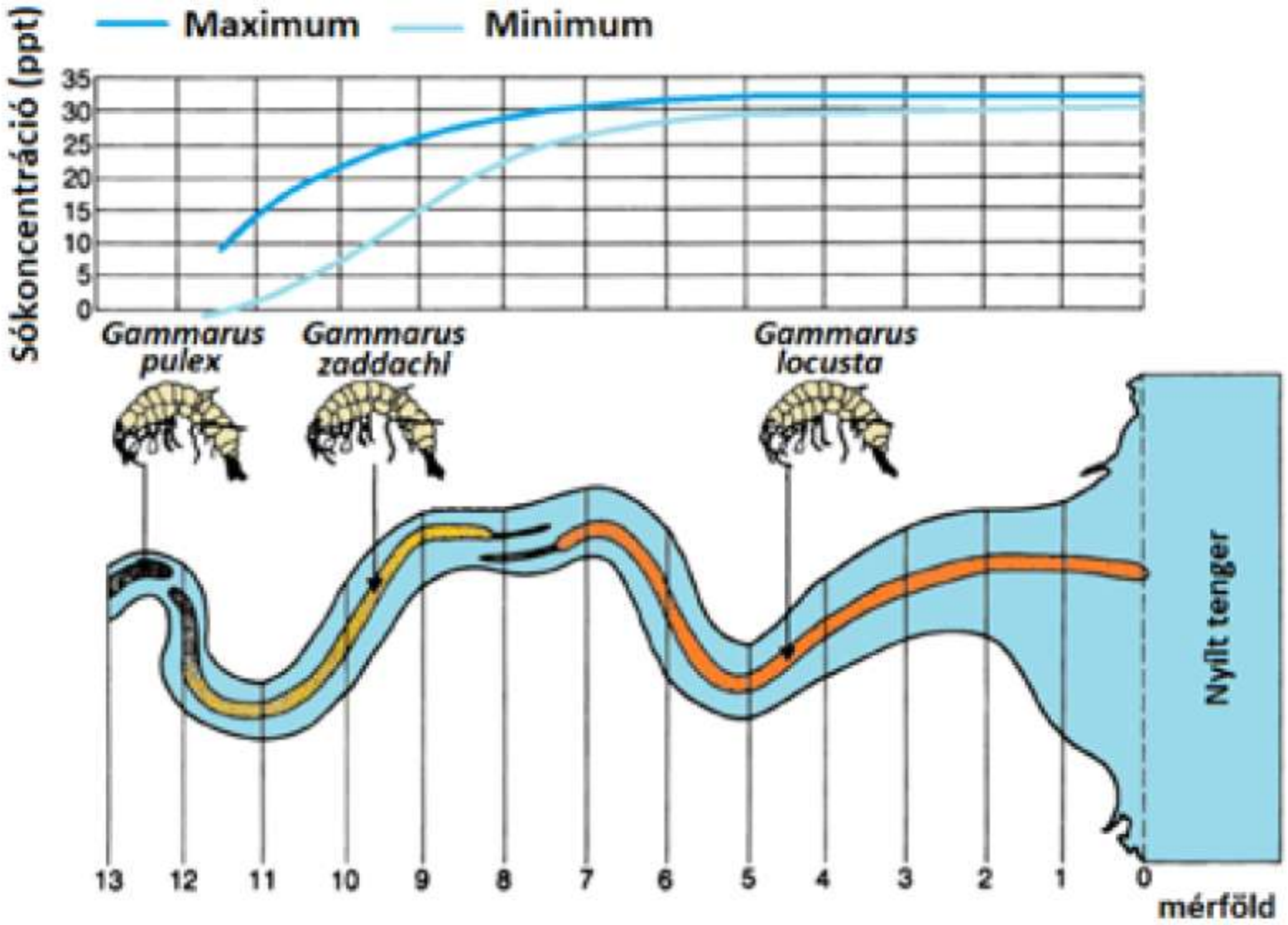


Figure 9.10 Occurrences of the three species of *Myriophyllum* in the lakes of central Sweden in relation to calcium concentration and pH. The shaded envelope encloses the points for all the lakes studied in the region. (After Hutchinson 1970.)



1/8. ábra. A növények számára fontos elemek elérhetősége (ionos állapotukban) a talajnedvesség pH értékének függvényében. A sávok szélessége arányos az elérhetőség mértékével [Begon és mtsai (1990) nyomán módosítva].



1/9. ábra. Eltérő sótűrőképességű felemáslábú rákok (*Gammarus*-fajok) gyakorisági eloszlása egy tengerbe torkolló folyó különböző sótartalmú szakaszain [Begon és mtsai (1990) nyomán módosítva].

Tűz gyakorisága is fontos szereppel bírhat



Mitől függhet egy faj előfordulása egy adott helyen?

Nem elérhető terület igen ← **Diszperzió** → nem

↓

Habitat igen ← **Magatartás** → nem

Szelekció ↓

Igen ← **Más faj** → nem

Predáció ↓

Parazitizmus ↓

Kompetició ↓

Betegség ↓

Mutualizmus ↓

Fizikai **Kémiai faktorok**

Hő Víz

Fény Oxigén

Talaj szerkezet Só tartalom

Tűz, áramlás, …stb Ph, talaj tápanyag…

Populáció fogalma, Populációökológiai vizsgálati módszerek Populációdinamikai paraméterek

Populáció ökológia

- Biológiai és statisztikai populáció fogalom

  Biológiai populáció: Azonos fajhoz tartozó egyedek, amelyek szaporodási közösséget alkotnak

  Statisztikai populáció: Adott időben és adott területen lévő egy fajhoz tartozó egyedek

- Méret (N)

egyed, pár, biomassza (genet-klonális fajoknál), telep (szociális rovarok)

- Denzitás (D)
  - Terület/térfogategységre eső egyedszám

Egyedszám, denzitás mérése

Abszolult módszerek

- teljes számlálás (census)

  A vizsgált területen lévő valamennyi egyed felmérése

  Ritka, kis denzitású fajoknál alkalmazható

- mintavétel alapján történő becslés

  A vizsgált területen kijelölt mintavételi kvadrátok/sávok felmérése, majd azok eredménye alapján becslés

  - Sűrűség becslés alapján

    feltételek

    - Kvadrát állományát pontosan fel kell tudni mérni
    - Minden kvadrát méretét tudni kell
    - Kvadrátoknak reprezentatívnak kell lennie a vizsgált területre nézve

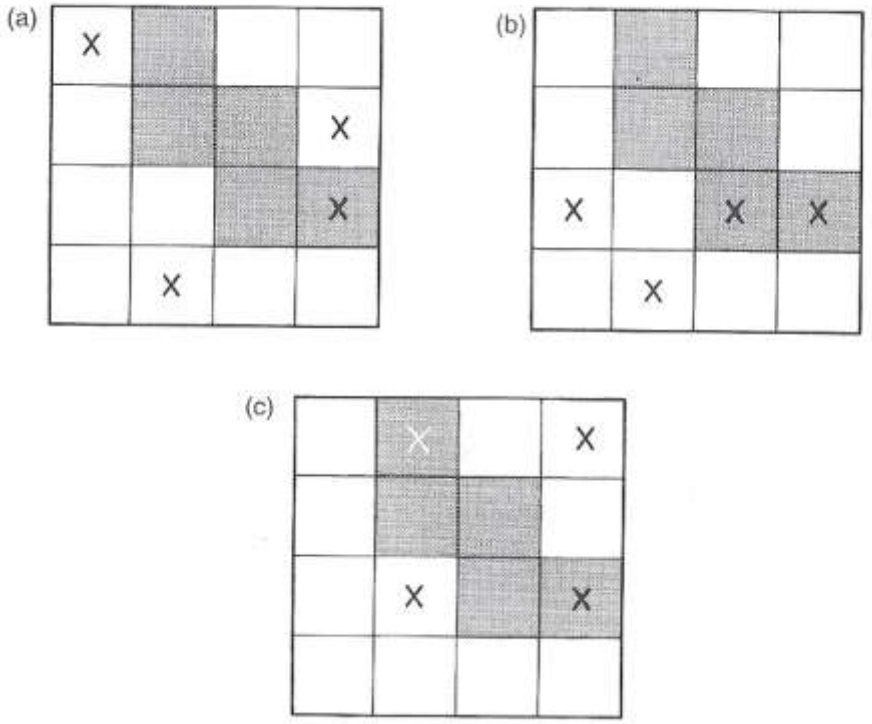
      Megfelelő mintavételi stratégia a becslés hibájának minimalizálására

Mintavételi stratégiák

Random (a)

Rétegzett random (b)

Rendszeres (c)



Kerülendő a szubjektíven történő mintavételi hely kiválasztás

Egyedszám, denzitás mérése

- fogás-visszafogás alapján

Pl. Lincoln index:

$$\frac{m_2}{n_2} = \frac{n_1}{N}$$

N: populáció egyedszáma

n_1: első alkalommal megjelölt majd visszaengedett egyedek száma

n_2: második alkalommal megfogott egyedek száma

m_2: második alkalommal megfogott egyedek között a jelölt (első alkalommal megjelölt egyedek száma)

N': becsült populációnagyság

$$N' = \frac{n_1 * n_2}{m_2}$$

Egyedszám, denzitás mérése

Relatív módszerek - Populációs indexek használata

- Egységnyi idő alatt fogások száma
- Ürülék nyomok száma
- Egységnyi idő alatt látott/hallott egyedek száma
- Begyűjtött bőrök száma
- Rágásnyomok száma
- Kérdőívek alapján közölt szubjektív állománybecslések
- Növényzet borítása
- Elfogyasztott táplálék mennyiség

Partifecskék hosszú távú vizsgálata a Tisza mentén



MME Riparia Ökológiai Kutatócsoport, Nyíregyházi Egyetem, Környezettudományi Intézet

Célok

- A hosszútávon vonuló énekes madarak egyedszámát és eloszlását befolyásoló hatások feltárása
- A telepes fészkelésben szerepet játszó hatások vizsgálata
- Új módszerek fejlesztése a monitoring számára
- Új módszerek fejlesztése a telelő/vonuló területek feltárására
- Természetvédelmi célú kutatások

Részletes ismertetés a Mindenki Akadémiája keretében tartott előadásban:

https://www.youtube.com/watch?v=SBJm4qtsj_k

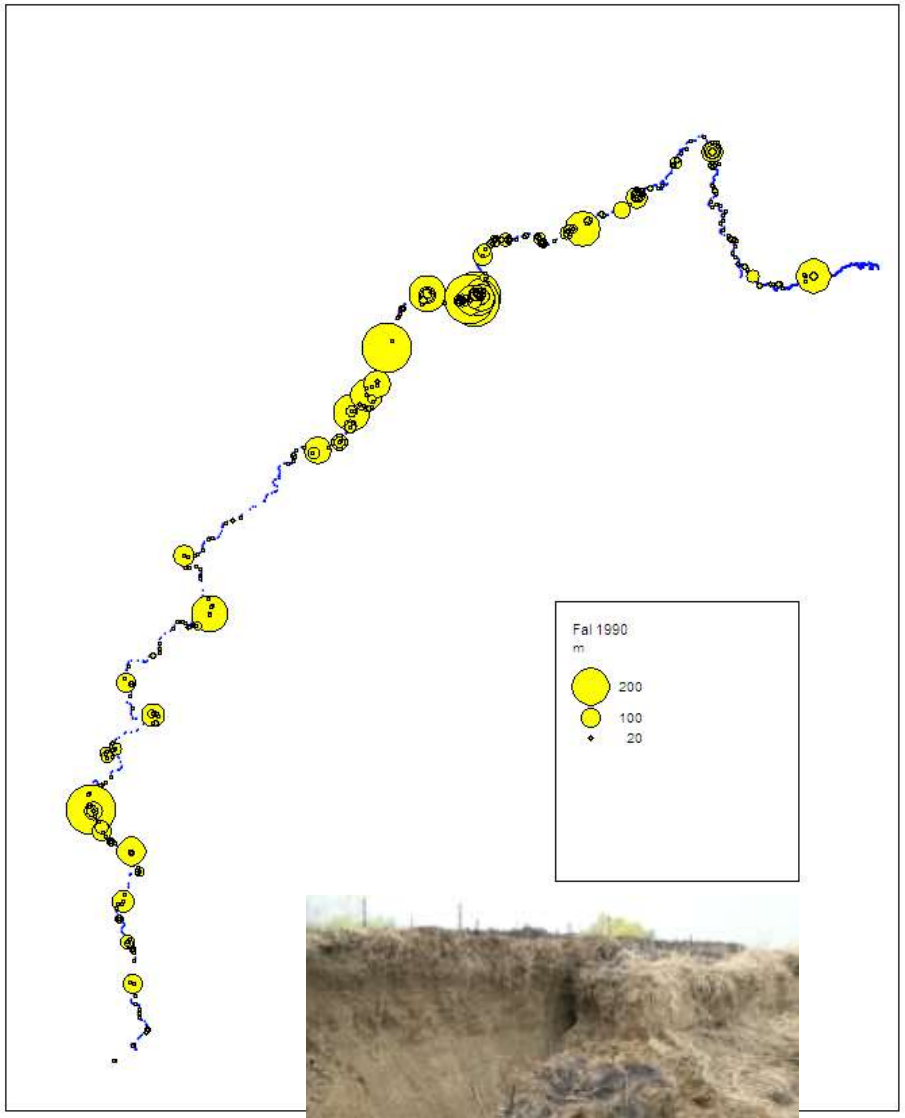






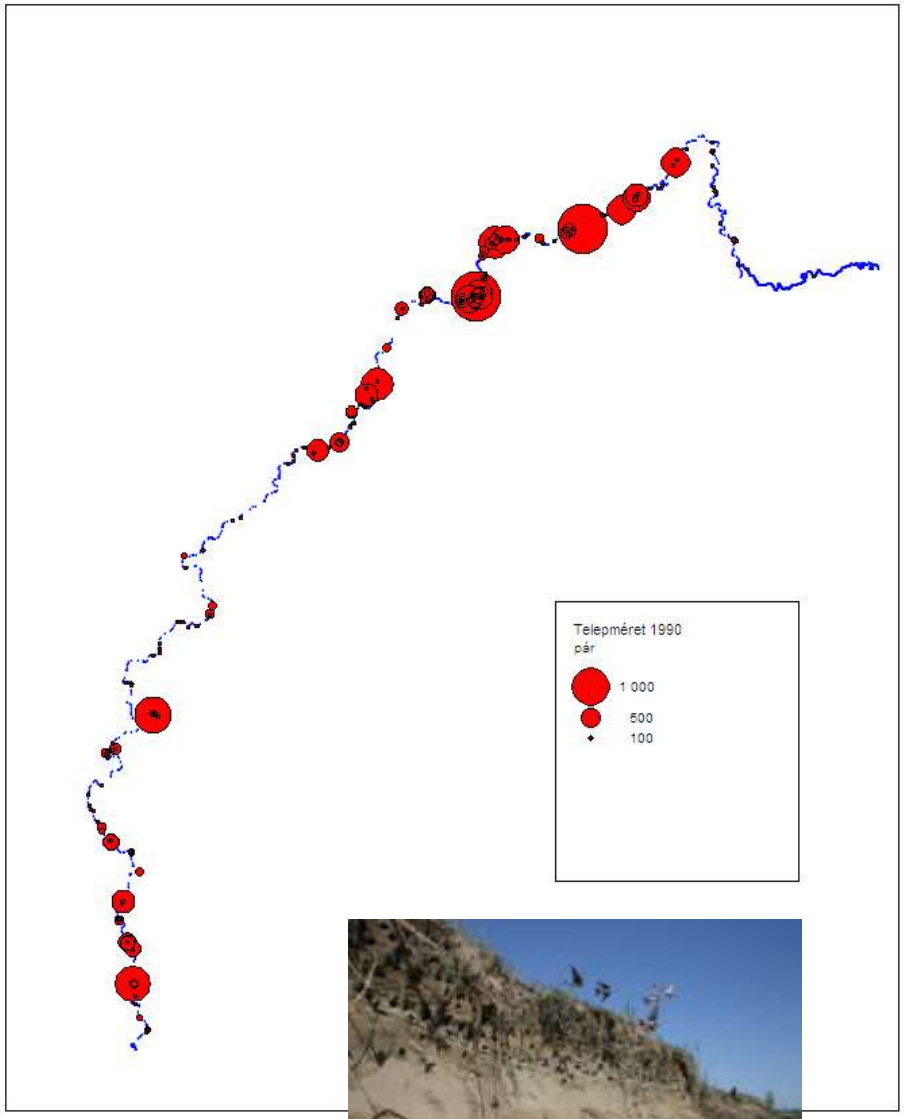


Fészkelőhelyek eloszlása a Tiszán, 1990



- Eltérő sűrűségű és nagyságú partfalak folyó mentén
- Legtöbb, legnagyobb partfal a Tiszabecs-Tiszaújváros szakaszon
- Jelentős szakasz a Tiszakécske-Szeged szakaszon
- Kis sűrűségű, kicsi méretű falak Tiszaújváros-Tiszakécske között

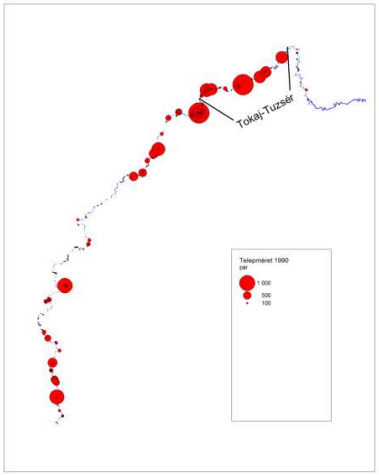
Partifecske állomány eloszlása a Tiszán 1990



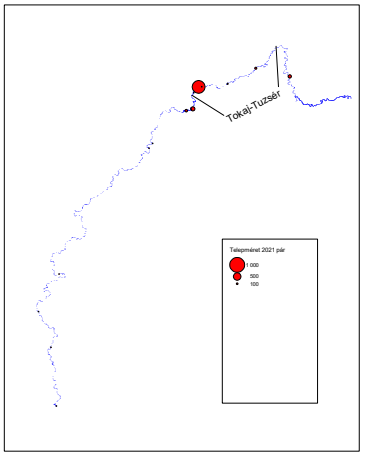
- Jelentős állomány a Tuzsér-Tiszaújváros szakaszon
- Jelentős denzitás a Tuzsér-Tokaj szakaszon
- Számottevő állomány a Martfű-Szeged szakaszon
- Elhanyagolható nagyságú állomány a Tiszaújváros-Martfű szakaszon

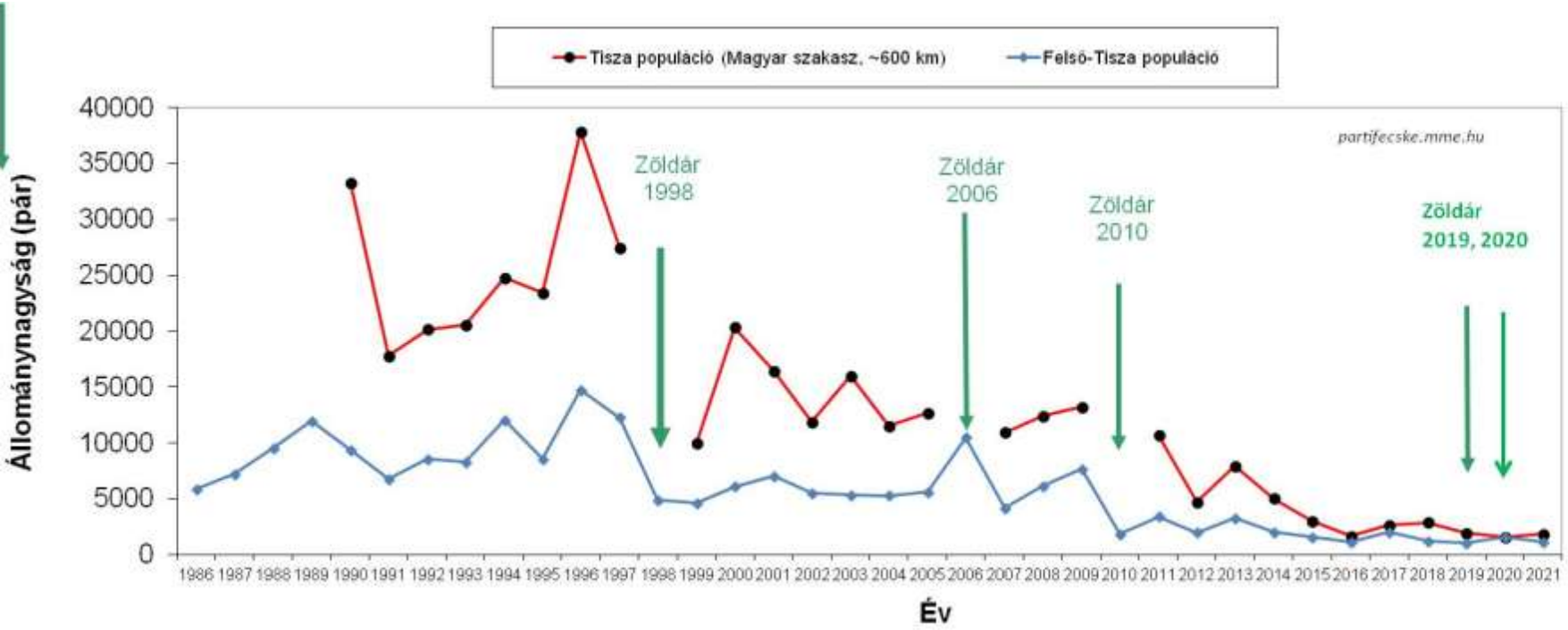
Lehetőség a Tiszán fészkelő állomány teljes (census) felmérésére

Partifecske fészkelő állománya Tisza 600 km-es hazai szakaszán – 2021-ben az 1990-es állománynak csak 6%-a fészkelt!

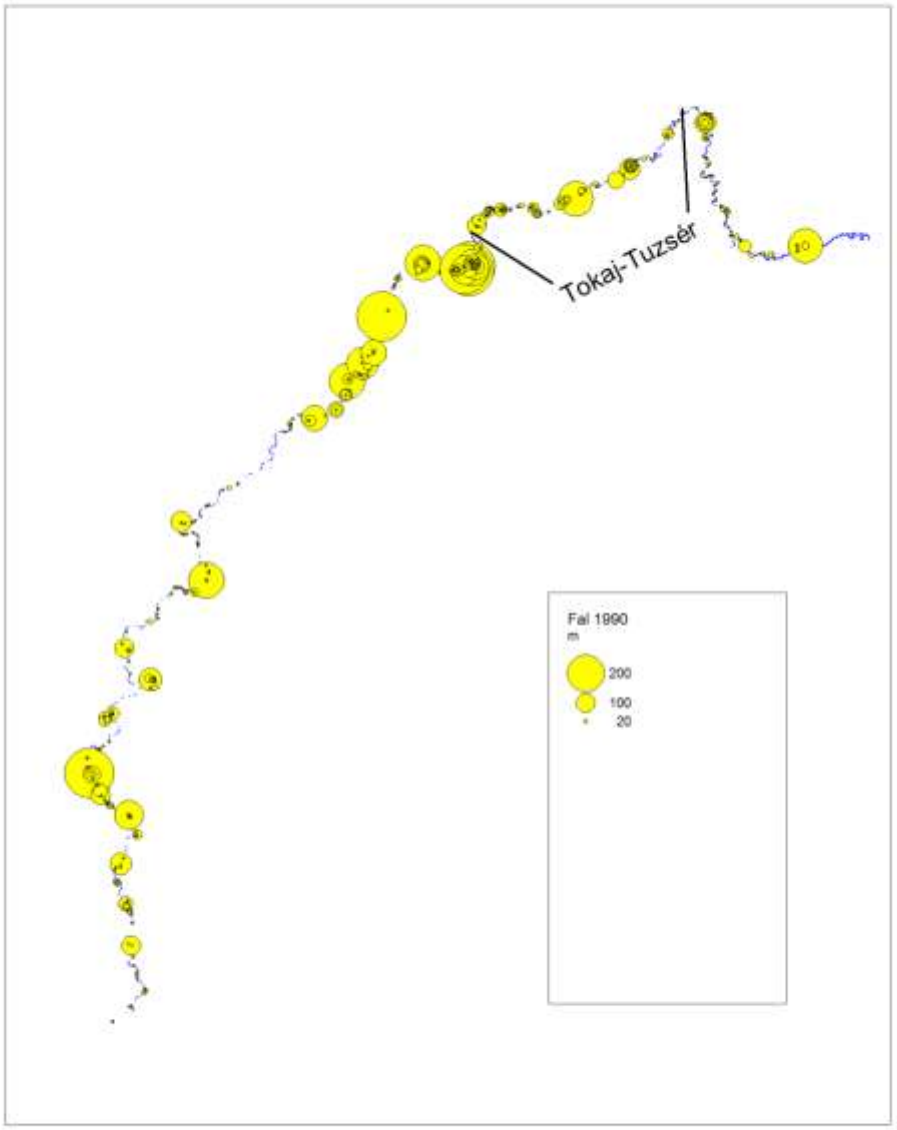


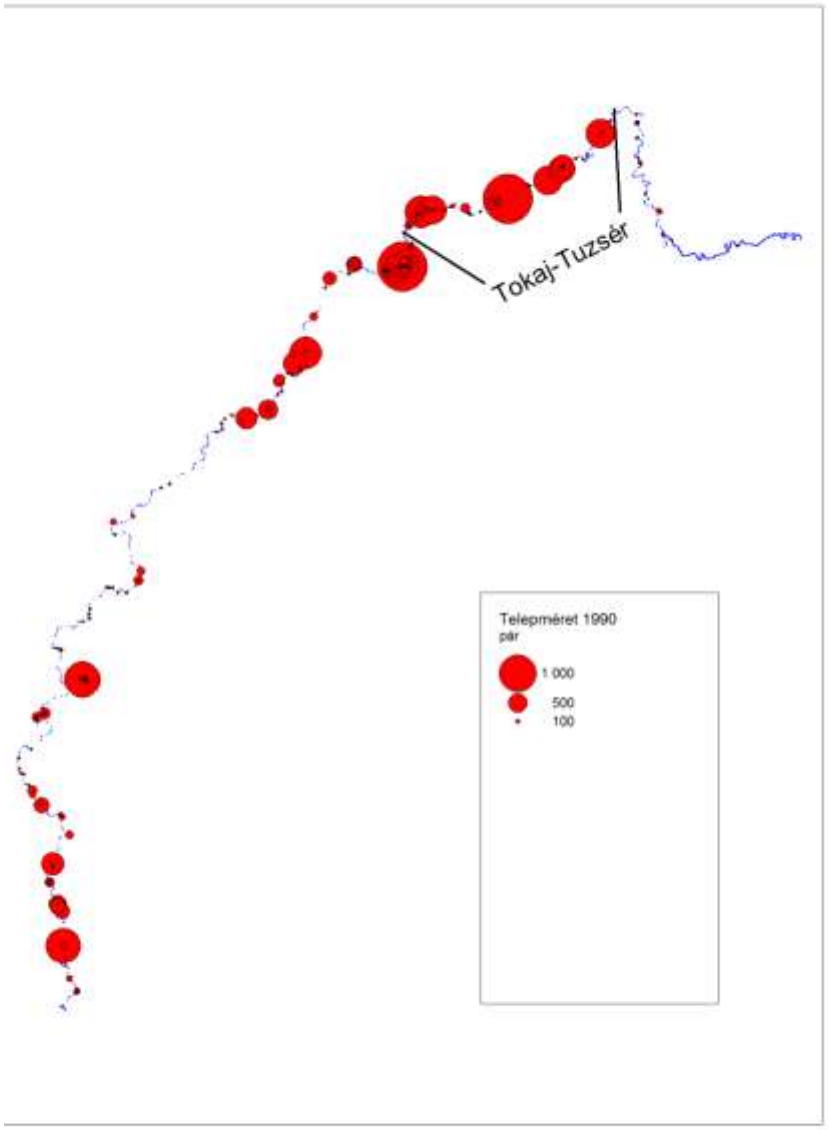




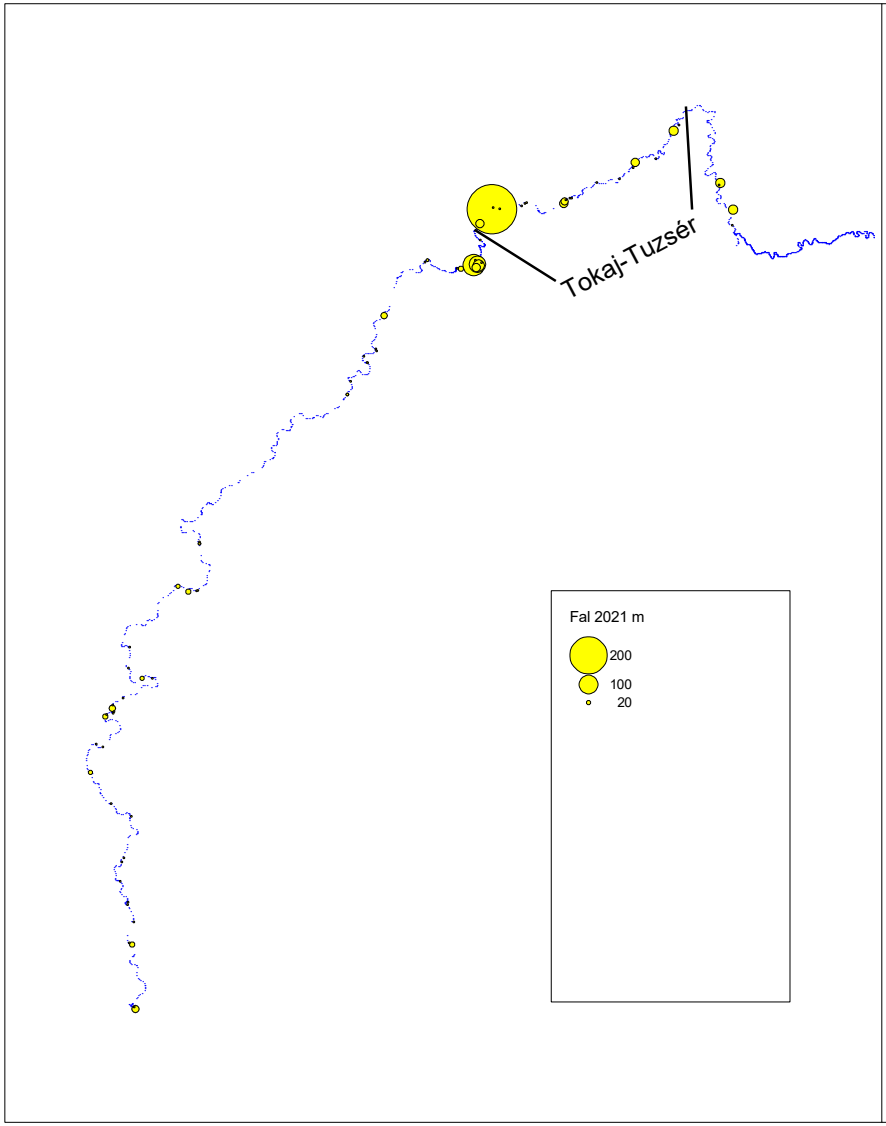


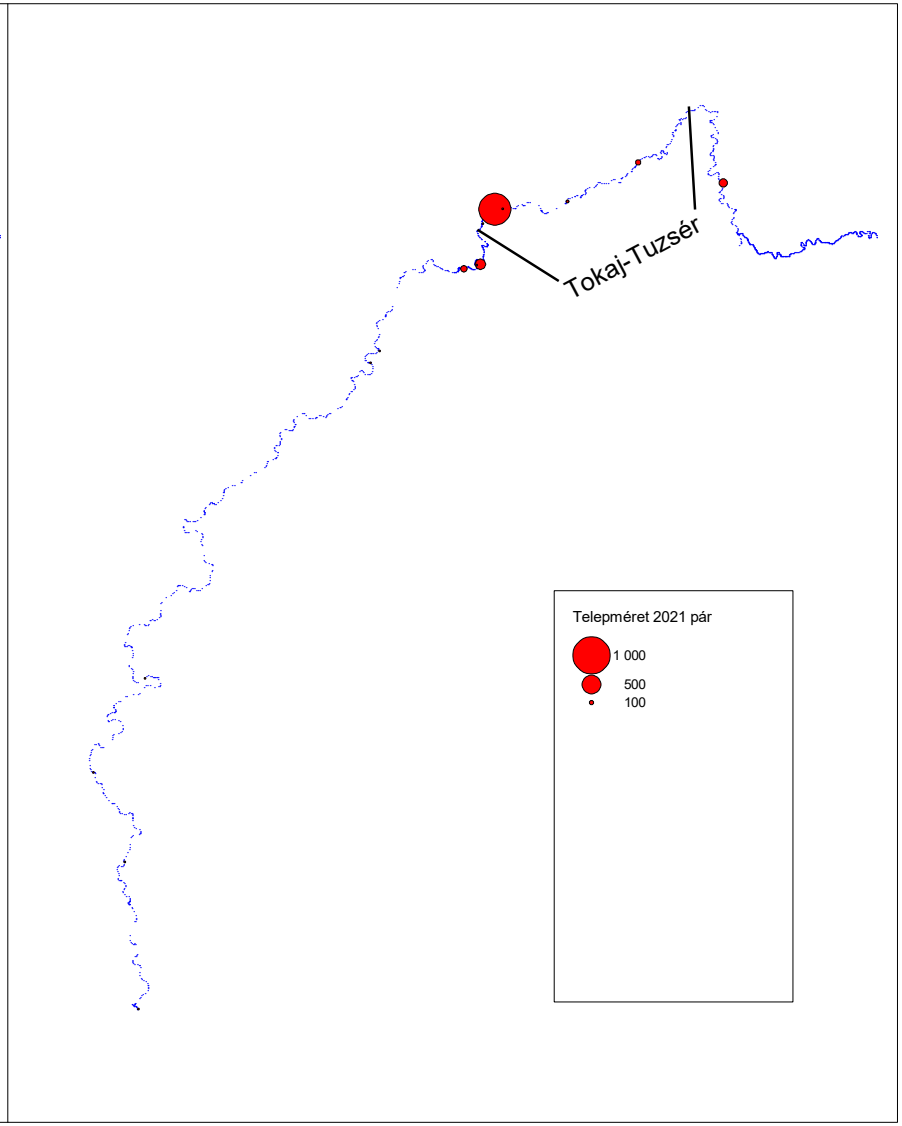
1990


Tokaj-Tuzsér
Fal 1990
m
200
100
20


Tokaj-Tuzsér
Telepméret 1990
pár
1 000
500
100

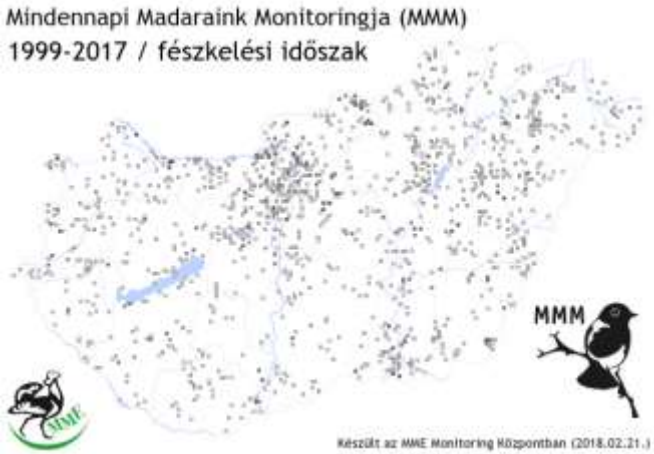
2021


Tokaj-Tuzsér
Fal 2021 m
200
100
20


Tokaj-Tuzsér
Telepméret 2021 pár
1 000
500
100

A legtöbb faj esetében mintavételezésen alapuló mérések

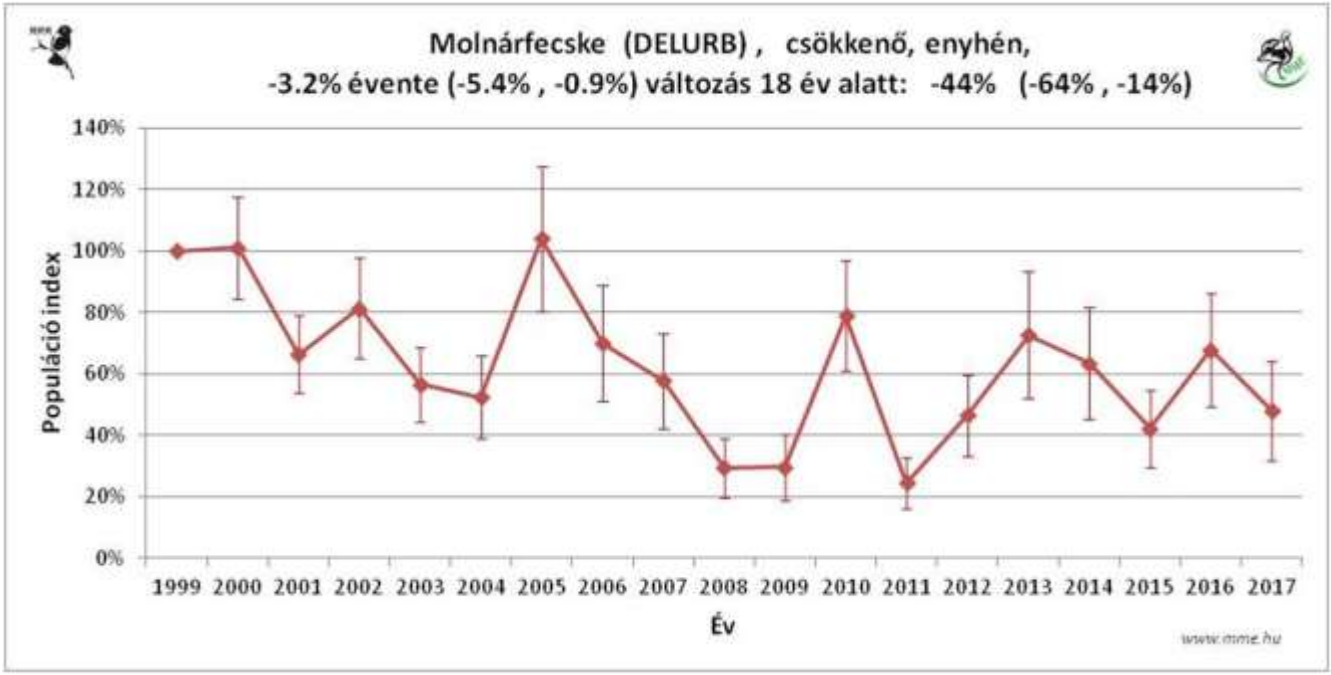
Pl. Mindennapi Madaraink Monitoringja (MMM) országos állományváltozás (trend) vizsgálat



MMM:

A felmérők véletlen alapon kiválasztott 2.5*2.5 km UTM négyzetben lévő, véletlen módon elhelyezkedő 15 db 100 m sugarú területen számolják az 5 perc alatt látott madarak számát

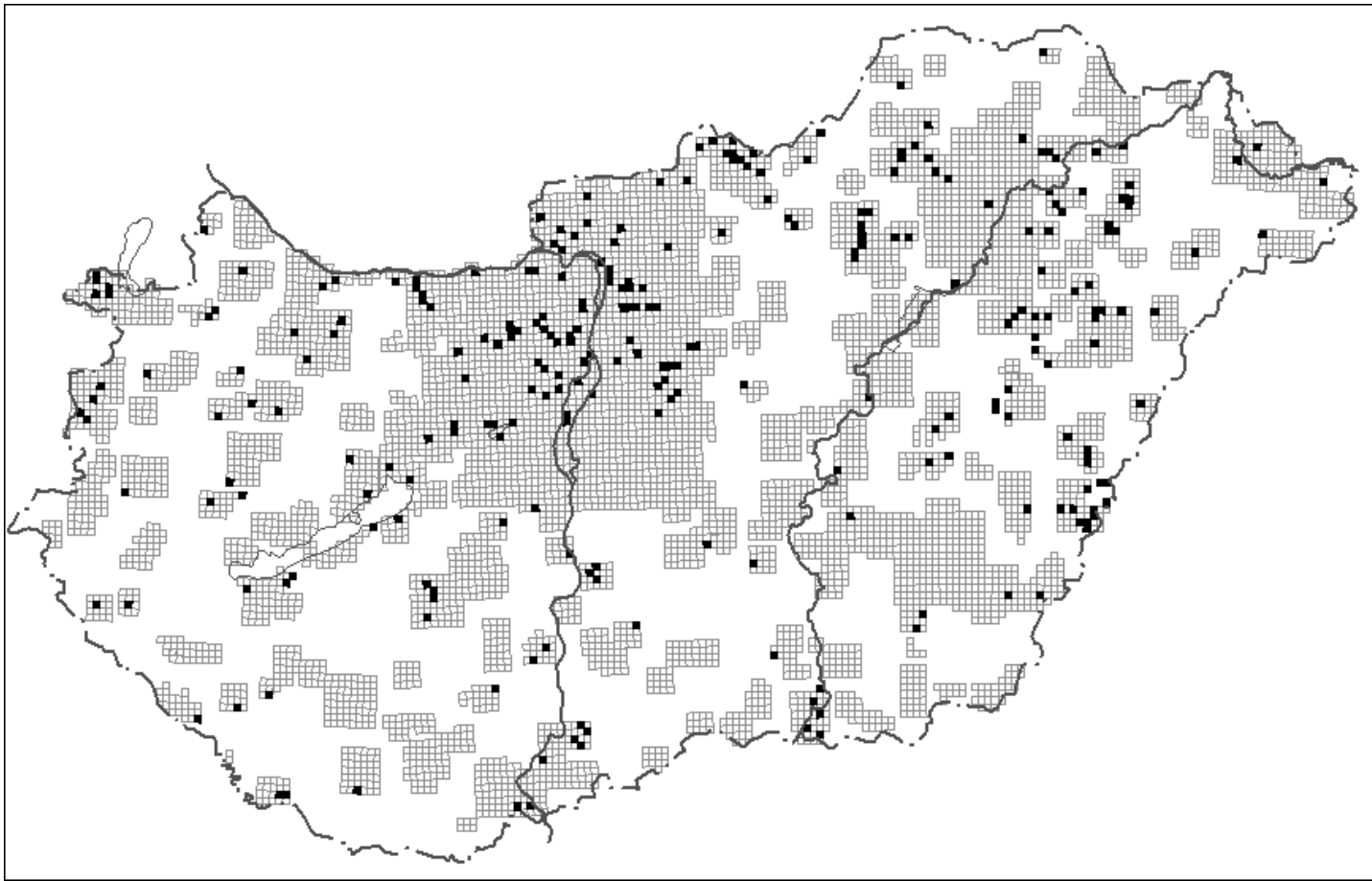




Mintavételi terület kiválasztása I.

A felmérendő 2.5*2.5km-es UTM négyzetek szemi-random kiválasztása:

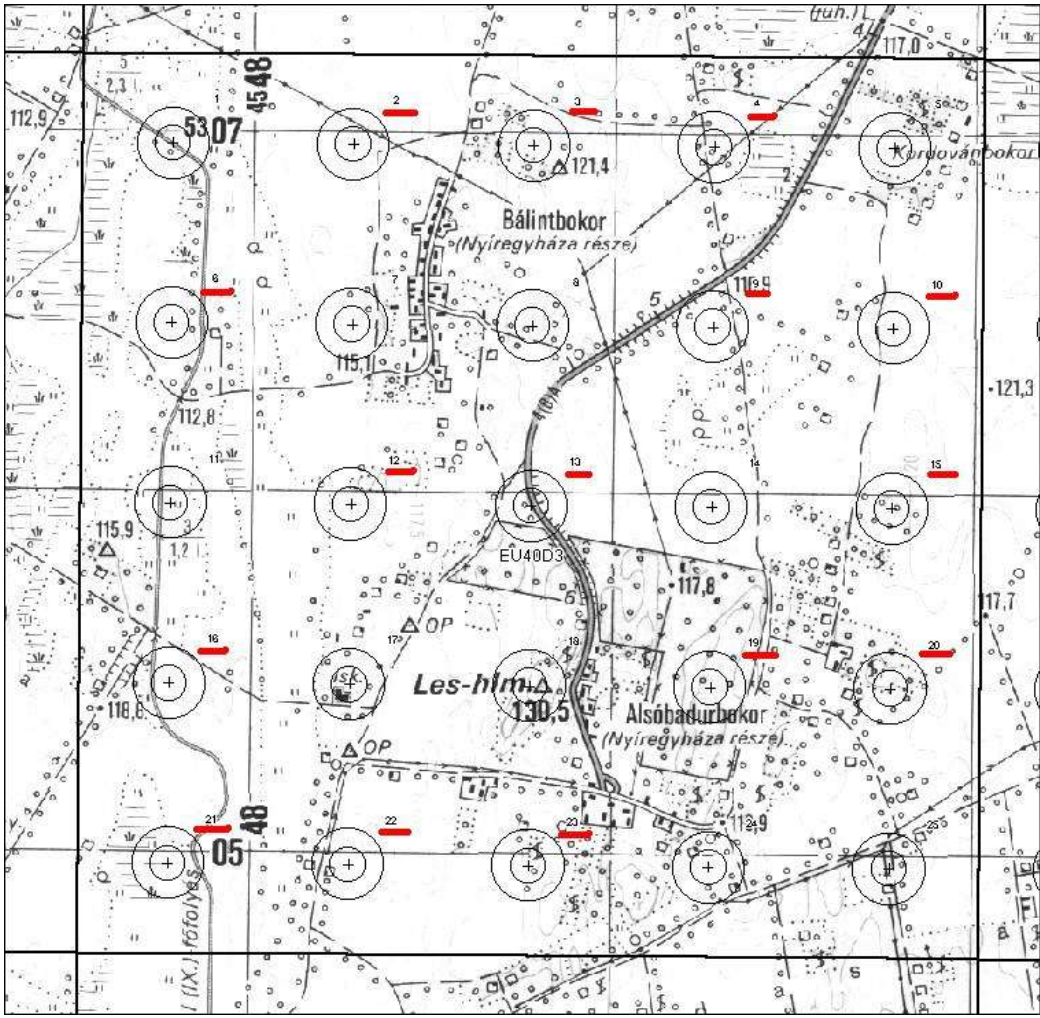
- A megfigyelő min. 100 km^2 területe(ke)t ad meg, amelyen belül random módon jelölik ki a felmérendő 2.5*2.5 km UTM négyzete(ke)t



Mintavételi terület kiválasztása II.

- A véletlen alapon kiválasztott 2,5*2,5 km UTM négyzetben, előre megadott (latin négyzet) 15 db 100 m sugarú felmérő ponton történő számlálás

- Térképek, koordináták a pontos helyszín megadásához
- A kiválasztott kvadrátok és pontok adatai GIS-ben nyilvántartva és kezelve

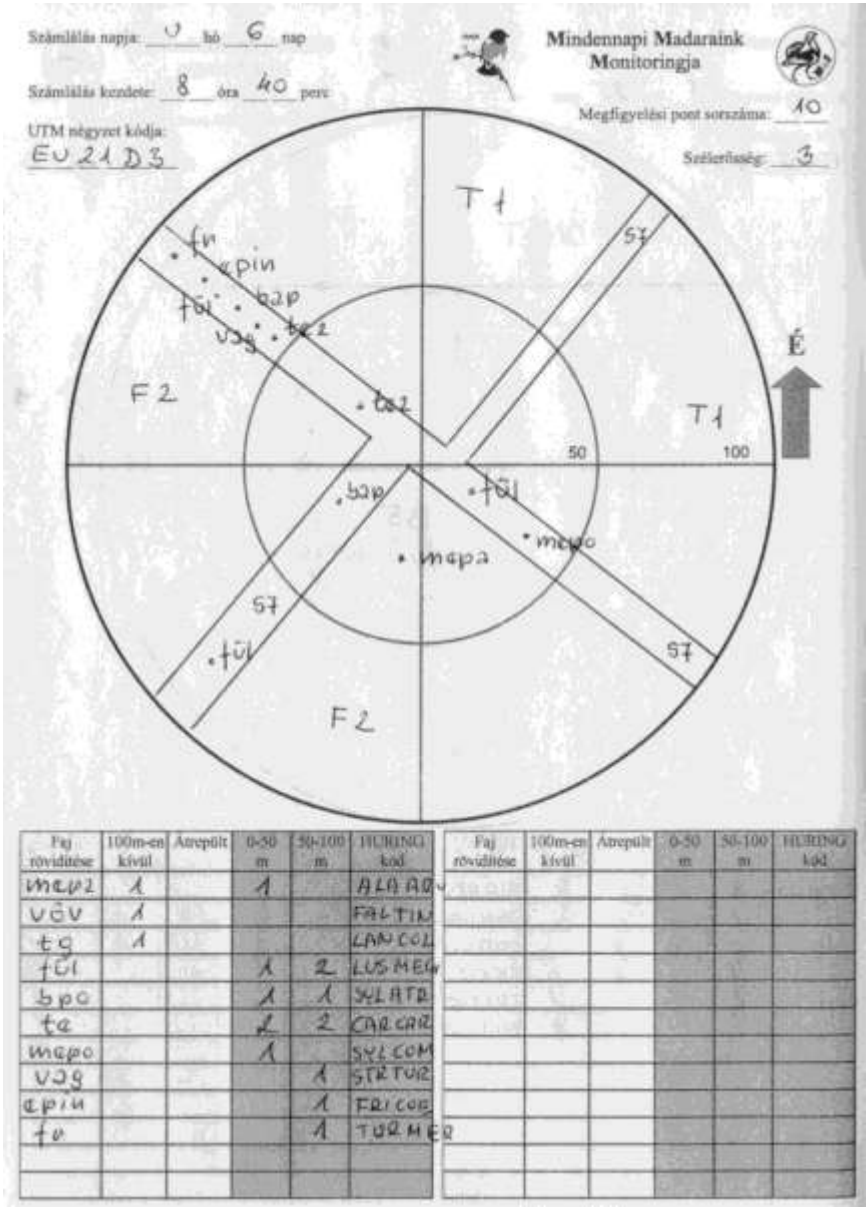


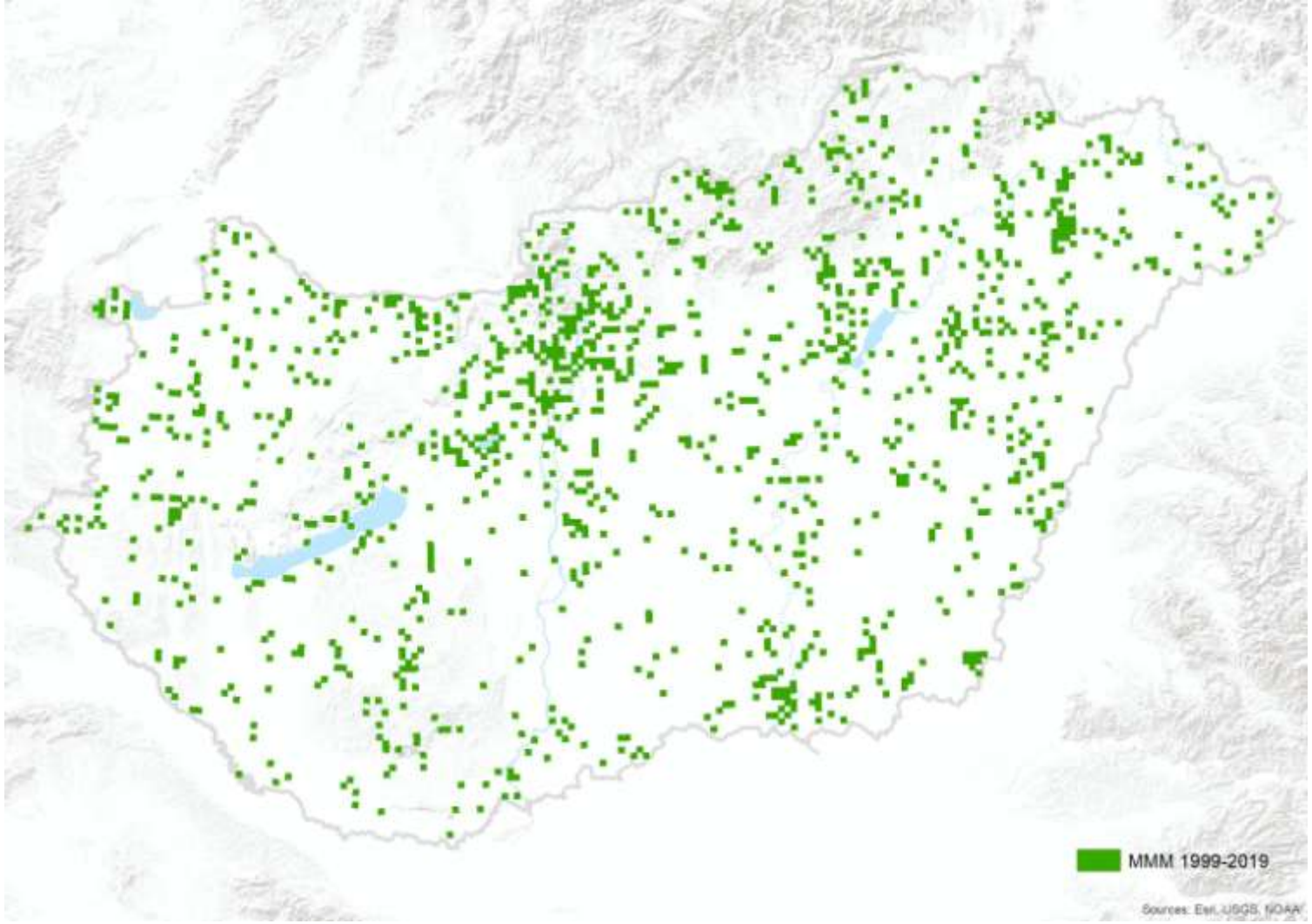
Standard felmérési módszer

5 perces számlálás mind a 15 ponton két alkalommal a fészkelési időszakban

- Első felmérés április 15. és május 10. között
- Második felmérés május 11. és június 10. között
- Az első és második felmérés között minimum 14 nap

- A felmérés reggel 5 és 10 óra között
- A szélerősség a Beaufort skála szerinti 0 és 2 fokozat között
- Esőmentes napokon
- Ugyanazon személy végzi a két felmérést egy éven belül



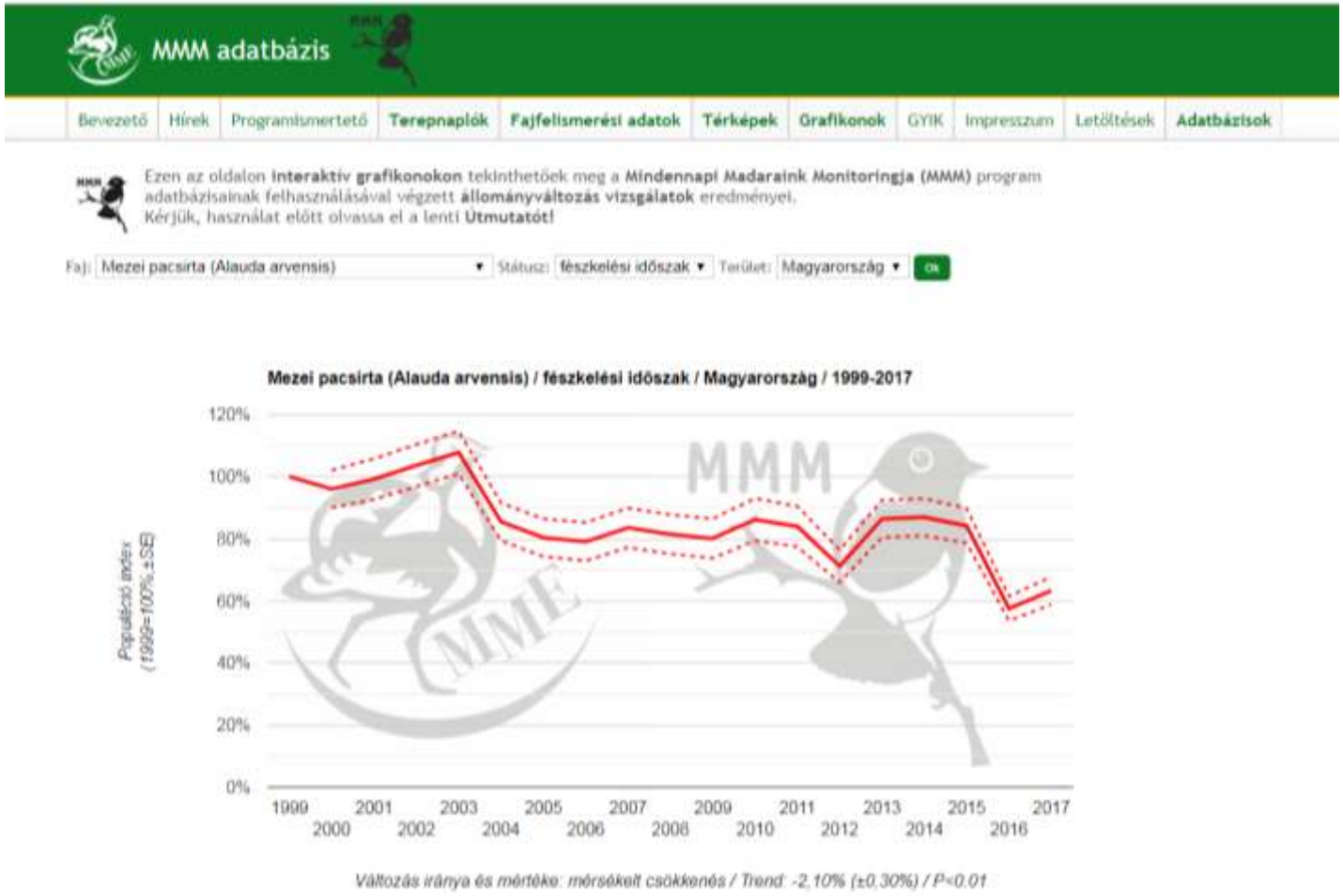


- Több, mint **1000 regisztrált felmérő**
- **Közép-, Kelet-Európa első és legnagyobb adekvát adatbázisa**
- >**16 millió** rekord (UTM, pont, faj, dátum, pd)
- Évente átlagosan ~ 200-300 db felmért négyzet (**Az ország területének ~2%-án rendszeres felmérés!)**

On-line adatbázis

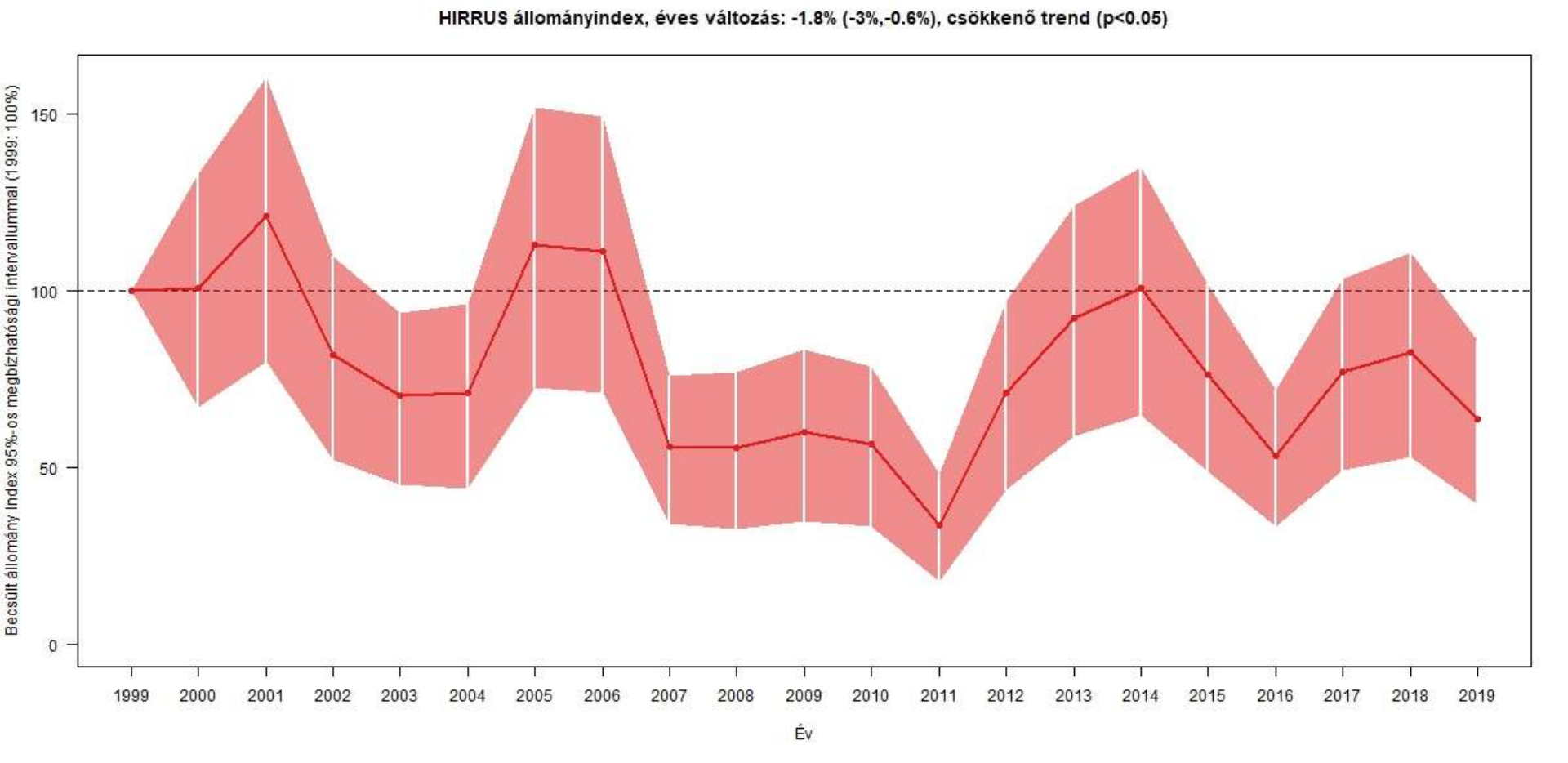
http://mmm.mme.hu

- Adatok bevitele, ellenőrzése
- Eredmények, térképek lekérdezése



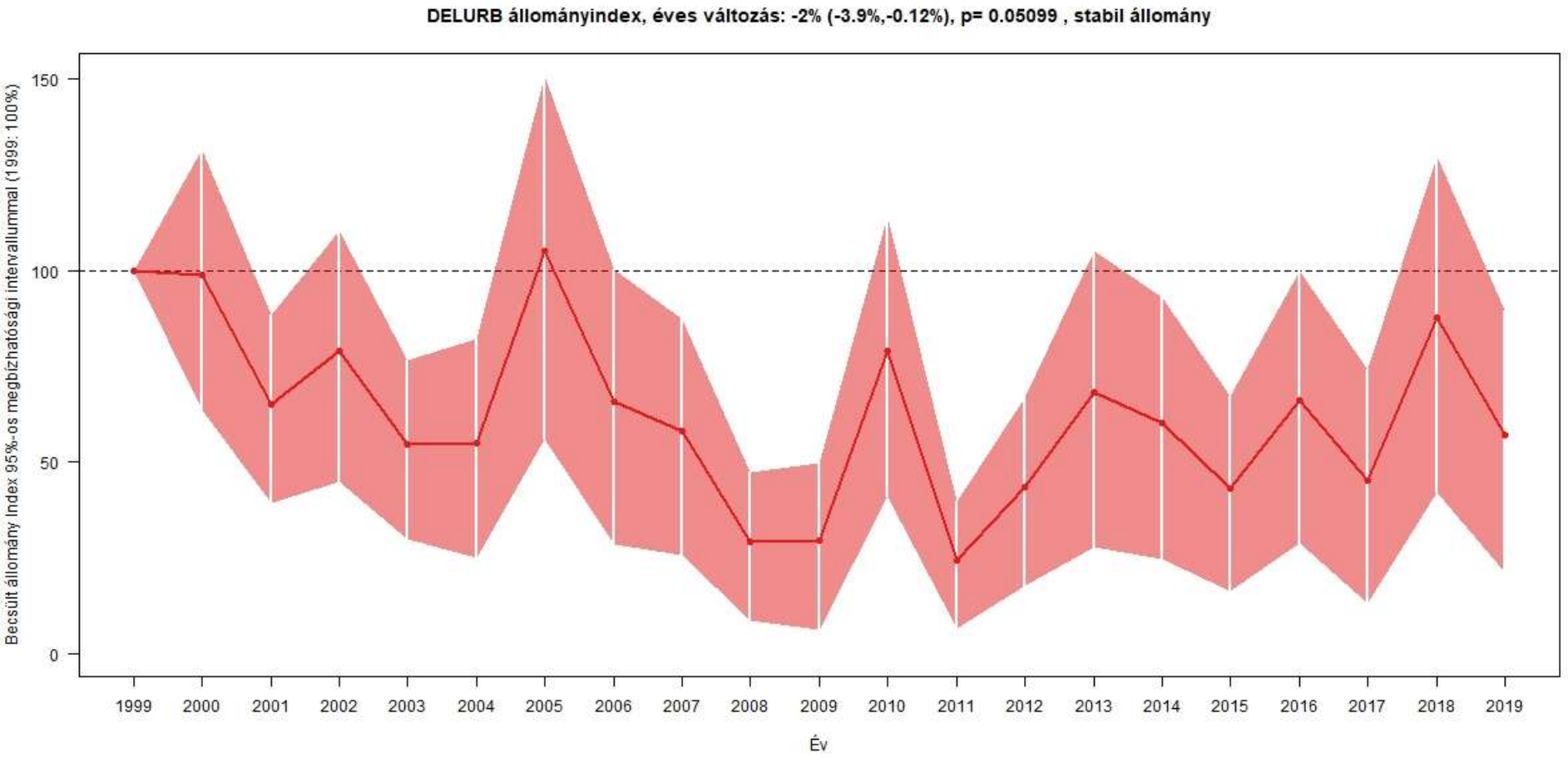


Füsti fecske - változás 1999-2019 között: -30%
(min:-45%, max:-12%)





Molnárfecske - változás 1999-2019 között: -33%
(min:-54%, max:-3%)



Csak a fecskék száma csökken?

Az MMM révén több, mint 110 hazai fészkelő madárfaj esetében nyílik mód vizsgálni megfelelő statisztikai módszerekkel a magyar állomány helyzetét

Élőhely használat és fészkelő állomány trend *(TRIM*

*kategóriák: **növekvő**, **stabil**, **csökkenő**)*



Agrár (36 faj):

Nagy kócsag
Vörös vércse
Gyurgyalag
Búbosbanka
Szarka
Dolmányos varjú
Seregély
Tengelic

Egerészölyv
Barázdabillegető
Karvalyposzáta
Mezei poszáta
Kis őrgébics
Mezei veréb
Kenderike

Bölömbika
Fehér gólya
Barna rétihéja
Fogoly
Fürj
Fácán
Bíbic
Piroslábú cankó
Búbospacsirta
Mezei pacsirta
Füsti fecske
Sárga billegető
Rozsdás csuk
Cigánycsuk
Hantmadár
Réti tücsökmadár
Foltos nádiposzáta
Énekes nádiposzáta
Nádirigó
Tövisszúró gébics
Sordély

Erdei (17 faj):

Fekete harkály
Nagy fakopáncs
Közép fakopáncs
Vörösbegy
Énekes rigó
Csilpcsalpfüzike
Örvös légykapó
Barátcinege
Kék cinege
Csuszka
Szajkó
Erdei pinty
Meggyvágó

Ökörszem
Sisegő füzike
Rövidkarmú fakusz

Erdei pacsirta

Vegyes (30 faj):

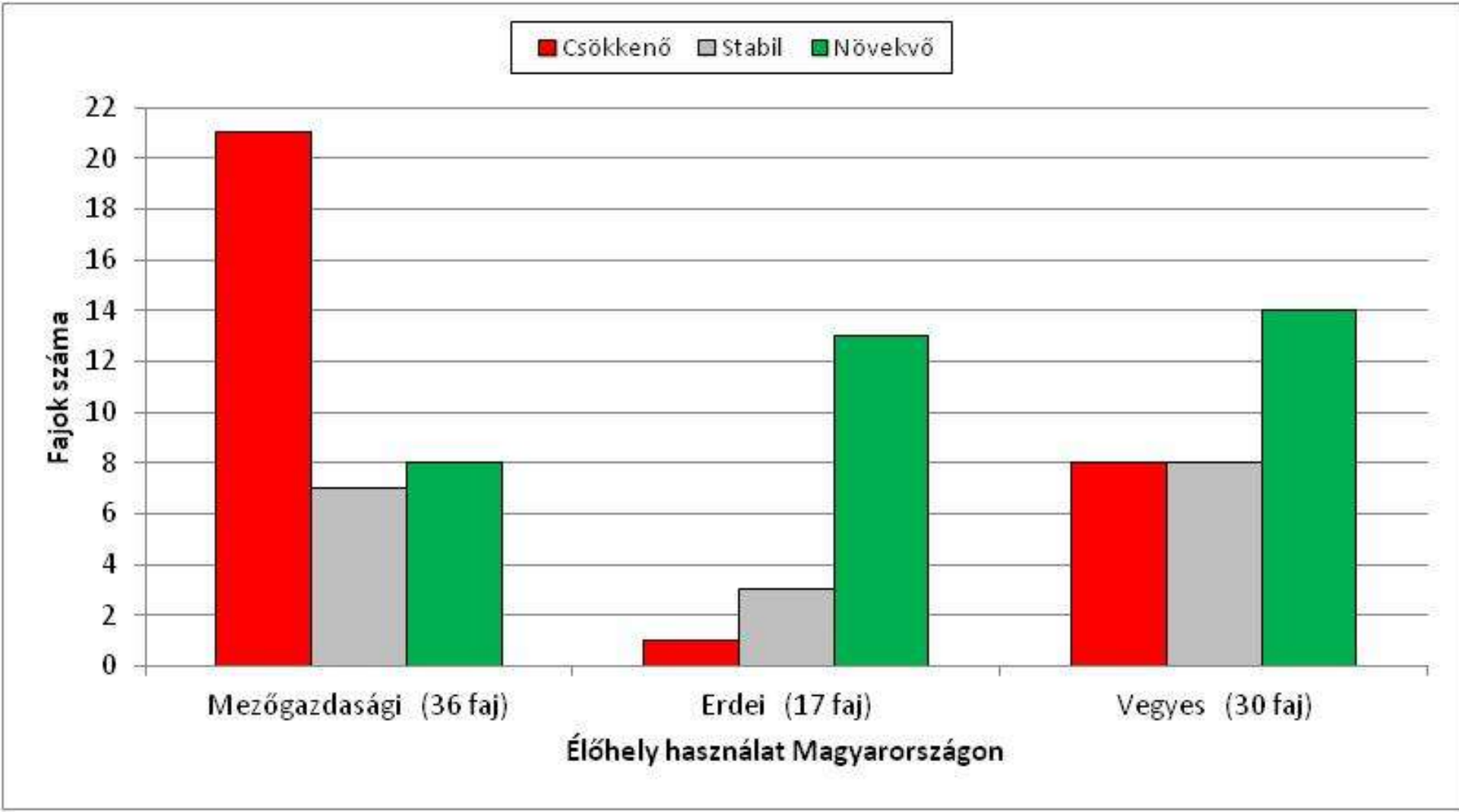
Tőkés réce
Örvös galamb
Balkáni gerle
Nyaktekercs
Zöld küllő
Házi rozsdafarkú
Fekete rigó
Kis poszáta
Barátposzáta
Őszapó
Széncinege
Holló
Zöldike
Citromsármány

Parlagi galamb
Molnárfecske
Erdei pityer
Fülemüle
Nádi tücsökmadár
Fitiszfüzike
Sárgarigó
Nádi sármány

Vadgerle
Kakukk
Berki tücsökmadár
Cserregő nádiposzáta
Kerti poszáta
Szürke légykapó
Házi veréb
Csicsörke

Élőhely használat és fészkelő állomány trend típusok Magyarországon 1999-2019

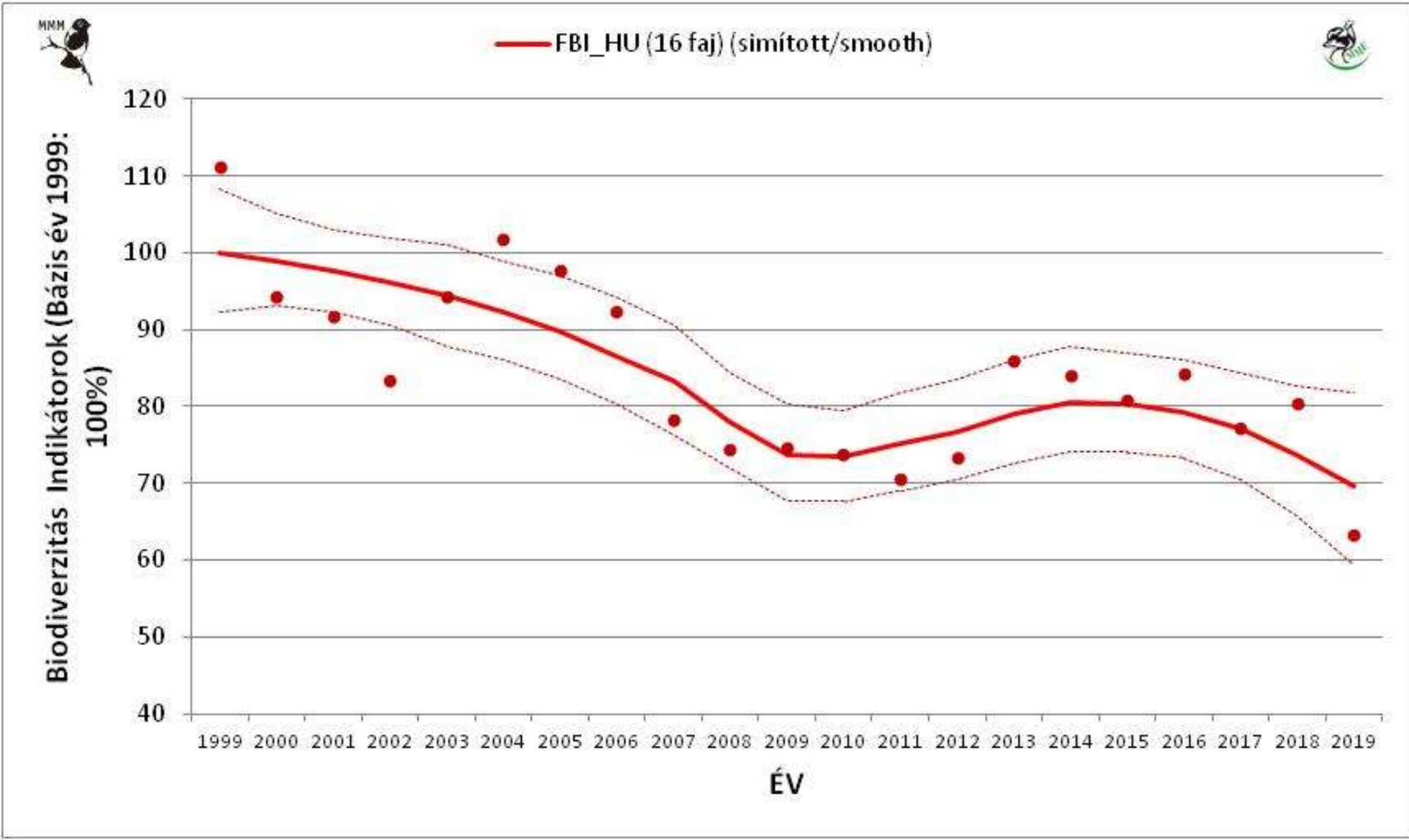
(TRIM trend kategóriák: csökkenő, stabil, növekvő)



Magyar agrárélőhelyen fészkelő fajok állapota, (FBI)

Jelentős csökkenés, átlagosan évi -1,5% (SE=0,3%, P<0,01).
Az eltelt 21 év során az állomány -30,2%-al csökkent (min: -17,7%, max: -42,7%)

2019-ben az eddigi mért legalacsonyabb index, 63%!



Vonulási stratégia és fészkelő állomány trend *(TRIM kategóriák: **növekvő**, **stabil**, **csökkenő**)*

Állandó (21 faj):

Balkáni gerle
Zöld küllő
Fekete harkály
Nagy fakopáncs
Közép fakopáncs
Őszapó
Barátcinege
Csuszka
Szajkó
Szarka
Dolmányos varjú
Holló

Egerészölyv
Parlagi galamb
Rövidkarmú fakusz
Mezei veréb

Fogoly
Fácán
Búbospacsirta
Házi veréb
Sordély

Részlegesen rövidtávon vonuló (32 faj):

Kárókatona
Nagy kócsag
Tőkés réce
Vörös vércse
Örvös galamb
Búbosbanka
Vörösbegy
Házi rozsdafarkú
Fekete rigó
Énekes rigó
Barátposzáta
Csilpcsalpfüzike
Kék cinege
Széncinege
Seregély
Erdei pinty
Zöldike
Tengelic
Meggyvágó
Citromsármány

Barázdabillegető
Ökörszem
Kenderike
Nádi sármány

Bölömbika
Fürj
Bíbic
Piroslábú cankó
Vadgerle
Erdei pacsirta
Mezei pacsirta
Cigánycsuk
Csicsörke

Hosszútávon vonuló (30 faj):

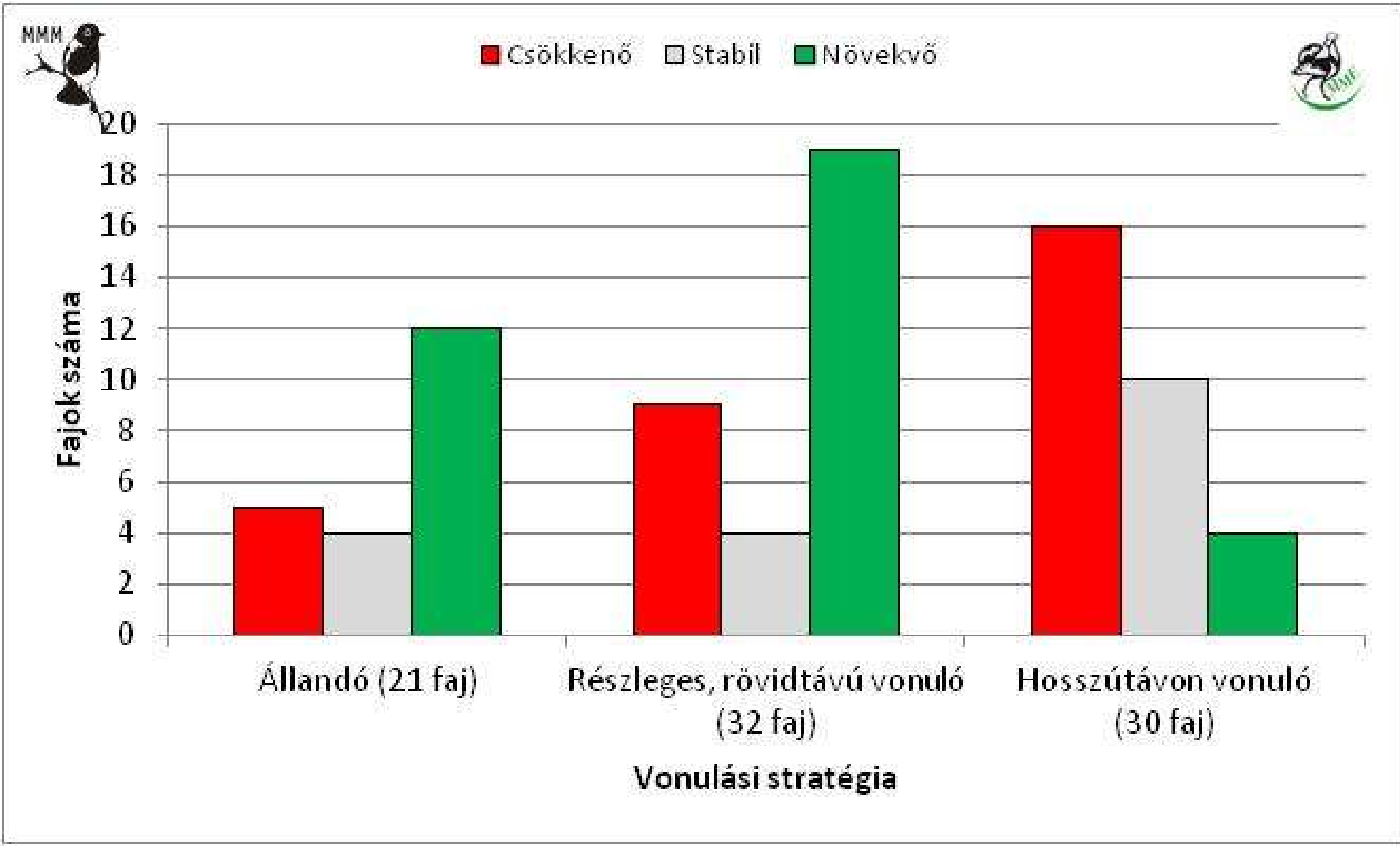
Gyurgyalag
Nyaktekercs
Kis poszáta
Örvös légykapó

Molnárfecske
Erdei pityer
Fülemüle
Nádi tücsökmadár
Karvalyposzáta
Mezei poszáta
Sisegő füzike
Fitiszfüzike
Sárgarigó
Kis őrgébics

Fehér gólya
Barna rétihéja
Kakukk
Füsti fecske
Sárga billegető
Rozsdás csuk
Hantmadár
Réti tücsökmadár
Berki tücsökmadár
Foltos nádiposzáta
Énekes nádiposzáta
Cserregő nádiposzáta
Nádirigó
Kerti poszáta
Szürke légykapó
Tövisszúró gébics

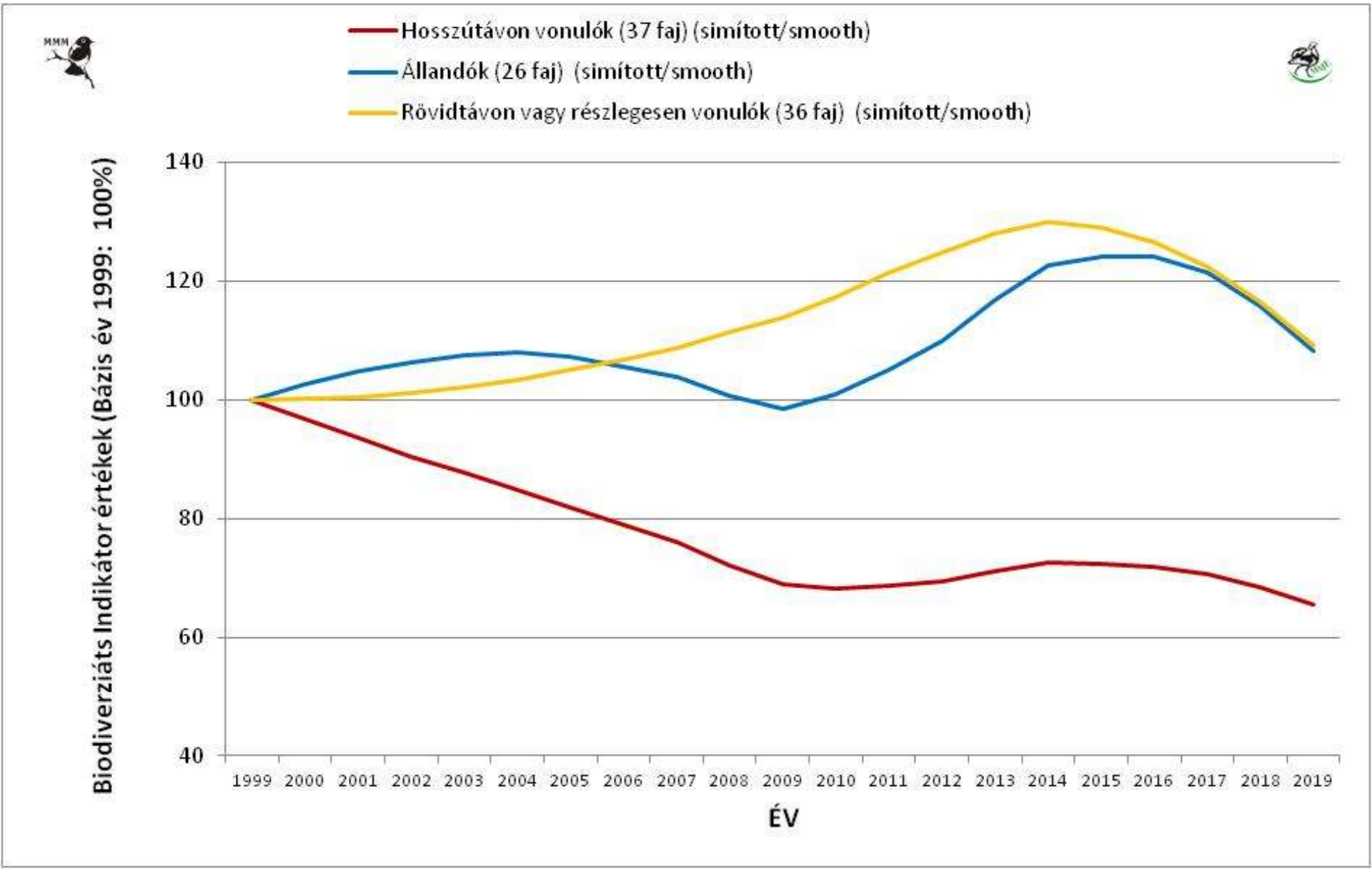
Vonulási stratégia és fészkelő állomány trendek 1999-2019

*(TRIM trend kategóriák: csökkenő, stabil, **növekvő**)*



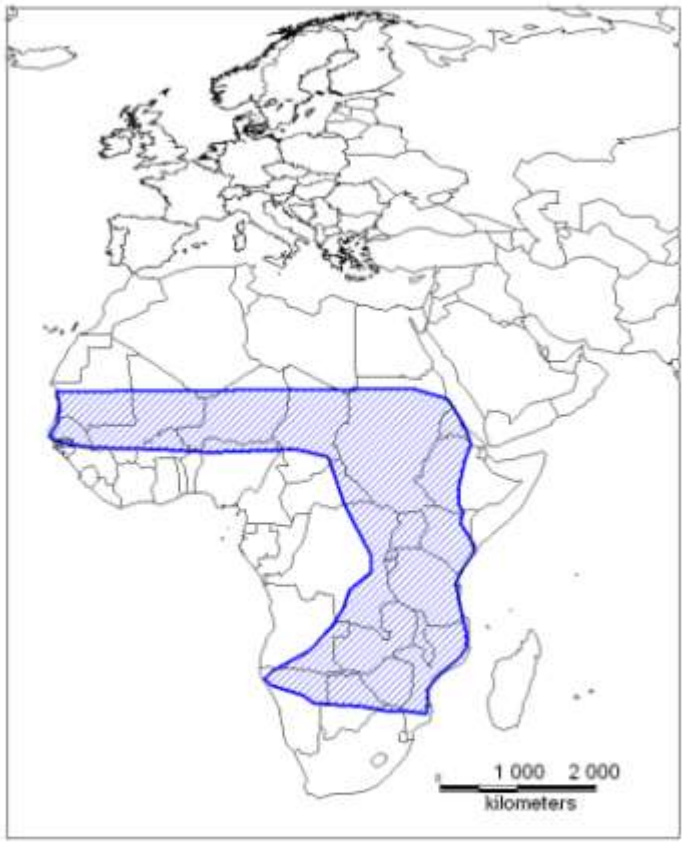
Vonulási stratégia és állomány trend

Csökkenő értékek az elmúlt években! Tartós változások ?????





Hosszútávon vonuló madarak kettő, három, … „világ” élőlényei



Partifecske (13g)

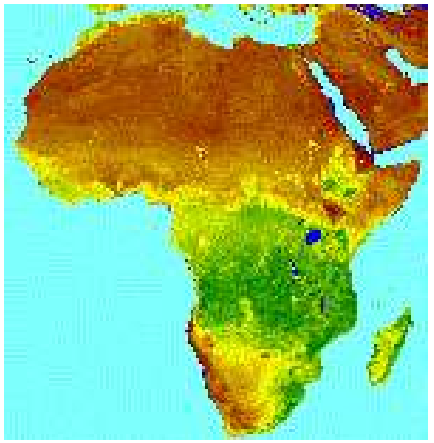
~ 4 hónap fészkelés (Máj.-Aug.)

~1 hónap őszi vonulás (Szept.-Okt.)
4-6 ezer km
~ 6 hónap telelés (Dec.-Feb.)

~ 1 hónap tavaszi vonulás (Ápr.-Máj)
4-6 ezer km

Növekvő természetvédelmi problémák

- Ember általi közvetlen élőhely rombolás, módosítás

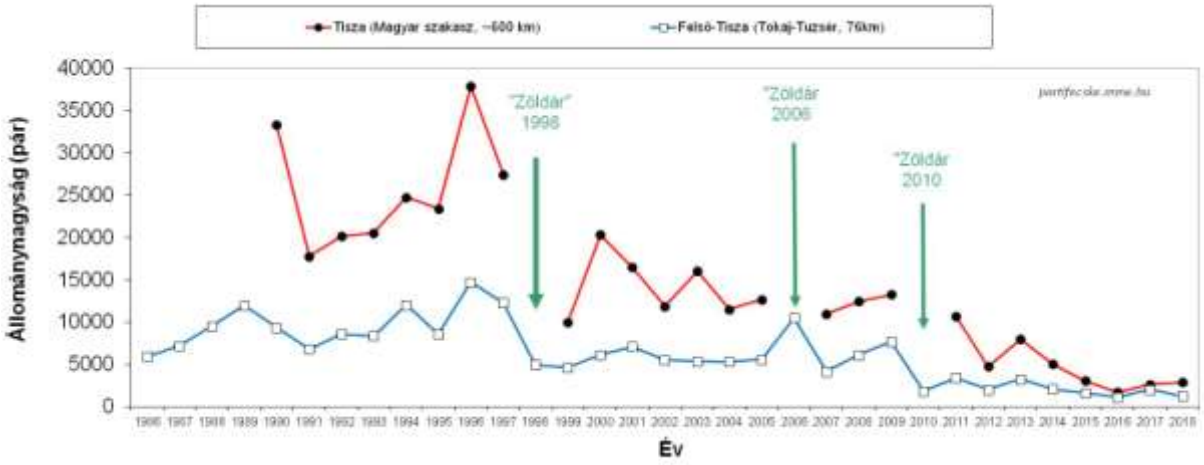


- Klímaváltozás
  - A megszokott időjárási mintázatok átalakulás – rendkívüli helyzetek szaporodása
  - Változó élőhelyek

Milyen szerepe lehet a vonulási/telelési területeknek a jelentős éves változásokban ?

Afrikai szárazságokat követően drasztikus állománycsökkenések:

- Kis poszáta
- Partifecske
- Foltos nádiposzáta
- Vörösgém
- Fehérgólya



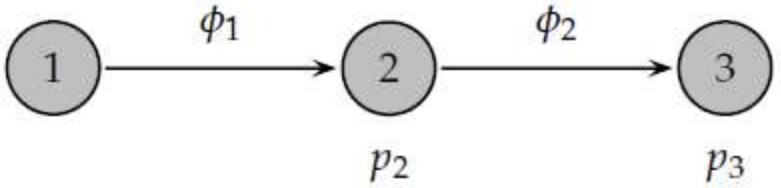
Milyen módon lehet a közvetlen vonulási/telelési hatásokat detektálni ?



Milyen módon lehet a vonulási/telelési hatásokat detektálni ?

Túlélési ráta (fészkelő szezonok közötti) kitüntetett szerepe

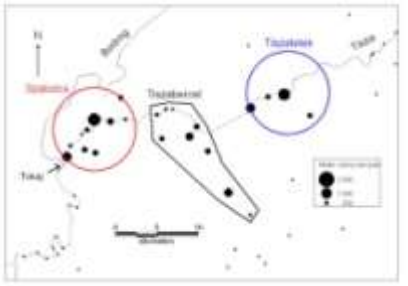
- Vonulási és telelési körülmények közvetlen hatásának mérhetősége



- Fogás-visszafogás adatok alapján becsülhető
  - Φ túlélési ráta, p fogási ráta
  - Nagyszámú, rendszeres gyűrűzés
  - Számítógépes adatnyilvántartás
  - Fogás-visszafogás eljárások, programcsomagok (MARK, U-CARE, M-SURGE) alkalmazása a modellezéshez és becsléshez



Partifecskék gyűrűzése



- Évente 2-10 ezer madár gyűrűzése 1986 óta a Tisza Tokaj-Tuzsér szakasza mentén
- Több, mint 150 ezer meggyűrűzött madár
- Részletes biometriai adatok felvétele
- Több száz önkéntes közreműködése a jelentős fizikai erőfeszítést igénylő munkához







Akció Riparia tábor













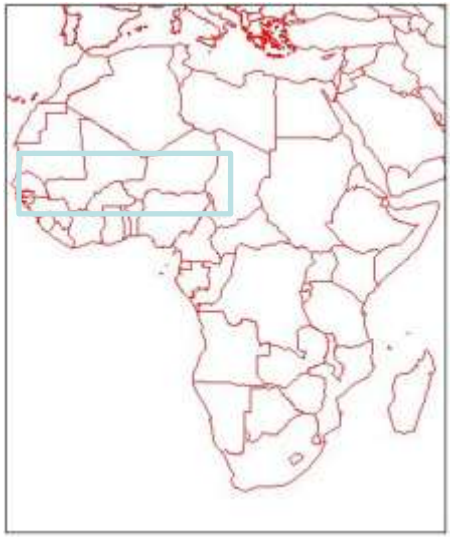


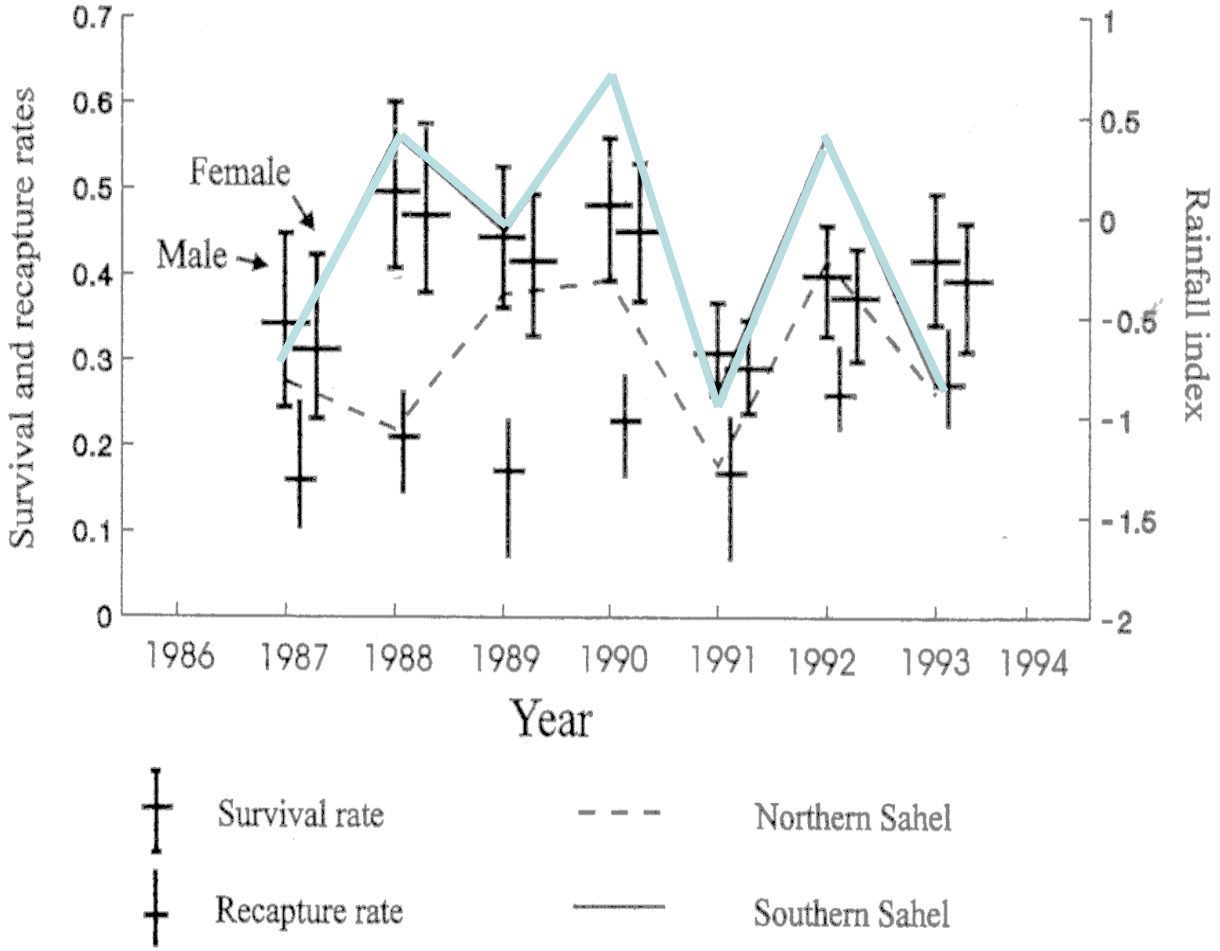




Milyen szerepe lehet az afrikai vonulási/telelési területeknek az állomány változásban?

A partifecskék túlélési rátája jelentősen mértékben függ az afrikai Szahel-övezetben lehulló csapadék mennyiségétől (*Szép 1995, Ibis*), rövidtávon a túlélési ráta modellezhető a Szahelben lehulló csapadékkal..

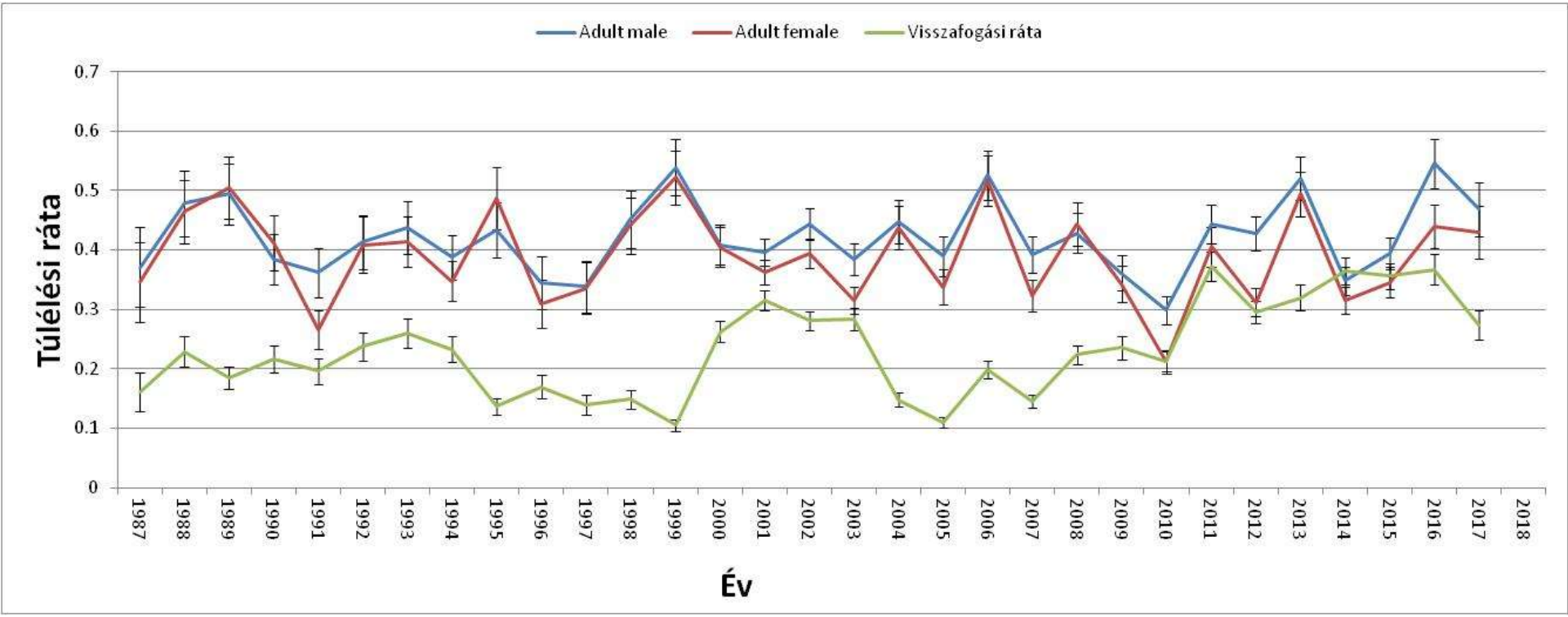




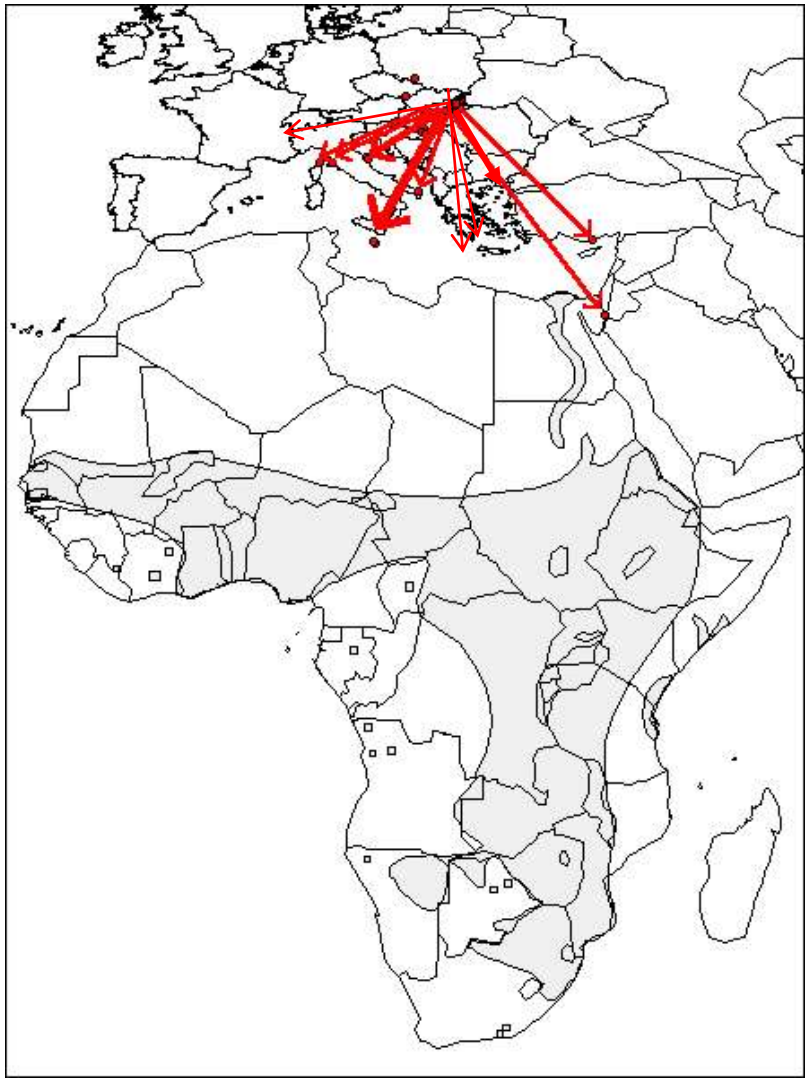
Jelentős természetes pusztulás a vonulás/telelés során

- Átlagosan a fészkelő egyedek ~40%-a éli túl a vonulást/telelést
- Kedvezőtlen vonulás/telelést követően a túlélő egyedek aránya akár 30%-nál is kisebb lehet
- Nincs csökkenő trend a fészkelő egyedek túlélési rátájában





Vonulási és telelési terület ismerete az intenzíven vizsgált tiszai partifecske állomány esetében





- Közel 150 ezer meggyűrűzött partifecske a Tisza mentén 1984 óta
  - Nincs afrikai megkerülés !

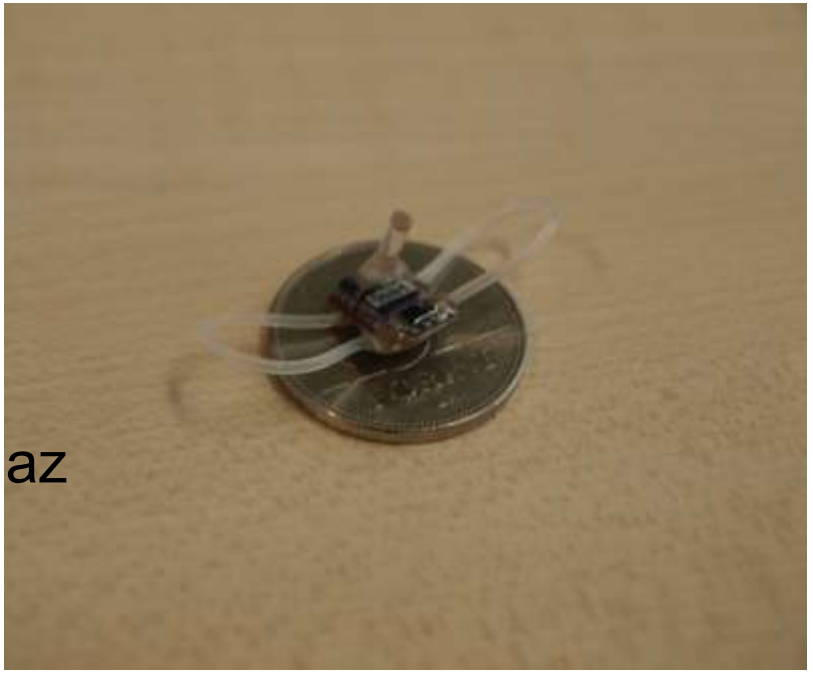
- Geolokátorok alkalmazása (0.6g) (Swiss Ornithological Institutes)
- 2012-ben 50 partifecske egyedet jelöltünk meg

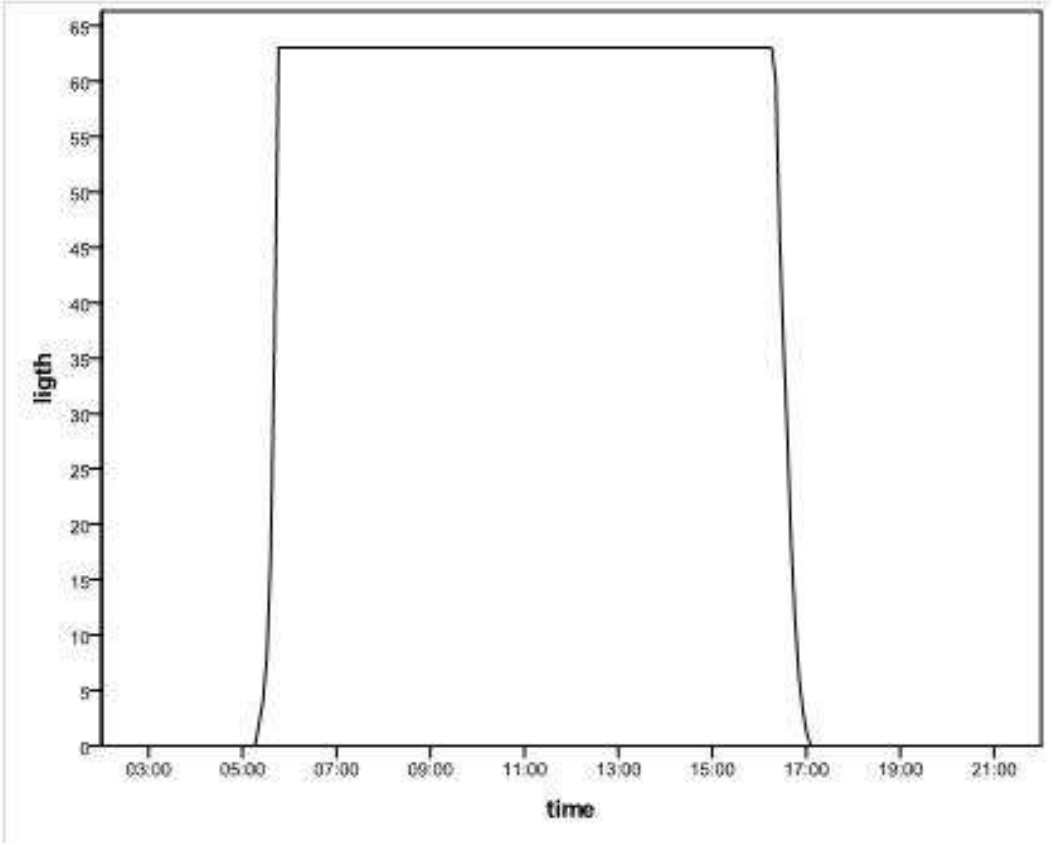


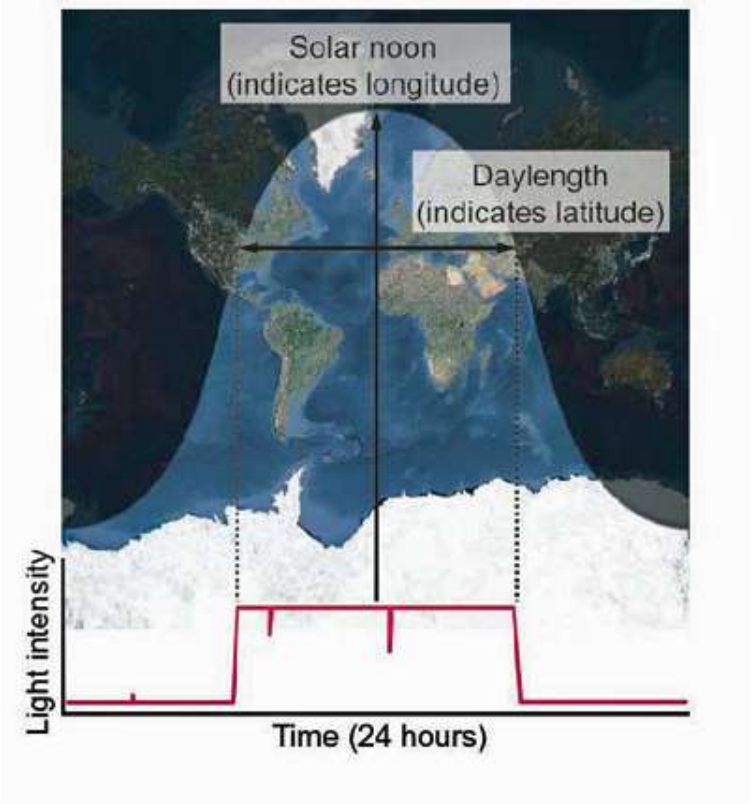
Geolokátor

Fényérzékelő, óra, memória, elem – együtt akár 0,3-0,6 g össztömeg
alkalmas kistestű (<20g) madarak jelölésére

- Fényérzékelő 5 percenként méri a fény mennyiségét
- ~ egy évig folyamatosan tárolja az 5 percenként mért adatokat
- A jelölt madarat visszaérkezése után be kell fogni a geolokátort levenni és az adatokat letölteni







Geolokátor:

Nappal/éjszaka hossza – É/D-i távolság az egyenlítőtől (szélesség)

Napkelte/nyugta ideje – K/Ny-i távolság , Londontól (hosszúság)

- ***A tartózkodási hely koordinátája ± 300 km-es pontossággal, potenciálisan, megállapítható minden nappalra és estére***

Geolokátor

4 geolokátor szolgáltatott egyedülálló adatokat 2013-ban a partifecskékről

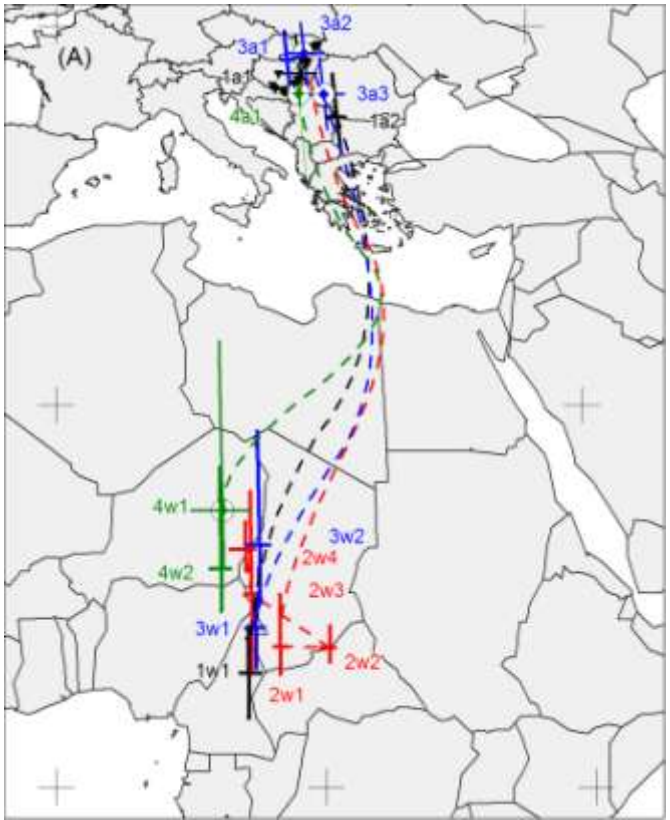
- Információk az őszi és tavaszi vonulás során használt régiókról
- A vonulás sebességéről (400-800 km/nap, tavasszal)
- Új lehetőségek !!!

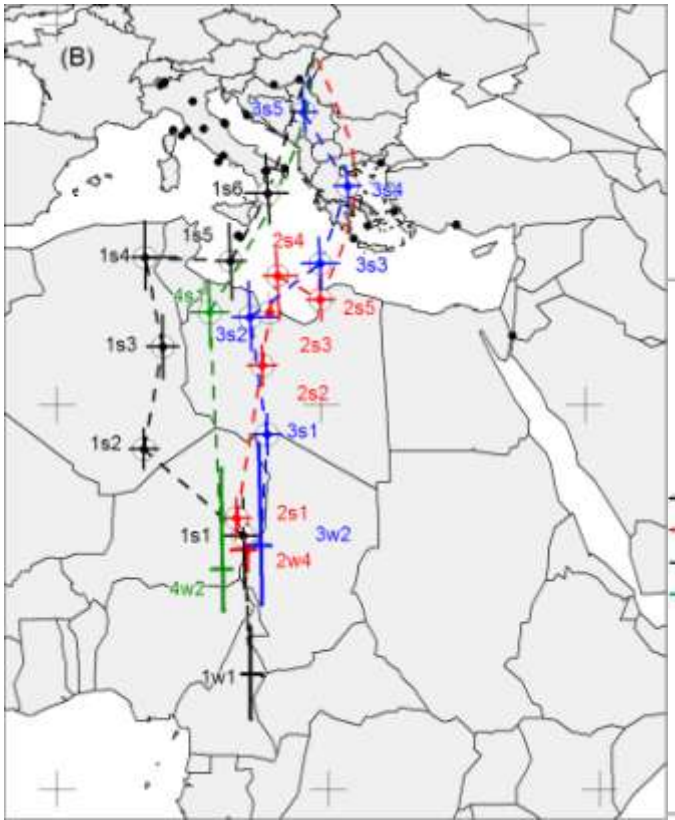
Ősz/Tél vonulás időzítés

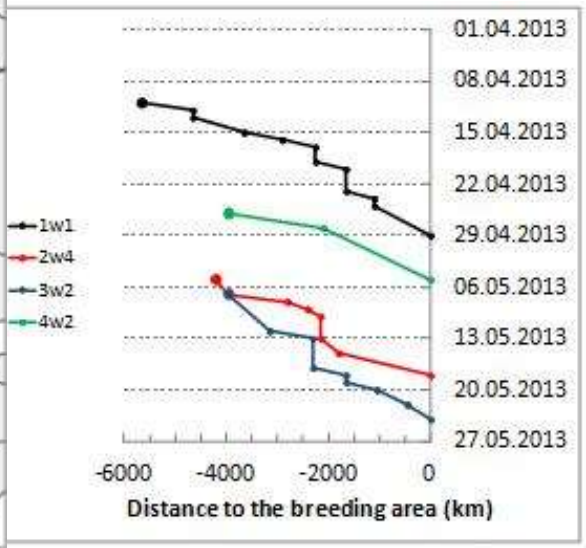
Tavasz

Tavaszi









érkezik:ápr.29 reggel

1100 km, ~3,5 nap

~550 km, ~0,5 nap

~600 km, ~1 nap

indul:ápr.25.este
pihen: ~1,5 nap
érkezik:ápr. 24 reggel

indul: ápr. 19. este
pihen: ~ 2 nap
érkezik: ápr. 17 este

~650 km, ~0,5 nap

indul:ápr. 23.este
pihen: ~ 3.5 nap
érkezik:ápr. 20 este

indul: ápr.17 reggel
pihen: ~1 nap
érkezik: ápr.16 reggel

~750 km, ~0,5 nap

indul:ápr.15 este
pihen: ~0,5 nap
érkezik: ápr.15 reggel

~1000 km, ~1 nap

indul: 2013.04.14 reggel
pihen: ~2 nap
érkezik: 2013.04.12 reggel

~800-1000 km, ~0,5 nap

indul: 2013.ápr.11 este



Partifecske, 7GD,
tojó

Ősz: 4557 km
18 nap

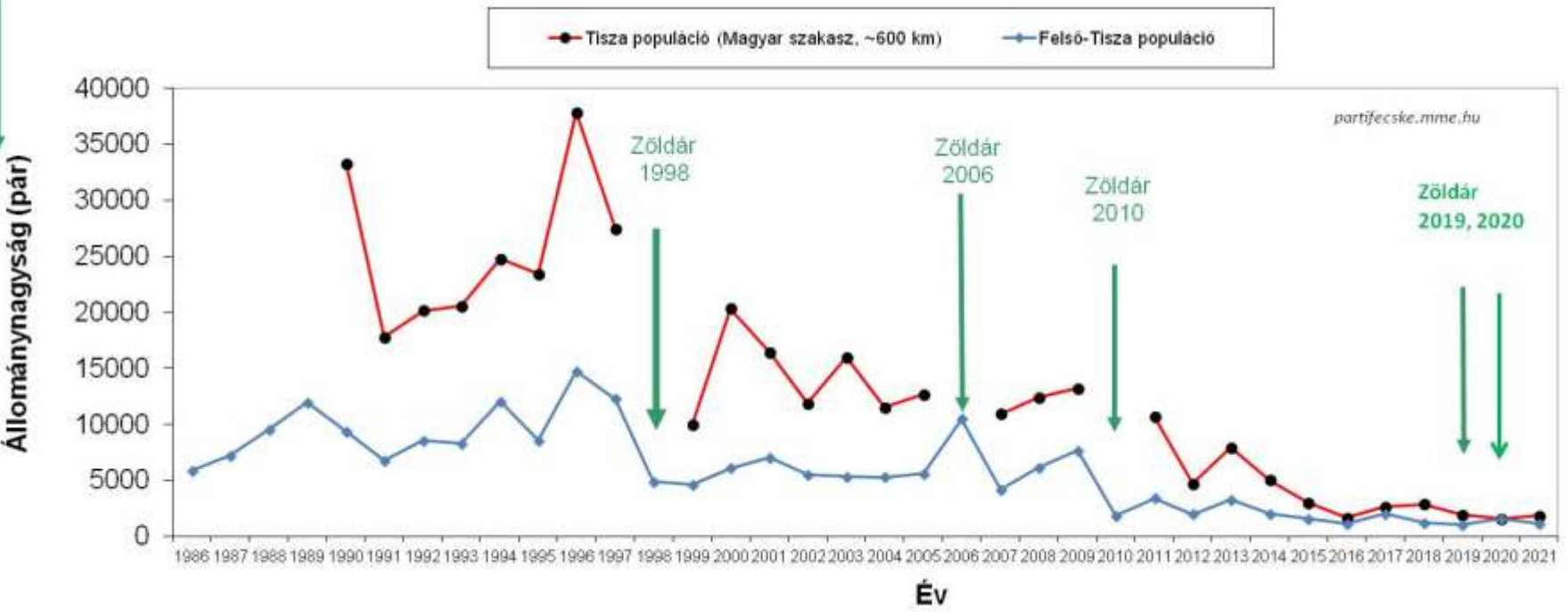
Tavaszi: 5692 km
18 nap

Mozgás: 7,5 nap

Pihen: 10,5 nap

812 km/nap

Populáció nagysága a Tisza magyar szakaszán



A fészkelési sikernek döntő része lehet az állományváltozásban









Fészkelési siker vizsgálata endoszkóppal

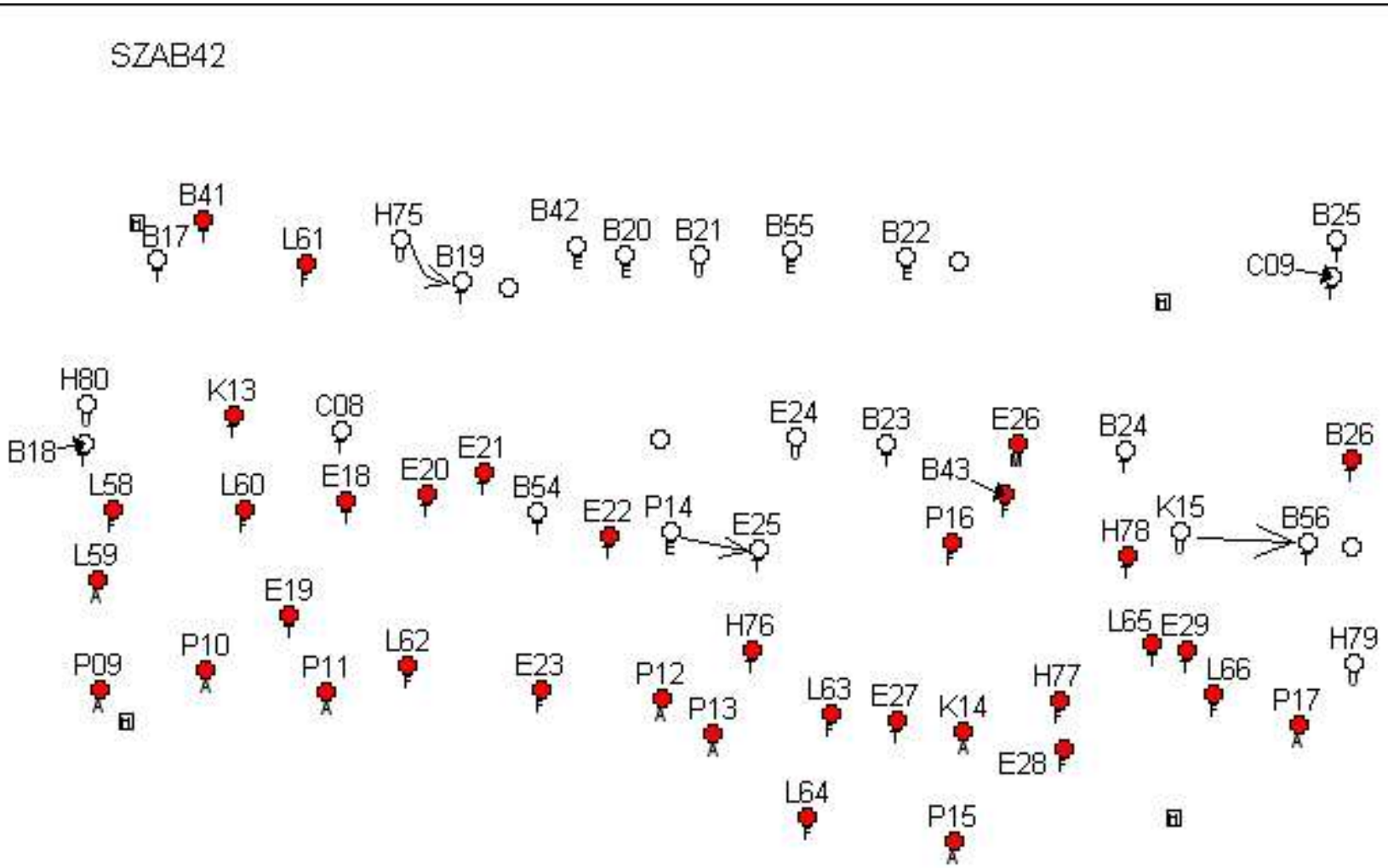










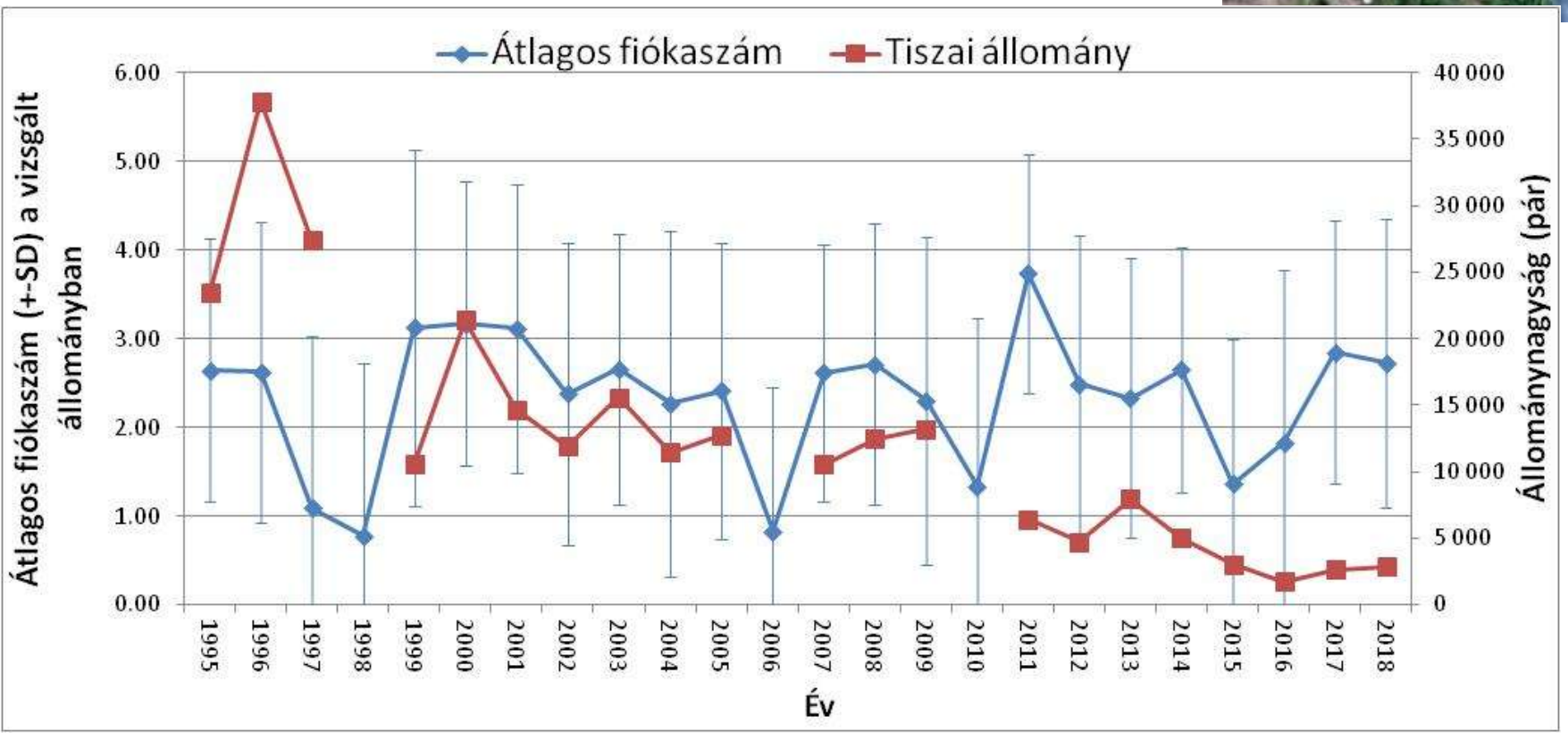

SZAB42
B41
B17
L61
H75
B19
B42
B20
B21
B55
B22
B25
C09
H80
B18
K13
C08
E24
B23
E26
B24
B26
B43
L58
L60
E18
E20
E21
B54
E22
P14
E25
P16
K15
B56
H78
L59
E19
H76
L65
E29
H79
P09
P10
P11
L62
E23
P12
P13
L63
E27
K14
H77
L66
P17
E28
L64
P15

Fészkelési siker vizsgálata

Évente 800-2000 üreg heti ellenőrzése endoszkóppal 1995 óta a Felső-Tisza mentén

- Zöldárak (1998, 2006, 2010) jelentős hatása
- Nincs csökkenő trend
- Jelentős variancia az fiókaszámban

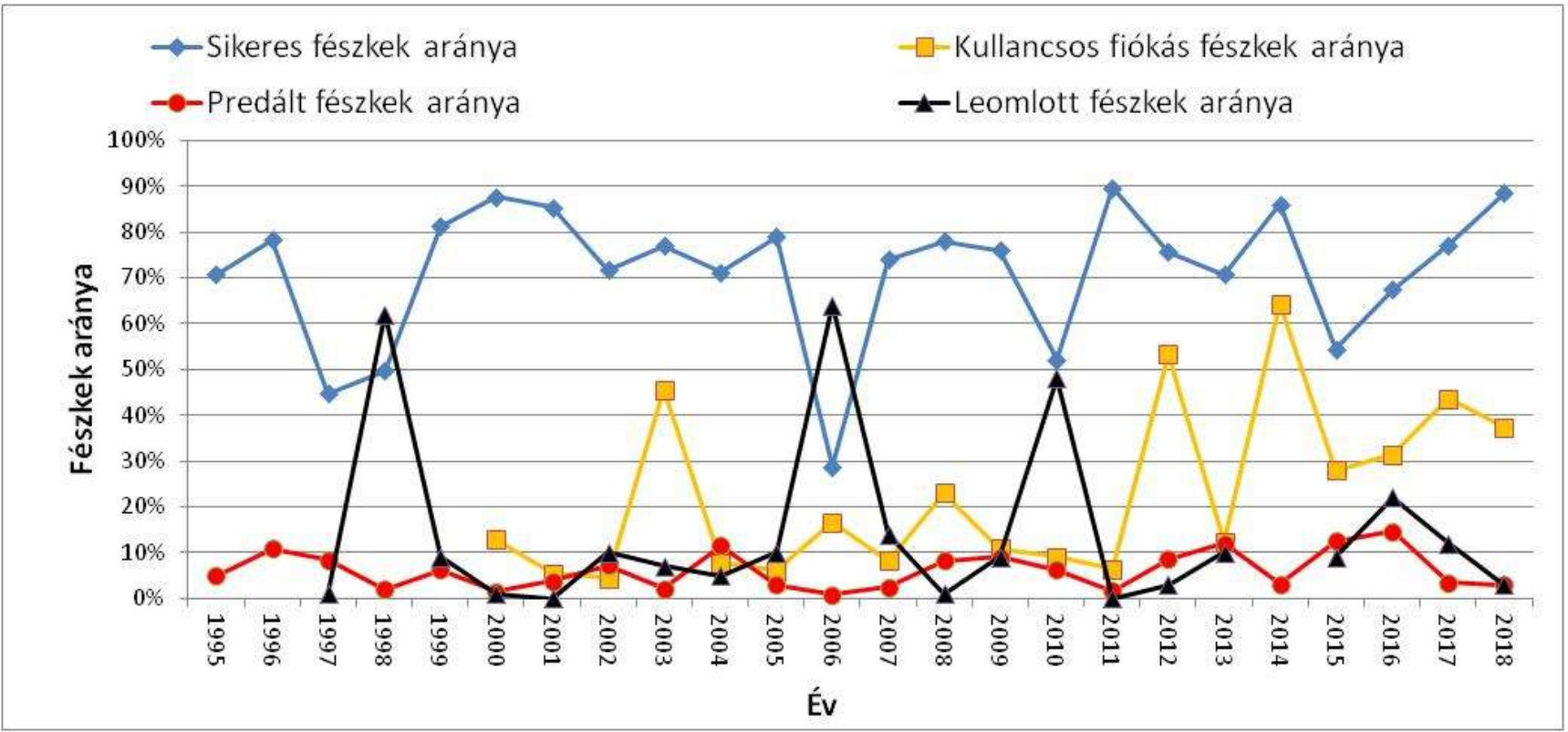




Fészkelési siker vizsgálata

Évente 800-2000 üreg heti ellenőrzése endoszkóppal 1995 óta a Felső-Tisza mentén

- Zöldárak (1998, 2006, 2010) jelentős hatása - fészkek omlása
- Növekvő kullancs fertőzés
- Kismértékben növekvő predált fészek



Paraziták

- Ixodes lividus kullancsfaj – csak a partifecske fészkekben található, gazdaspecifikus vérszívó ektoparazita



- Betegségeket, költséges immun és viselkedési válaszokat válthatnak ki

(Szép és Møller 1999)

- Közvetlenül befolyásolhatják az egyedek fejlődését, szaporodási sikerét, túlélését

(Szép és Møller 2000)

Partifecske válaszok a kullancs okozta kedvezőtlen hatásokra:



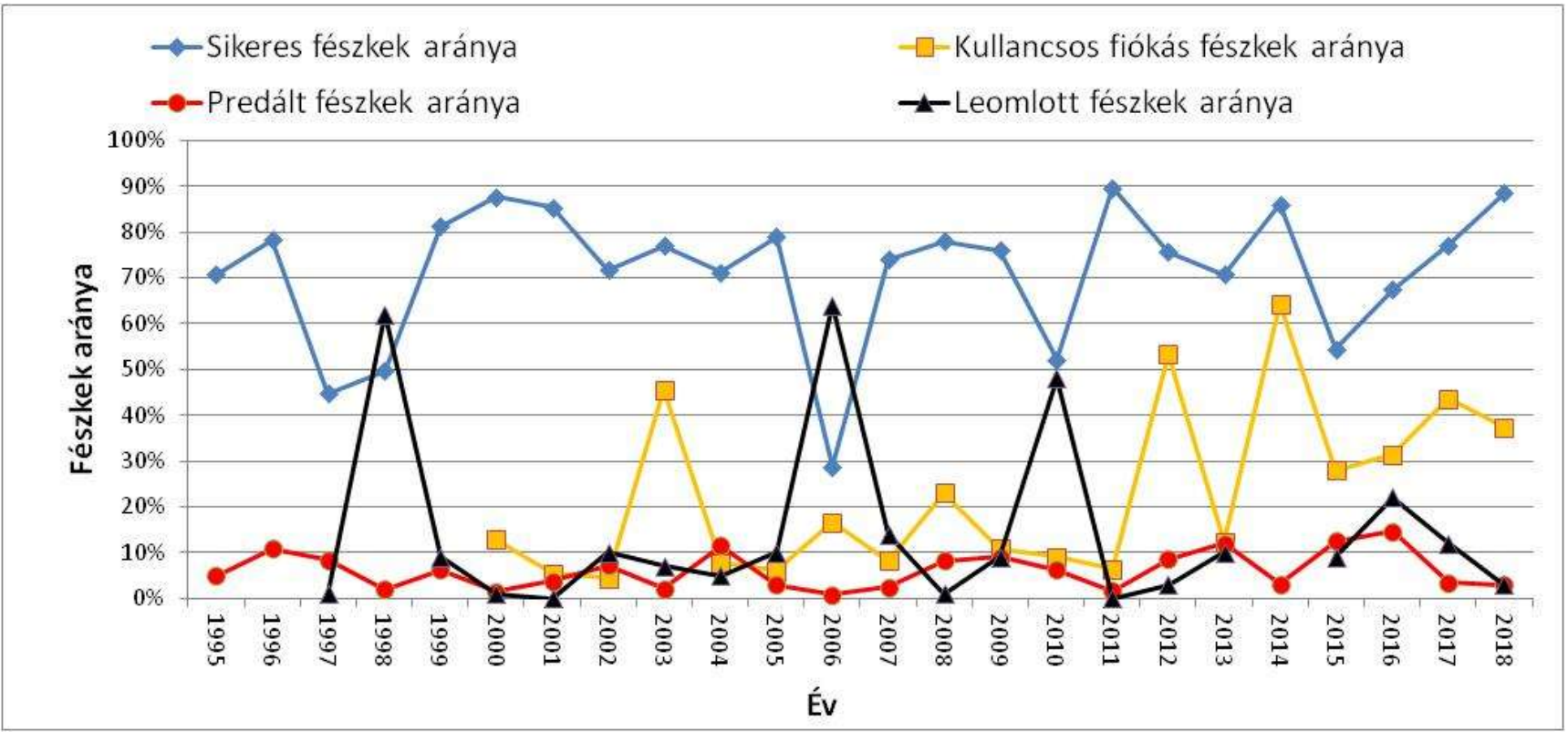
- Kitüntetett szerep a fertőzött partfalak elkerülésének – új üregek ásása friss partfalakon

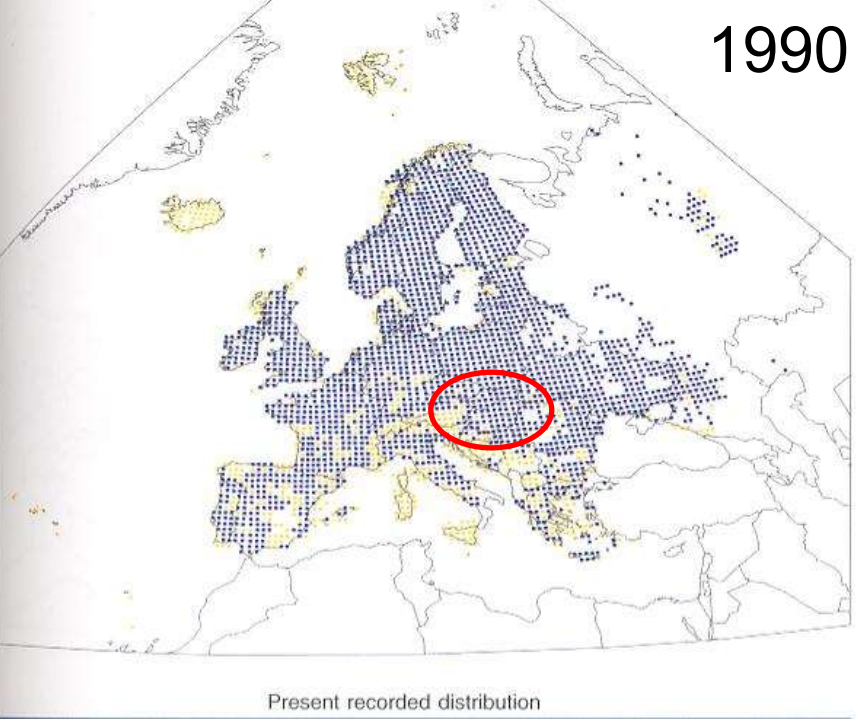


- **Növekvő kullancs fertőzés különösen az utóbbi évtizedben**

- Enyhébb telek kedvezőbbek a kullancs lárvák áttelelésében

- A folyó áradásai kisebb intenzitásúak az utóbbi évtizedben – a korábbinál több régi partfal és fertőzött üreg marad meg

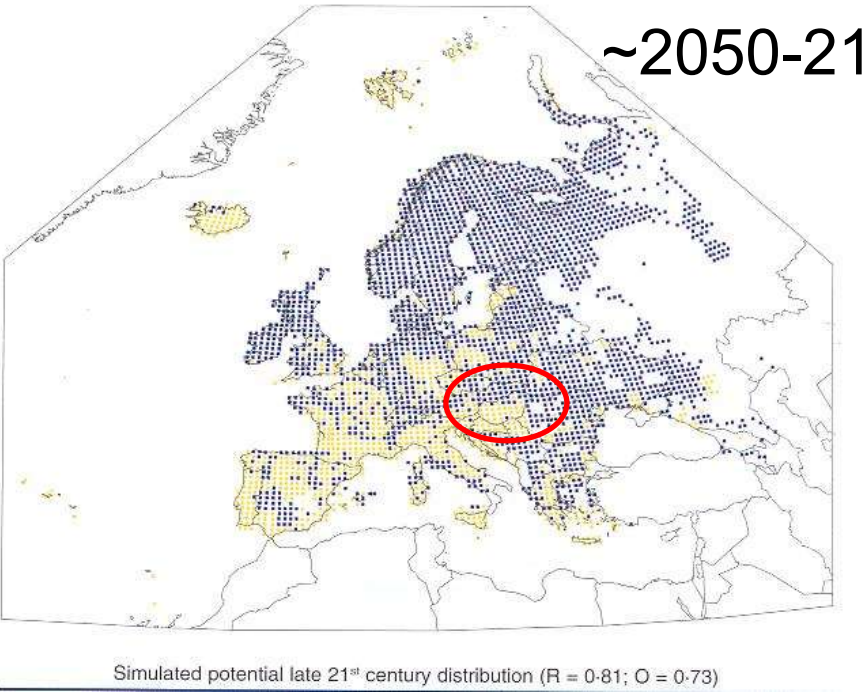


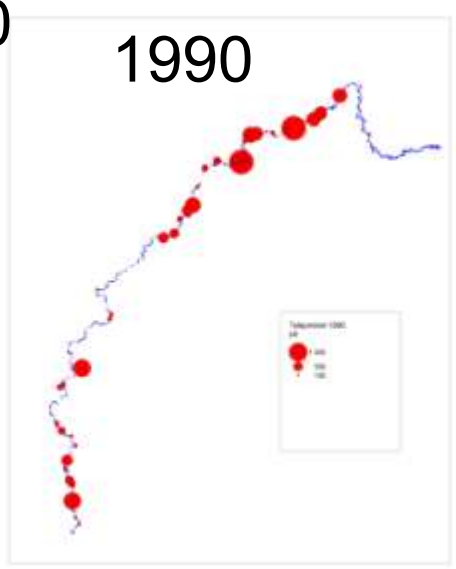


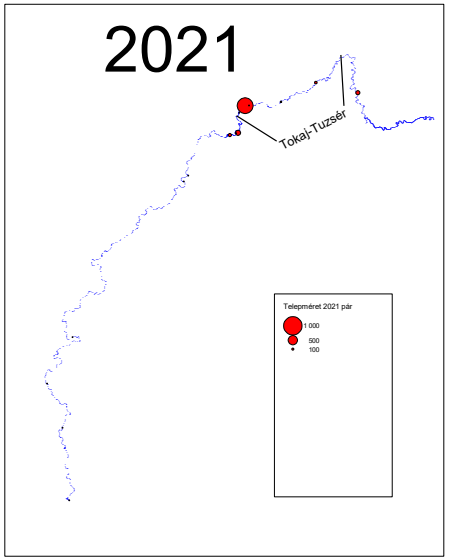
Jelentős változást jósolnak a partifecske eloszlásában Európában
A klíma modellek predikciói alapján 2100-ra hazánk déli területein el fog tűnni

Partifecske eloszlása Európában
-felső ábra: XX század vége
-alsó ábra: XXI század vége a klíma modellek alapján

Huntley et al. 2007. A Climatic Atlas of European Breeding Birds.







Elsődleges populációs paraméterek

Immigráció

+

natalitás + N - mortalitás

-

Emigráció

- **natalitás**
  - potenciális fekunditás embernél (9-11 hónap)
  - realizált - " – embernél (8 évente egy)
  - natalitási ráta – utód/időegység
- **mortalitás**
  - potenciális élettartam
  - realizált - " -
  - nők (Róma 21 év, 1780 UK 39 év, 1976 USA 77
- **immigráció-emigráció**

Másodlagos populáció paraméterek

- Ivararány

- Korarány

- Elterjedési mintázat
  pl. random, egyenletes,
  csoportos,…stb.

Populáció genetikai összetétele

Populáció demográfia

– a populáció korcsoport összetételével és populációgyarapodási összefüggéseivel foglalkozik

Élettábla

l_a: Túlélők aránya a. korban, $l_a=n_a/n_1$

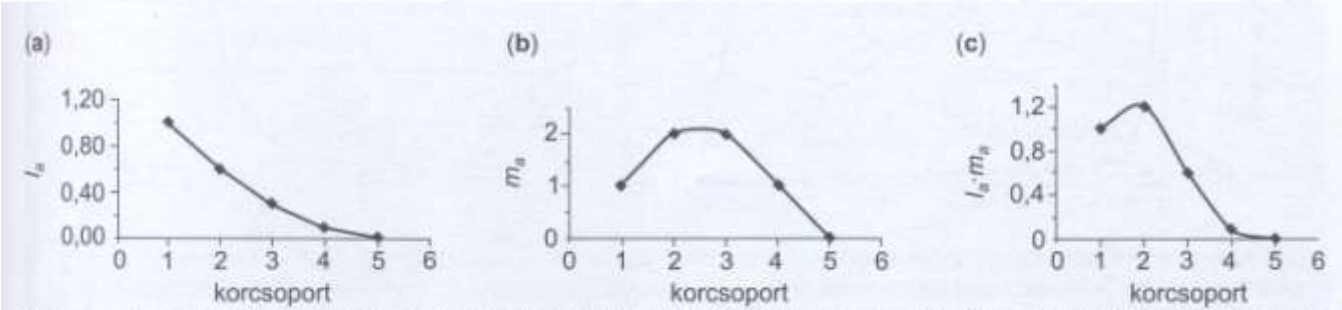
q_a: mortalitási arány a. korban

m_a: Fejenkénti nettó utódszám a. korban

l_a*m_a: Korcsoportonkénti utódszám (F_a)

1. táblázat Élettábla

Korcsoport a	Korcsoport egyedszáma n_a	Túlélők aránya az 1. korcsoportól a-ig l_a **(fennmaradási arány)**	Halálozások száma a és $a+1$ közt d_a	Fejenkénti halál. arány a és $a+1$ közt q_a **(mortalitási arány)**	Túlélők aránya a kortól $a+1$-ig p_a **túlélési arány**	Fejenkénti nettó utódszám m_a **(effektív termékenység)**	Korcsoportonkénti utódszám F_a **(fekunditás)**
1	100	1,00	40	0,4	0,6	1	100
2	60	0,60	30	0,5	0,5	2	120
3	30	0,30	21	0,7	0,3	2	60
4	9	0,09	9	1	0	1	9
5	0	0	–	–	–	–	–



16. ábra Az élettáblához tartozó görbék az 1. táblázat alapján. (**a**) Fennmaradási görbe, (**b**) termékenységi görbe, (**c**) netto szaporodási teljesítmény görbe.

Élettábla típusok

Dinamikus/kohorsz élettábla:

Közel egy időben született/kikelt, kellően nagyszámú csoport (kohorsz) valamennyi nőstény egyede sorsának követése alapján nyert adatokon alapszik

Statikus élettábla:

Egy adott időintervallumban vesszük fel minden korosztály esetében a halálozási és születési eseményeket és ezek alapján hozzuk létre az élettáblát

1. táblázat Élettábla

Korcsoport a	Korcsoport egyedszáma n_a	Túlélők aránya az 1. korcsoportól a-ig l_a **(fennmaradási arány)**	Halálozások száma a és a+1 közt d_a	Fejenkénti halál. arány a és a+1 közt q_a **(mortalitási arány)**	Túlélők aránya a kortól a+1-ig p_a **túlélési arány**	Fejenkénti nettó utódszám m_a **(effektív termékenység)**	Korcsoportonkénti utódszám F_a **(fekunditás)**
1	100	1,00	40	0,4	0,6	1	100
2	60	0,60	30	0,5	0,5	2	120
3	30	0,30	21	0,7	0,3	2	60
4	9	0,09	9	1	0	1	9
5	0	0	–	–	–	–	–

Élettábla a Kanadában élő nők adatai alapján (1980-as adatok)

x: stádium

n_x: x stádiumban lévő nők száma

d_x: elpusztult nők száma az x és x+1 időpont között

q_x: mortalitás az x és x+1 stádium között

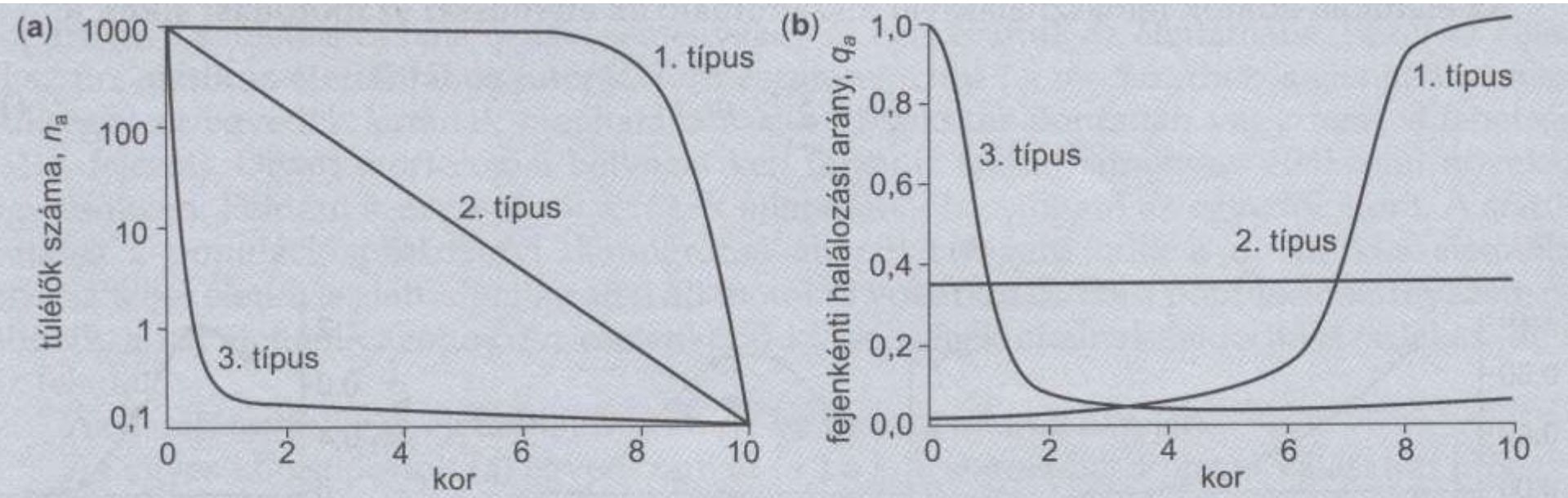
TABLE 11.2
Static Life-Table Data for the Human Female Population of Canada, 1980

Age Group (yr)	No. in Each Age Group	Deaths in Each Age Group	Mortality Rate per 1000 Persons (1000 q_x)
0–1	173,400	1651	9.52
1–4	685,900	340	0.50
5–9	876,600	218	0.25
10–14	980,300	234	0.24
15–19	1,164,100	568	0.49
20–24	1,136,100	619	0.54
25–29	1,029,300	578	0.56
30–34	933,000	662	0.71
35–39	739,200	818	1.11
40–44	627,000	1039	1.66
45–49	622,400	1664	2.67
50–54	615,100	2574	4.18
55–59	596,000	3878	6.51
60–64	481,200	4853	10.09
65–69	423,400	6803	16.07
70–74	325,600	8421	25.86
75–79	235,100	10,029	42.66
80–84	149,300	10,824	72.50
85 and above	119,200	18,085	151.70

Note. These data were obtained by tallying the number of females in each age group by their 1980 birthdays and by tallying the number of deaths in 1980 for the same age groups.
Source: *Statistics Canada* (1982).

Túlélési görbe

1. típus jelentős mortalitás csak idős korban (pl. ember)
2. típus a mortalitás állandó a különböző korosztályokban (pl. madarak)
3. típus a mortalitás fiatalkorban a legnagyobb (pl. rovarok)



18. ábra A halandóság jellemzése. (**a**) Fennmaradási görbék főbb típusai, (**b**) az egyes fennmaradási görbékhez tartozó fejenkénti halálozási valószínűségek. A 0. korcsoportba a frissen keletkezett utódok tartoznak (KREBS 2001).

Fekunditási program

l_x: az x. stádiumot megélt egyedek aránya a születettekhez képest

a_x/a_0

m_x: x korban létrehozott nőstények utódok száma (a táblázatban b_x-el jelölve)

Élethosszi szaporodási siker

Ha R_0=1, a populáció nagysága nem változik

$$R_0 = \sum_{x=1}^{\max.kor} (l_x * m_x)$$

TABLE 11.3
Survivorship Table (l_x) and Fertility Table (b_x) for Women in the United States, 1978

Age Group	Midpoint or Pivotal Age x	Proportion Surviving to Pivotal Age l_x	No. Female Offspring per Female Aged x Per 5-Year Time Unit (b_x)	Product of l_x and b_x (V_x)
0–9	5.0	0.9854	0.0	0.0
10–14	12.5	0.9836	0.0030	0.0029
15–19	17.5	0.9816	0.1310	0.1286
20–24	22.5	0.9785	0.2808	0.2748
25–29	27.5	0.9751	0.2800	0.2730
30–34	32.5	0.9713	0.1478	0.1436
35–39	37.5	0.9663	0.0473	0.0457
40–44	42.5	0.9583	0.0098	0.0094
45–49	47.5	0.9453	0.0005	0.0005
50 and above	—	—	0.0	0.0
			$R_0 = \sum_{0}^{\infty} l_x b_x =$	0.8785

Source: *Statistical Abstract of the United States, 1982* (1982–1983).

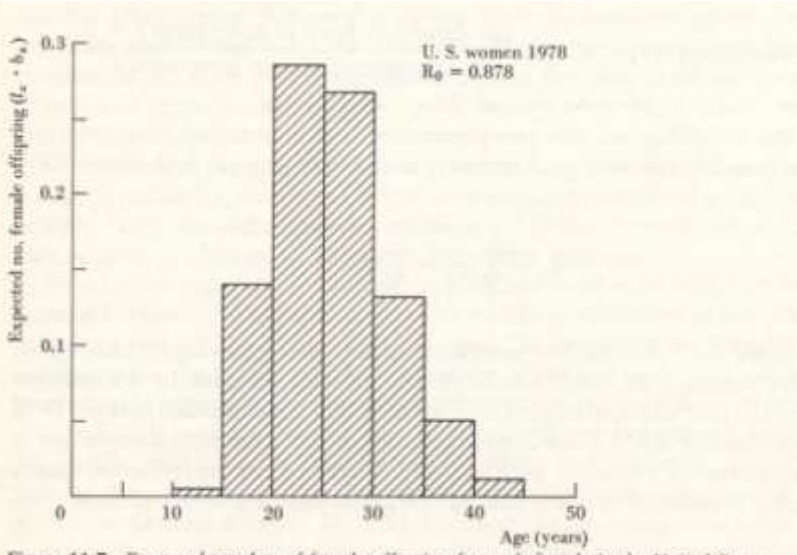


Figure 11.7 Expected number of female offspring for each female in the United States, 1978. Data from Table 11.3. The area under the curve is the net reproductive rate (R_0).

Nők korcsoportonkénti utódszáma egy XX.sz eleji ausztrál vizsgálat alapján - nettó szaporodási teljesítmény, korcsoportonkénti utódszám (F_a)

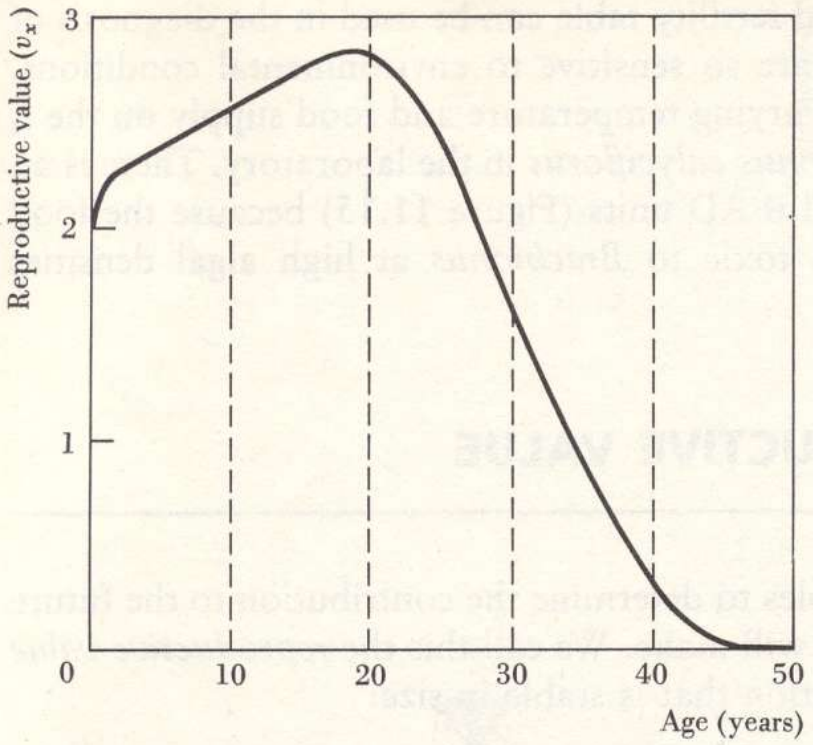
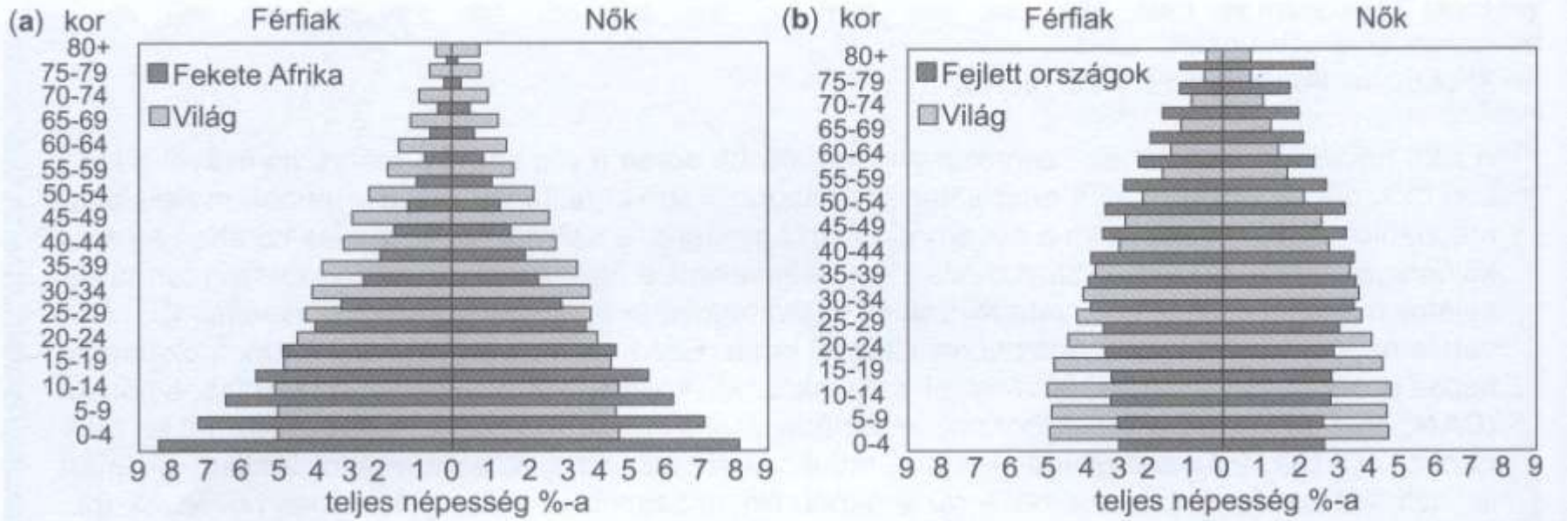
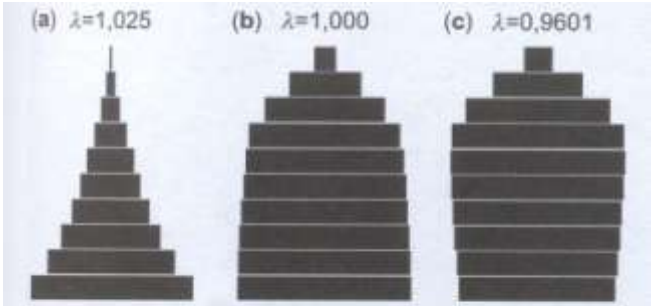


Figure 11.16 Reproductive value of Australian women, 1911. This was the first calculation of reproductive value in a population, done by Sir Ronald Fisher in 1929. (After Fisher 1958.)

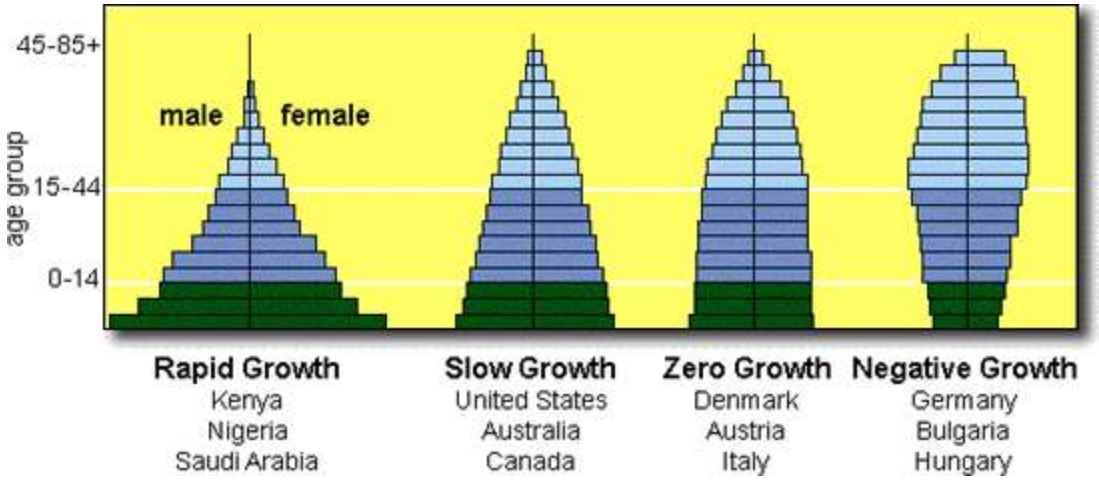
Koreloszlás



15. ábra A korfák jobb oldalán a nők, bal oldalán a férfiak korcsoportonkénti aránya látható. (**a**) Gyors növekedésű országok ($r = 2\%$), (**b**) lassú növekedésű országok ($r = 0{,}3\%$) a globális megoszláshoz hasonlítva (Global Population Profile 2002).



20. ábra A korfa jellegzetes alakjai: (**a**) növekvő populáció, karácsonyfa alak, (**b**) stagnáló populáció, (**c**) csökkenő populáció, urna alak.



Korcsoport dinamikai modellezése

- Leslie modell
  - Minden korosztályra (a) megadható a túlélési esély (p_a) és a termékenység (m_a)
  - A korosztályok (n_a), így a teljes populáció egyedszáma megbecsülhető a következő időszakra (t)

Pl.

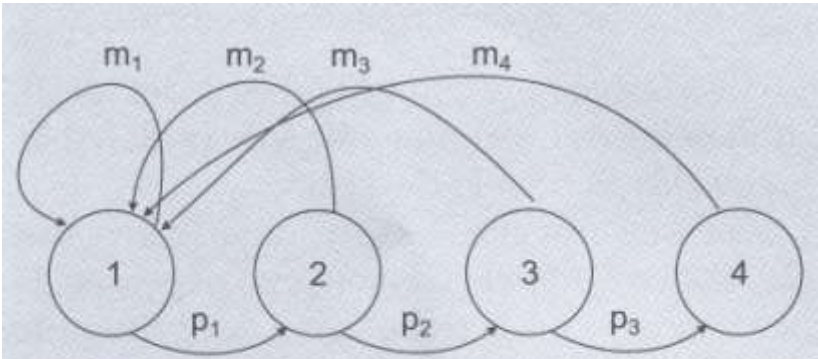
$n_1(t+1)=n_1(t)*m_1+n_2(t)*m_2+\ldots$

$n_2(t+1)=n_1(t)*p_1$

$n_3(t+1)=n_2(t)*p_2$

.

.

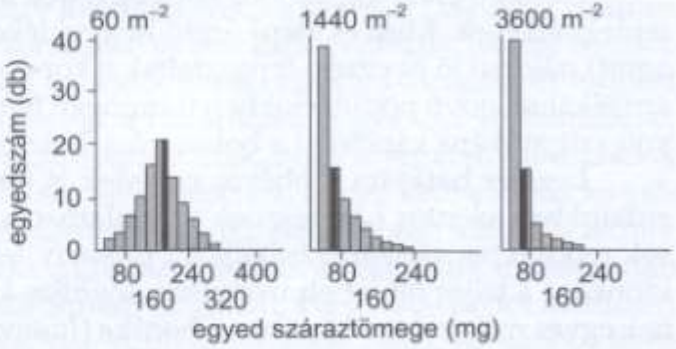


22. ábra Sematikus Caswell-gráf. A körökbe irt számok szemléltetik a korcsoportokat vagy egyéb fejlődési- vagy méretstádiumokat. p_a: korcsoportfüggő túlélési valószínűség, m_a: korspecifikus effektív termékenység. (*a*: 1, 2, 3)

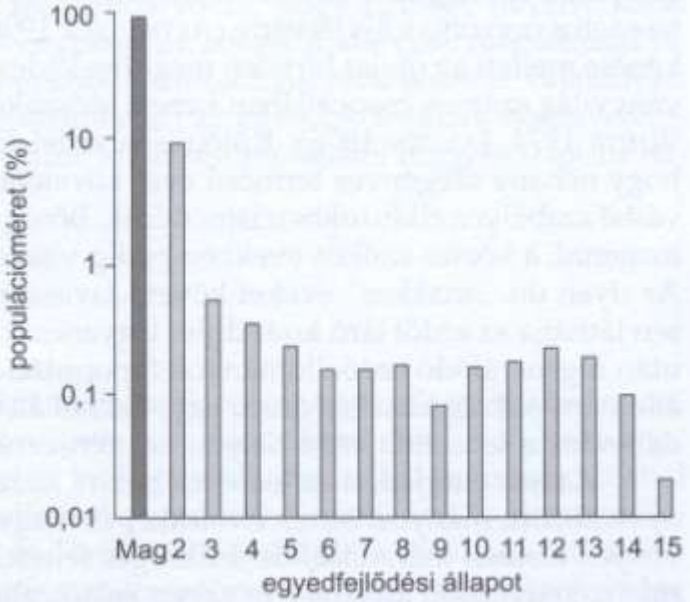
Növénydemográfia sajátosságai

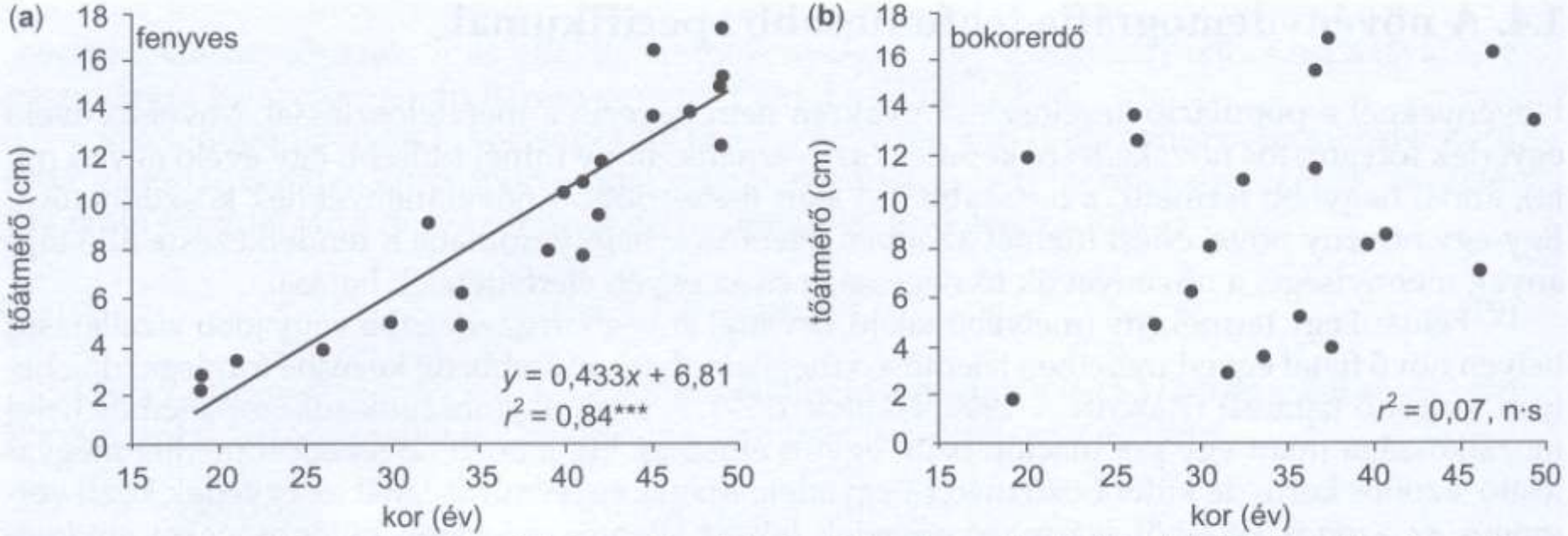
- Koreloszlás nem egyezik meg a méreteloszlással minden esetben

23. ábra A házi len (*Linum usitatissimum*) három különböző egyedsűrűségben vetett populációjának méreteloszlása hat héttel a kelést követően. A vékony fekete oszlop az átlagos egyedméretet jelöli (BEGON és mtsai 1986).



24. ábra Egy trópusi esőerdei fafaj, *Pentachlethra macroloba* (Fabaceae) állományának egyedfejlődési állapot (*stádium*) szerinti szerkezete a panamai Barro Colorado-szigeten.
2–7: magoncok kategóriánként 50 cm-rel növekvő hajtásmagassággal;
8–15: kifejlett fák mellmagassági törzsátmérő szerinti kategóriákban;
8: 2–5 cm;
9: 5–10 cm;
10: 10–20 cm;
11–14: 20 cm-ként,
15: > 100 cm. Az *y* tengely logaritmikus skálázása miatt egy egységnyi különbség az ábrán egy nagyságrendnyi különbséget jelent. (GUREVITCH és mtsai 2002).



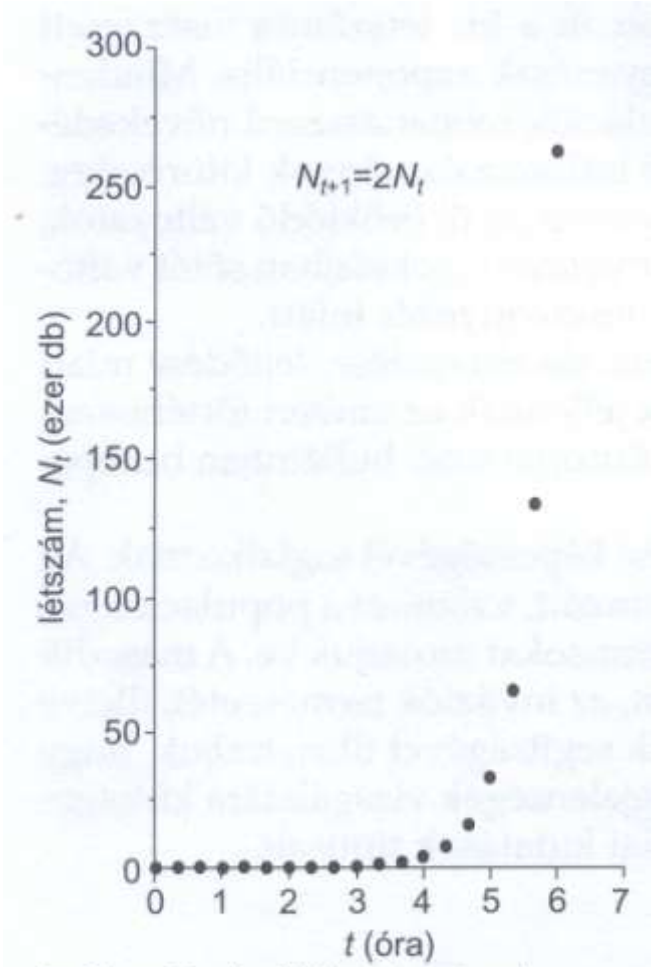


25. ábra Az egyedméret (alapi tőátmérő) és az évgyűrűszámlálással megállapított kor közötti összefüggés a virágos kőris (*Fraxinus ornus*) két, eltérő fényklímájú élőhelyen élő populációjánál a Budai-hegységben. Az ábrák jobb alsó sarkában a pontokra illesztett egyenes egyenlete, ill. a korrelációs koefficiens (**a**) feketefenyves, (**b**) bokorerdő (CSONTOS és mtsai 2001).

- A növények maghozama nem a kortól, hanem főként a növény méretétől függ
  - Helyi körülmények (víz, fény, tápanyag, a többi élőlénnyel való kapcsolat) jelentősen módosíthatja az azonos korú egyedek közötti különbséget a maghozam esetében

Populációnövekedési modellek

Populációk növekedőképessége



1. ábra Egy baktériumtenyészet exponenciális növekedése. Az egyetlen sejttel indított tenyészet létszáma 20 percenként duplázódik, így 6 óra múlva 262 144 baktérium alkotja.

Exponenciális növekedés

- Escheria coli baktérium állományának növekedése
  - Ha nincs pusztulás akkor a 20 percenként osztódó faj egy tenyészete egy nap alatt egy sejtréteg vastagságban beborítaná ez egész Földet!

Az exponenciális növekedés ütemét az időegységre eső születések és halálozások száma szabja meg

Növényeknél a biomassza növekedésével is mérik

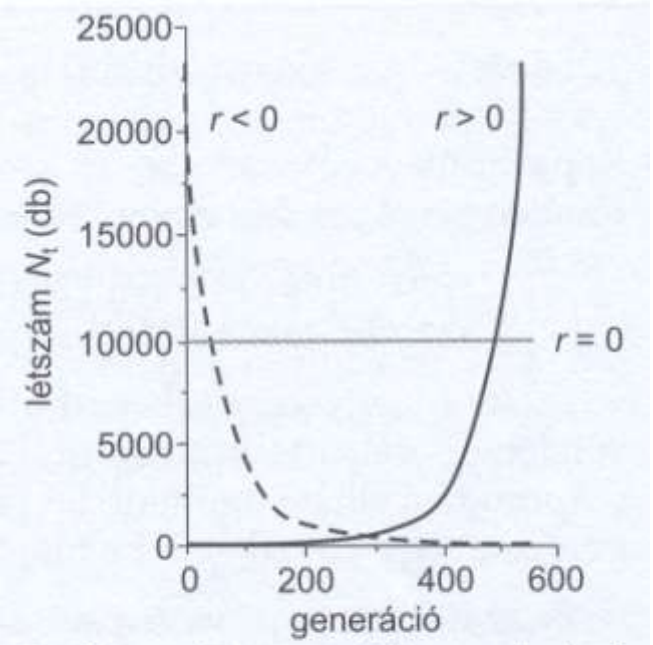
A baktériumok növekedés üteme ideális esetben (nincs pusztulás):

$$N_{t+1}=2*N_t$$

Ahol:

- N_t a t-ik időpontban lévő egyedszám
- N_{t+1} a t+1-ik időpontban lévő egyedszám

Populációnövekedési modellek



2. ábra Exponenciálisan növekvő (r = 0,02), csökkenő (r = – 0,02), ill. állandó méretű (r = 0) populációk növekedési görbéi.

Az exponenciális növekedés ütemét az időegységre eső születések és halálozások száma szabja meg

Folyamatosan szaporodó (aszezonális) populációknál (pl. ember)

r: egyedenkénti növekedési ráta (egy egyedre viszonyítva mennyi a populáció nettó növekedése (dN) adott időegység alatt (dt))

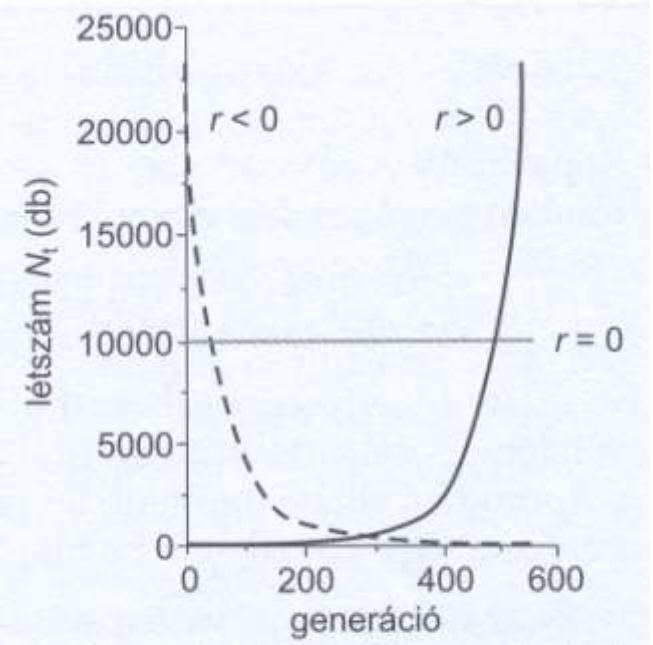
r = b - d

ahol b: egyedenkénti születési ráta dt időegységre

d: egyedenkénti halálozási ráta dt időegységre

$$\frac{dN}{dt} = r * N$$

Populációnövekedési modellek



2. ábra Exponenciálisan növekvő (r = 0,02), csökkenő (r = – 0,02), ill. állandó méretű (r = 0) populációk növekedési görbéi.

Szezonálisan szaporodó populációknál
(pl. burgonyabogár)

λ : (lambda) bruttó növekedési ráta
(hányszorosára növekszik a populáció egyik időegységről a másikra, értéke =1, amikor állandó a populáció nagysága, >1 ha növekszik, <1 ha csökken)

$$\lambda = N_{t+1}/N_t$$

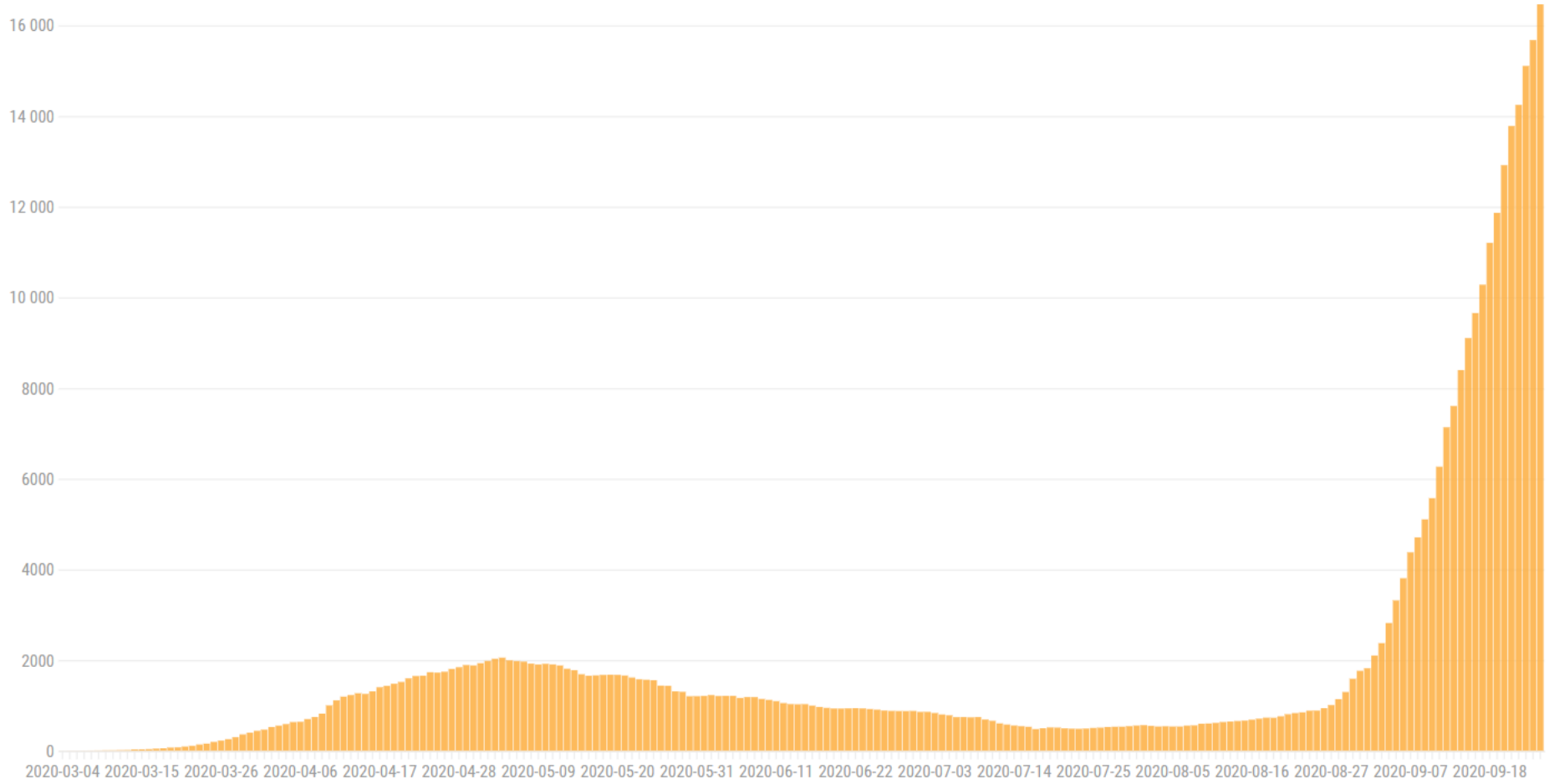
$$N_t = N_0 * \lambda^t$$

Ahol:

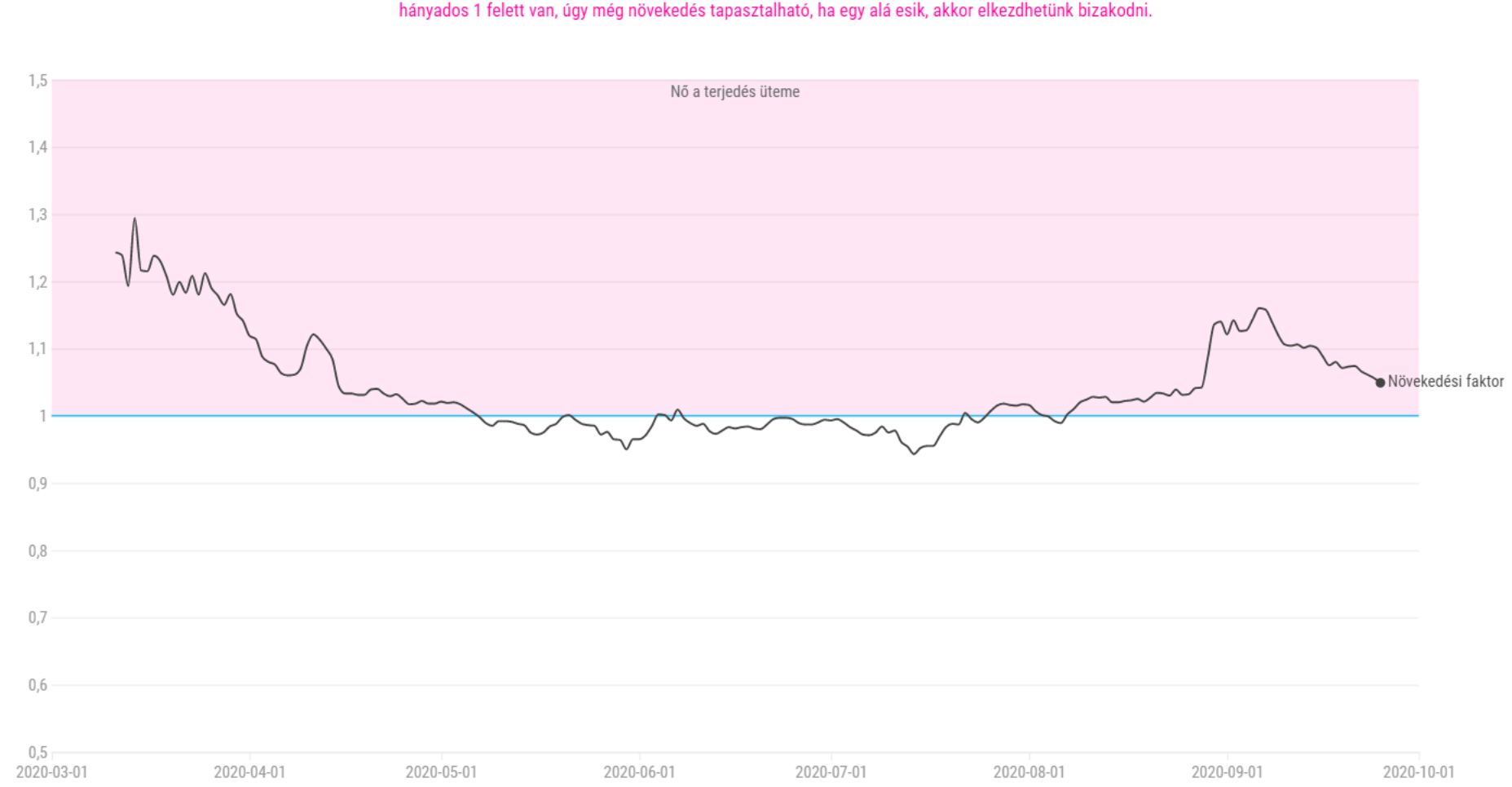
- N_0 a kezdeti időpontban lévő egyedszám
- N_t a t-ik időpontban lévő egyedszám
- N_{t+1} a t+1-ik időpontban lévő egyedszám

COVID-19

Az aktív fertőzöttek számának napi alakulása Magyarországon



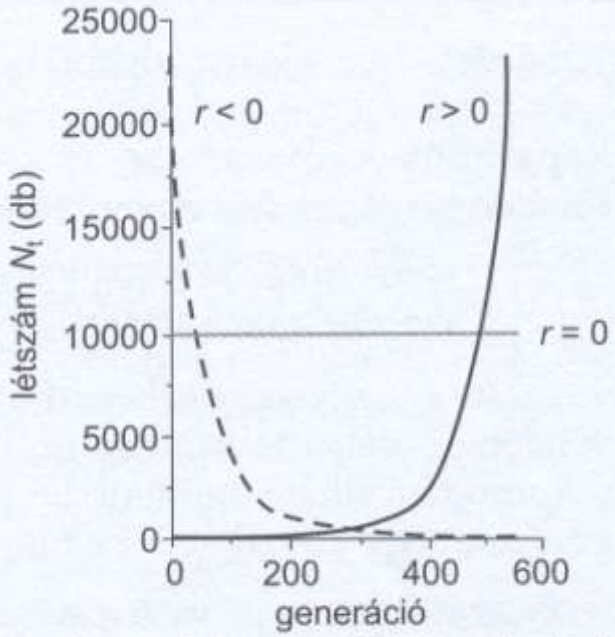
Adat forrása: koronavirus.gov.hu • utoljára frissítve: 2020. szeptember 25. 9:15



λ : (lambda) bruttó növekedési ráta (hányszorosára növekszik a fertőzött személyek száma időegységenként (pl. 5 naponta), értéke =1, amikor állandó a populáció nagysága, >1 ha növekszik, <1 ha csökken)

$\lambda = N_{t+1}/N_t$

Populációnövekedési modellek

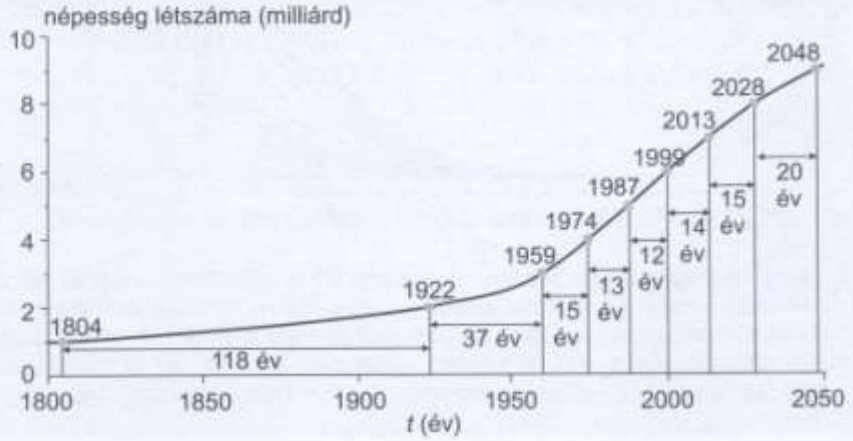


2. ábra Exponenciálisan növekvő (r = 0,02), csökkenő (r = – 0,02), ill. állandó méretű (r = 0) populációk növekedési görbéi.

Az exponenciális növekedés/csökkenés várható, ha

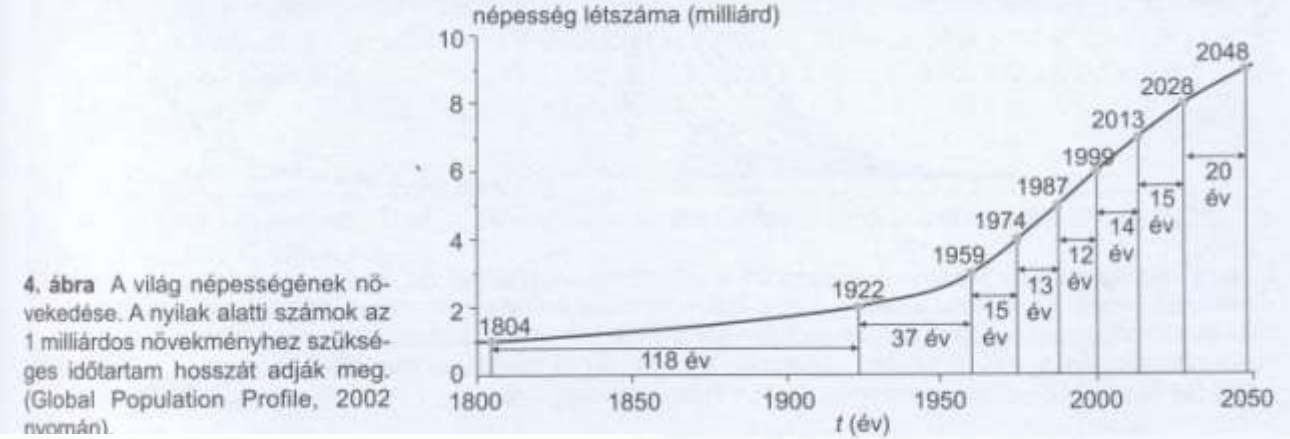
- egyedenkénti növekedési ráta (r) állandó és értéke nem egyenlő nullánál
- bruttó növekedési ráta (λ) állandó és értéke nem egyenlő 1-el

$$\frac{dN}{dt} = r * N \qquad N_t = N_0 * \lambda^t$$

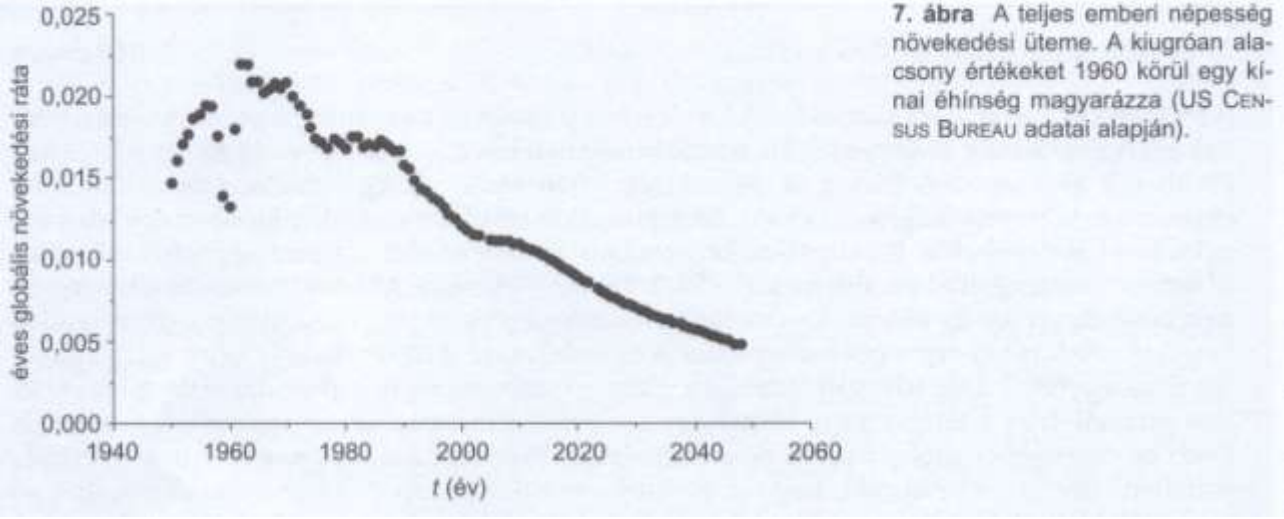


4. ábra A világ népességének növekedése. A nyilak alatti számok az 1 milliárdos növekményhez szükséges időtartam hosszát adják meg. (Global Population Profile, 2002 nyomán).

Populációnövekedési modellek



4. ábra A világ népességének növekedése. A nyilak alatti számok az 1 milliárdos növekményhez szükséges időtartam hosszát adják meg. (Global Population Profile, 2002 nyomán)

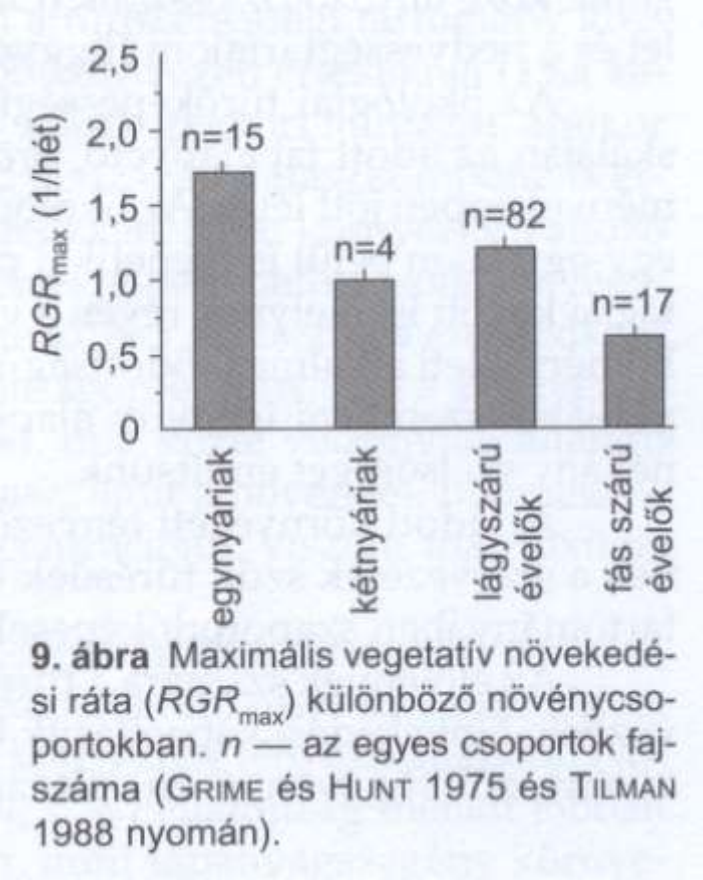


7. ábra A teljes emberi népesség növekedési üteme. A kiugróan alacsony értékeket 1960 körül egy kínai éhínség magyarázza (US Census Bureau adatai alapján).

A humán népesség esetében állandó növekedési (r) érték volt a jellemző 1960-as évekig, 1990 évek óta csökkenő r érték

Növekedési kapacitás r_0, λ_0 Adott populáció növekedési ráták maximális értéke adott környezetben (pl. járványok/katasztrófák után, új élőhelyek benépesítésekor)

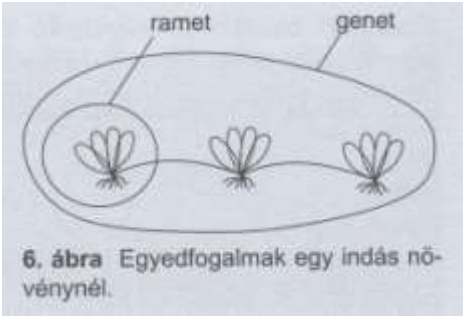
Populációnövekedési modellek



9. ábra Maximális vegetatív növekedési ráta (RGR_{max}) különböző növénycsoportokban. *n* — az egyes csoportok fajszáma (GRIME és HUNT 1975 és TILMAN 1988 nyomán).

Növényeknél vegetatív relatív növekedési ráta (RGR)

$$RGR = \frac{1}{B} * \frac{dB}{dt}$$



6. ábra Egyedfogalmak egy indás növénynél.

Ahol:

B: egyedek biomasszája

dB: egyedek biomasszájának növekedése dt időegység alatt

Algáknál: RGR= 1.4/nap

Gyomtársulásban: RGR= 0.38/nap

Populációnövekedés

A populációk növekedését az ökológiai korlátozó tényezők befolyásolják

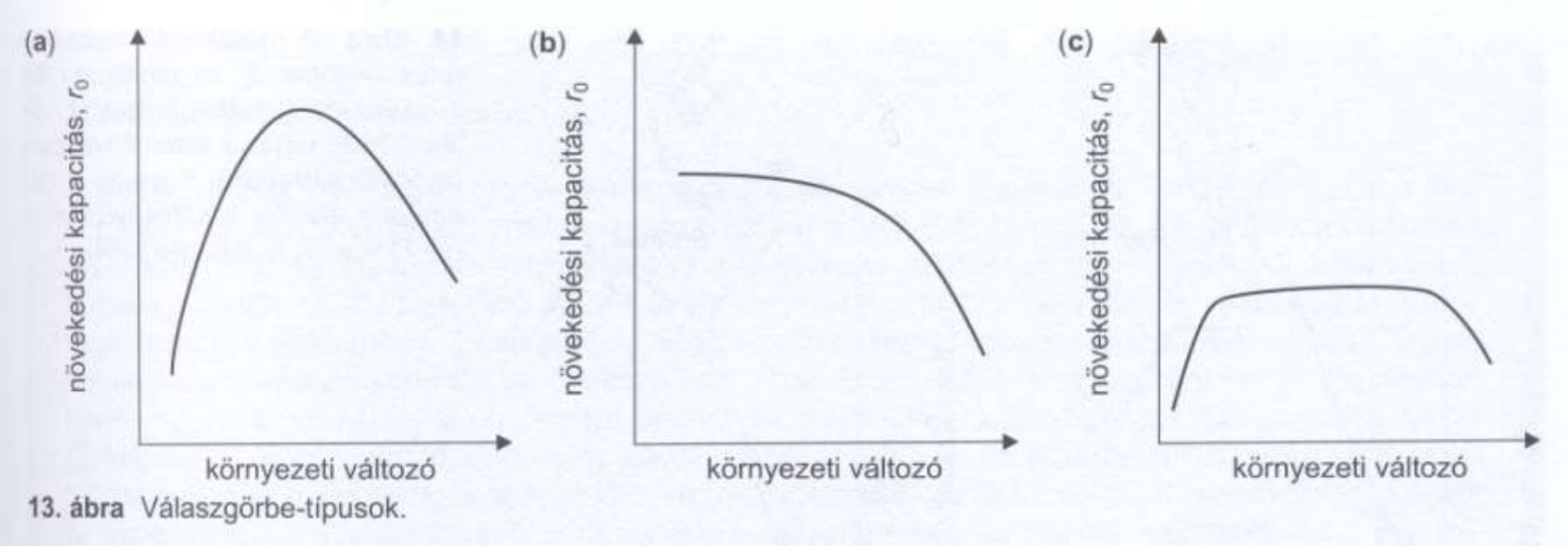
Ökológiai tűrőképességi/tolerancia tartomány, ahol az adott populációban $r_0>0$, illetve $\lambda_0>1$ ---> a populáció növekedni képes

Főbb válaszgörbe típusok

(a) Optimum

(b) Pl. Toxikus elemek változó koncentrációjának hatása

(c) Pl. Nyomelemek változó koncentrációjának hatása

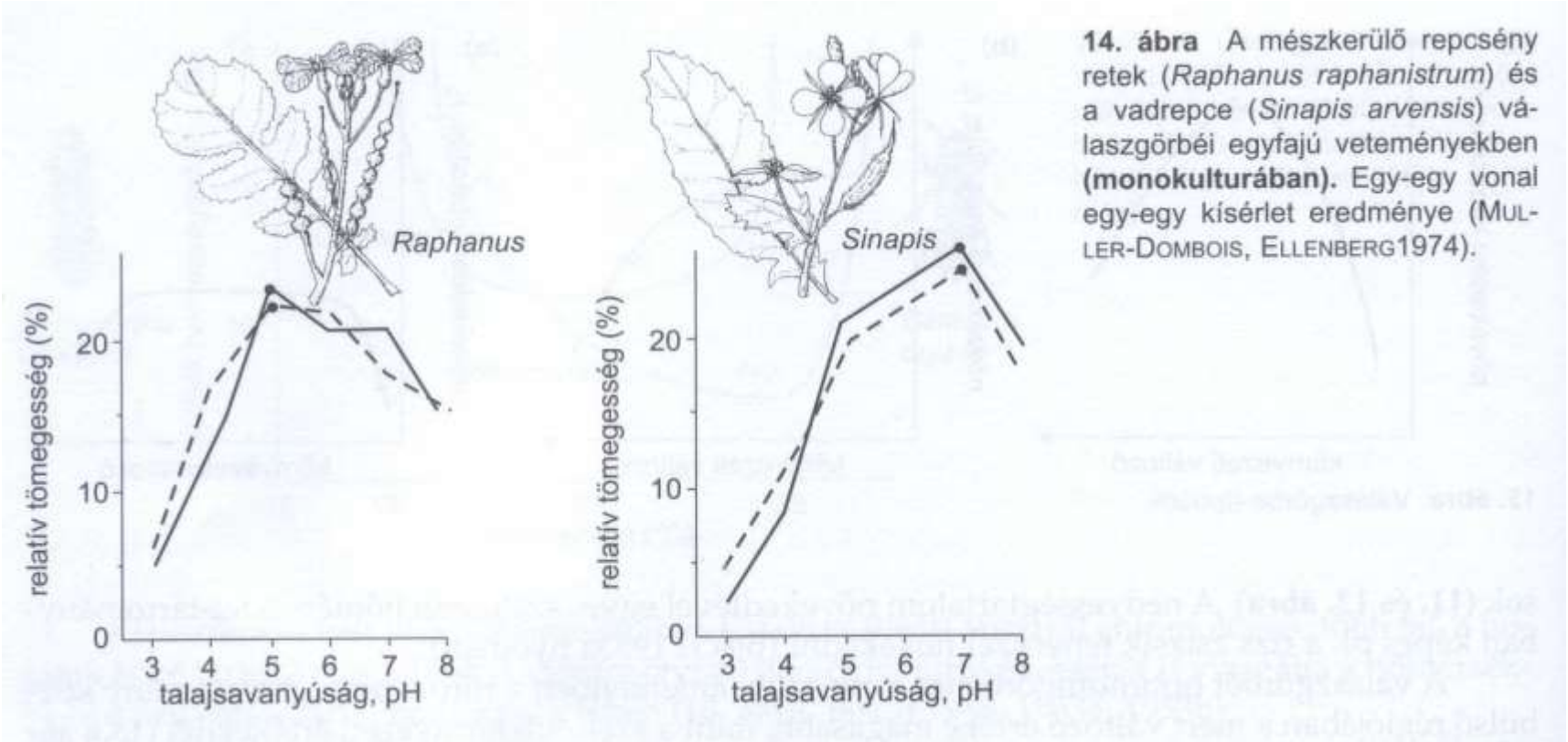


13. ábra Válaszgörbe-típusok.

Populációnövekedés

A populációk növekedését az ökológiai korlátozó tényezők befolyásolják

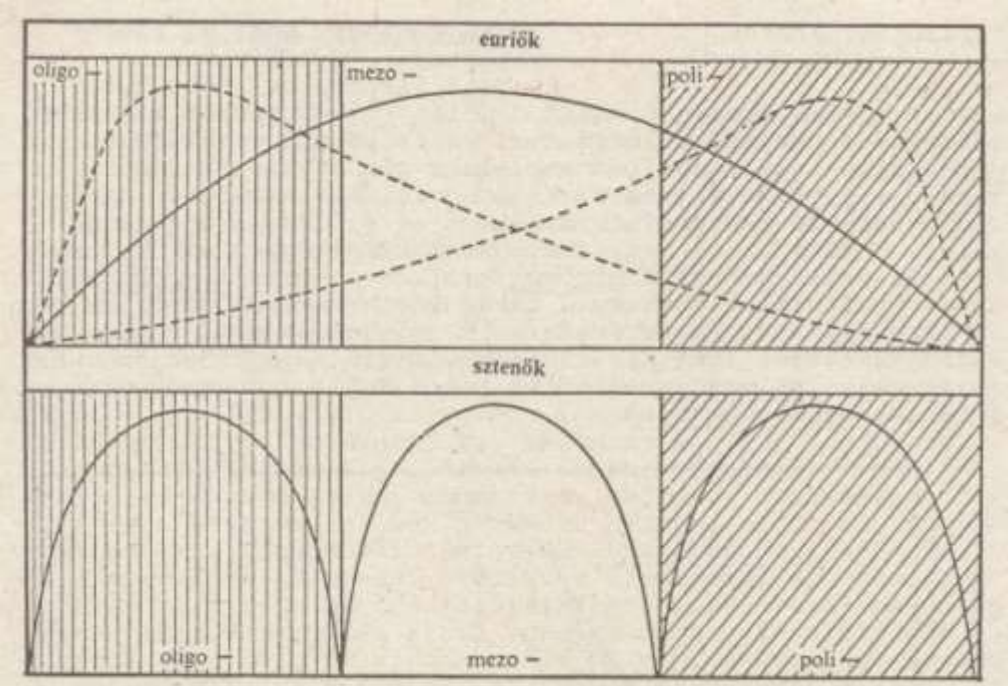
Ökológiai tűrőképességi/tolerancia tartomány, ahol az adott populációban $r_0>0$, illetve $\lambda_0>1$ ==> a populáció növekedni képes



14. ábra A mészkerülő repcsény retek (*Raphanus raphanistrum*) és a vadrepce (*Sinapis arvensis*) válaszgörbéi egyfajú veteményekben **(monokulturában).** Egy-egy vonal egy-egy kísérlet eredménye (MULLER-DOMBOIS, ELLENBERG1974).

Ökológiai tűrőképesség

.



107. ábra: Az élőlények csoportosítása tűréshatáruk szerint (Wurmbach nyomán)

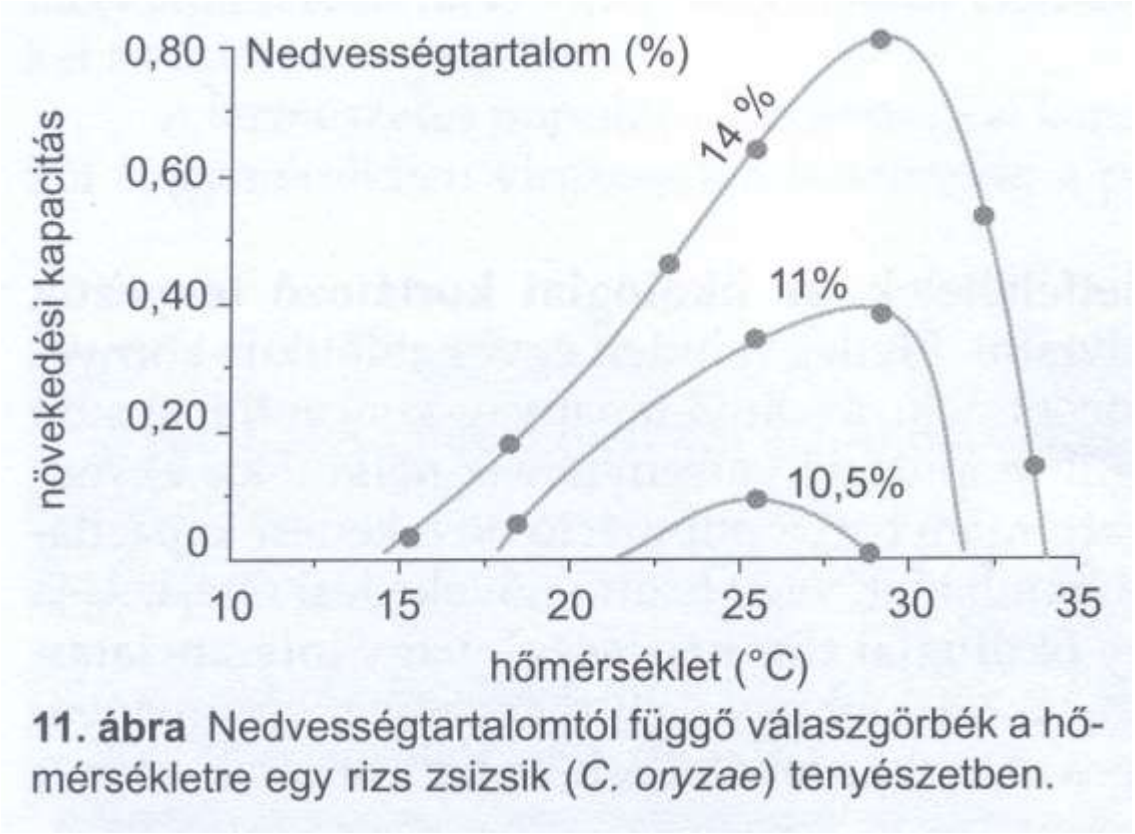
Euriök - generalisták

sztenők - specialisták

Populációnövekedés

A populációk növekedését az ökológiai korlátozó tényezők befolyásolják

Ökológiai tűrőképességi/tolerancia tartomány, ahol az adott populációban $r_0>0$, illetve $\lambda_0>1$ ==> a populáció növekedni képes



11. ábra Nedvességtartalomtól függő válaszgörbék a hőmérsékletre egy rizs zsizsik (*C. oryzae*) tenyészetben.

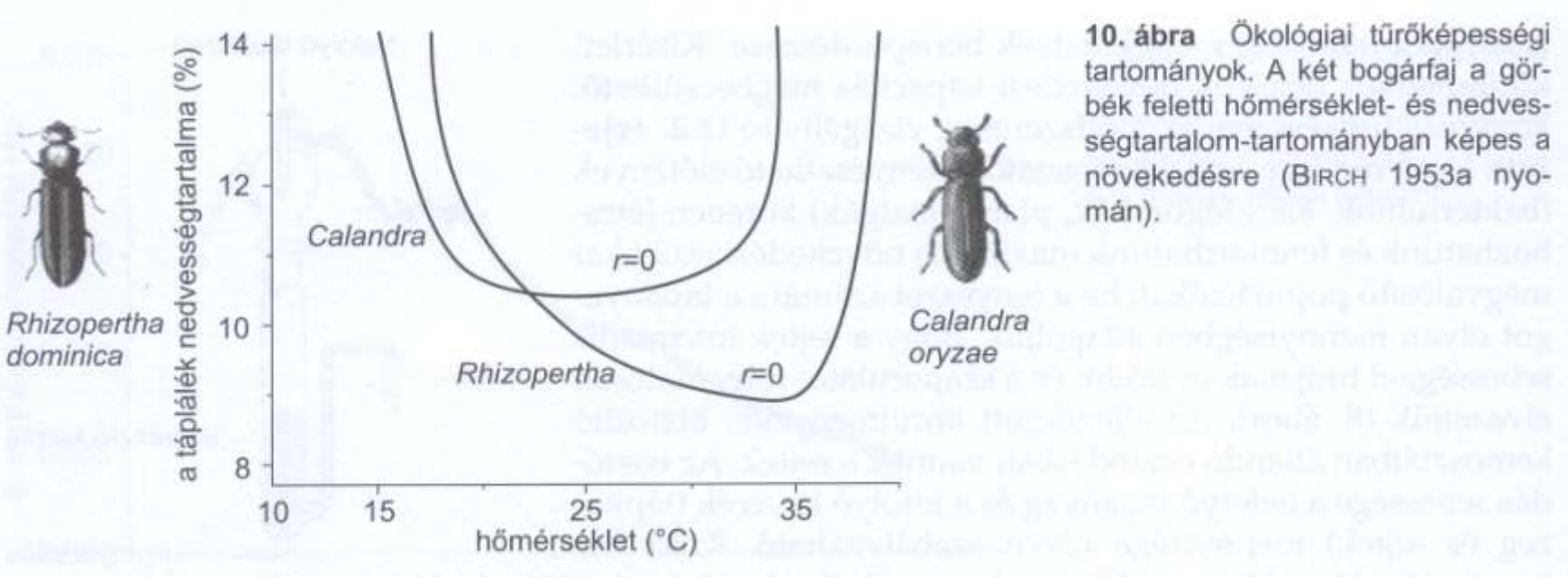


Calandra oryzae

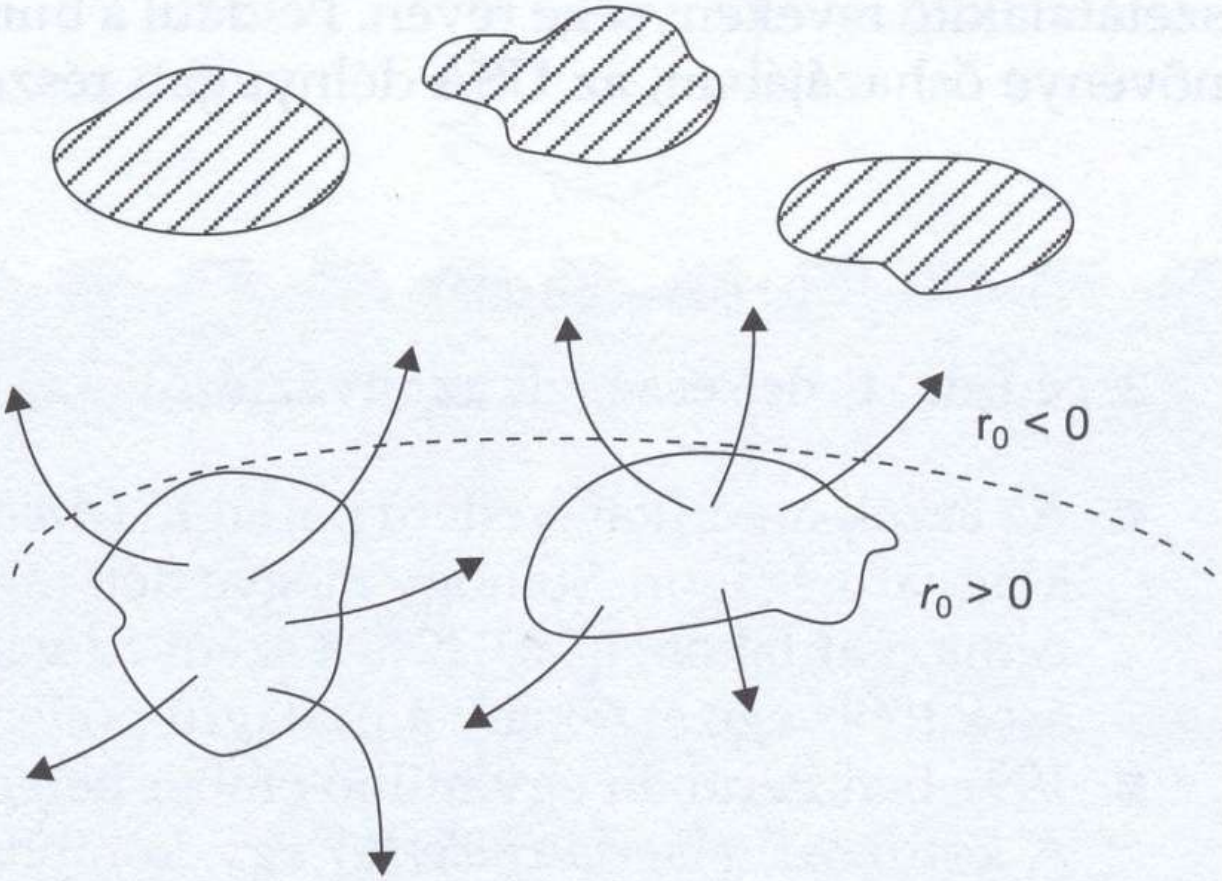
Populációnövekedés

A populációk növekedését az ökológiai korlátozó tényezők befolyásolják

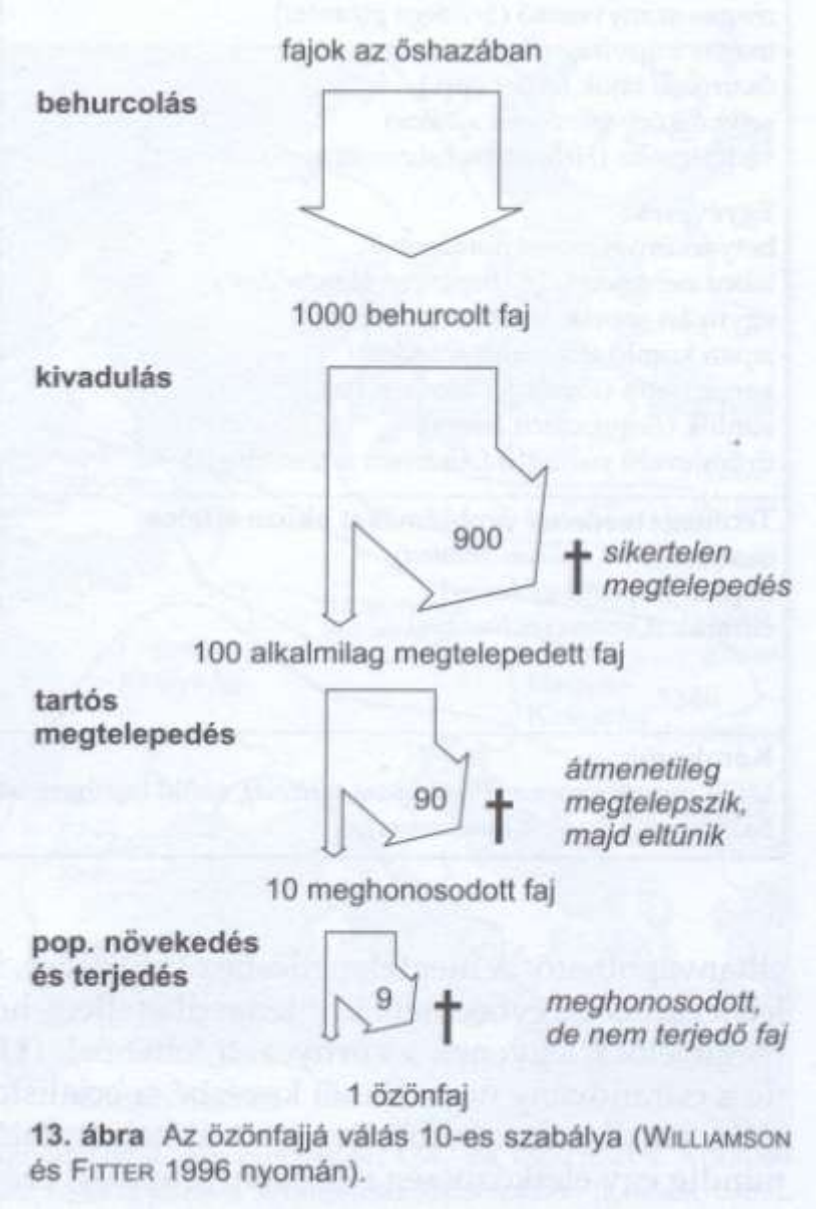
Ökológiai tűrőképességi/tolerancia tartomány, ahol az adott populációban $r_0>0$, illetve $\lambda_0>1$ ==> a populáció növekedni képes



10. ábra Ökológiai tűrőképességi tartományok. A két bogárfaj a görbék feletti hőmérséklet- és nedvességtartalom-tartományban képes a növekedésre (BIRCH 1953a nyomán).



12. ábra Az elterjedési terület határa ---- az elterjedési terület határa, ////: nyelő, ⬭: forráspopulációk. A nyilak a szétszóródást mutatják.

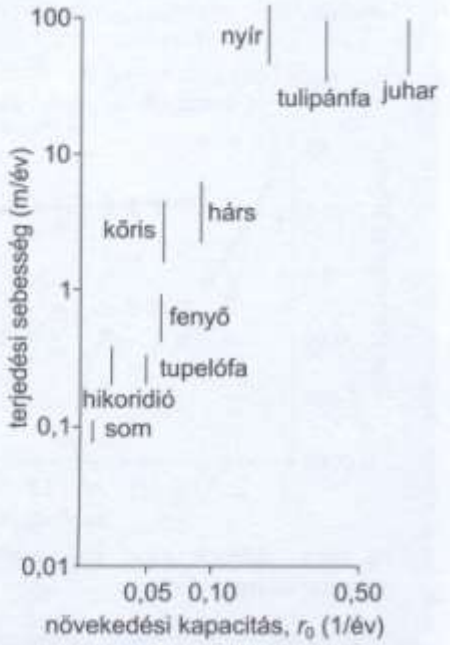


13. ábra Az özönfajjá válás 10-es szabálya (WILLIAMSON és FITTER 1996 nyomán).

Exponenciális növekedés

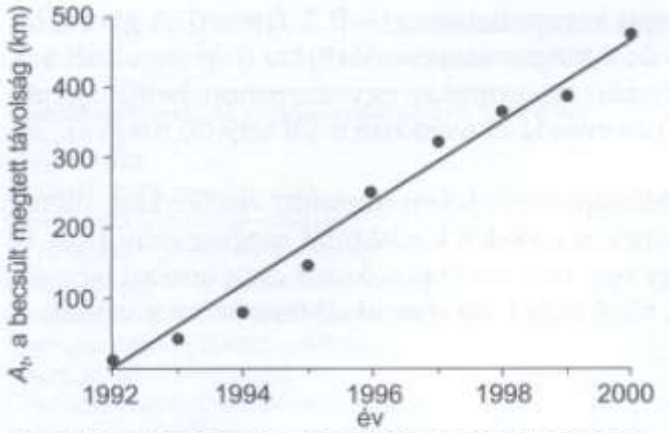
Jellemző a nagy területeken szétterjedő populációkra

- Özönfajok (idegen fajok)
  - Pl. parlagfű, burgonyabogár
- Terjedés sebessége függ a növekedési kapacitástól (r_0)



17. ábra Az Appalache-hegység déli részén honos fa nemzetségek terjedési sebességének függése a populációk növekedési kapacitásától. A függőleges vonalak a nemzetségbe tartozó fajok terjedési sebességeinek terjedelmét jelzik. Az adatok a szétszóródás és az életmenet jellemzők szabadföldi vizsgálatából származó becslések (CLARK és mtsai 2001).

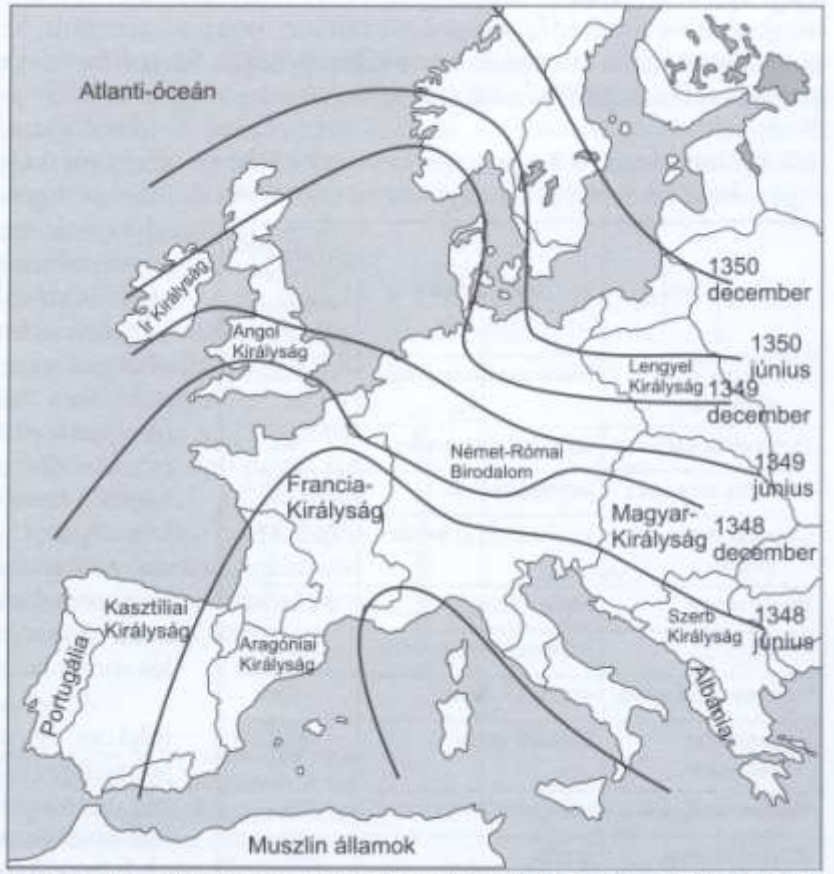
Terjedés sebessége



15. ábra Az amerikai kukoricabogár terjedési sebessége. A pontokra illesztett egyenes a variancia 98%-át magyarázza.

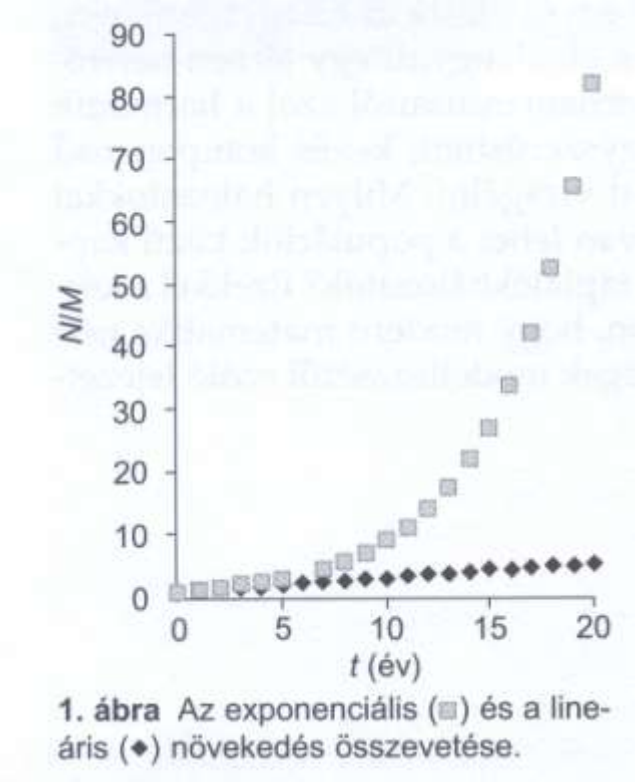
3. táblázat Megfigyelt terjedési sebességek különböző fajok esetén (GROSHOLZ 1996 nyomán).

Latin név	Magyar név	Megfigyelt terjedési sebesség (km/év)
Impatiens glandulifera	bíbor nebáncsvirág	9,4–32,9
Lymantria dispar	erdei gyapjaslepke	9,6
Ondatra zibethica	pézsmapocok	0,9–25,4
Oulema melanopus	vetésfehérítő bogár	26,5–89,5
Pieris rapae	répapillangó	14,7–170
	róka veszettség vírus	30–60
Sciurus caroliensis	szürke mókus	7,66
Streptopelia decaocto	balkáni gerle	43,7
Sturnus vulgaris	seregély	200
Yersinia pestis	pestis	400



14. ábra A pestisjárvány terjedése Európában 1347 és 1350 között. A görbék az elterjedési terület határát jelzik a feltüntetett időpontokban (LANGER 1964).

Szabályozott populáció növekedés



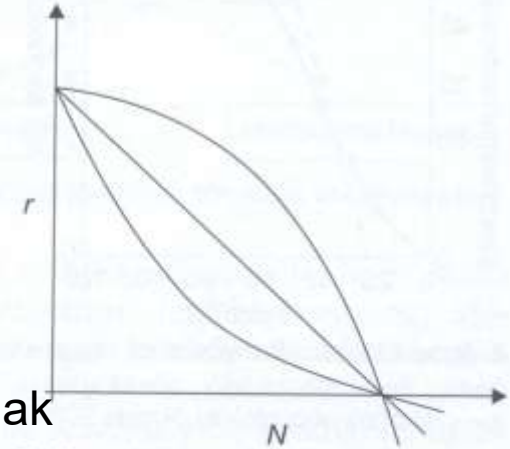
1. ábra Az exponenciális (■) és a lineáris (◆) növekedés összevetése.

Malthaus: élőlények exponenciálisan, táplálék lineárisan növekszik

A populációk növekedését **szabályozó tényezők** olyan környezeti tényezők lehetnek, amelyek mennyisége a populáció egyedszámának függvényében változnak

- Pl.
  - Tápanyag
  - Hely
  - Ragadozók
  - paraziták

Szabályozott növekedés a populációk tartós fennmaradásának feltétele



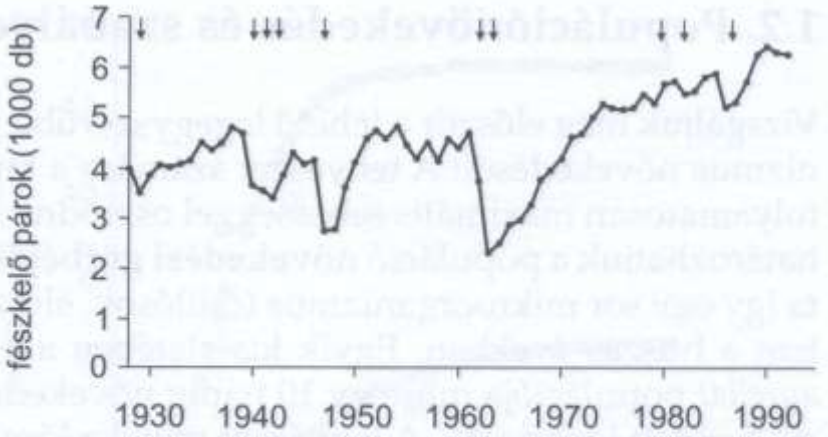
2. ábra A egyedenkénti, pillanatnyi növekedési ráta háromféle denzitásfüggése (konkáv, lineáris, konvex). A függvény alakját a szabályozás mechanizmusa határozza meg.

Szabályozott populáció növekedés

Ökológiai korlátozó tényezők:

- **Módosító tényezők** (csak módosítják az egyedszámot)

- **Szabályozó tényezők** (a populáció denzitása függvényében befolyásolják a populáció növekedését)



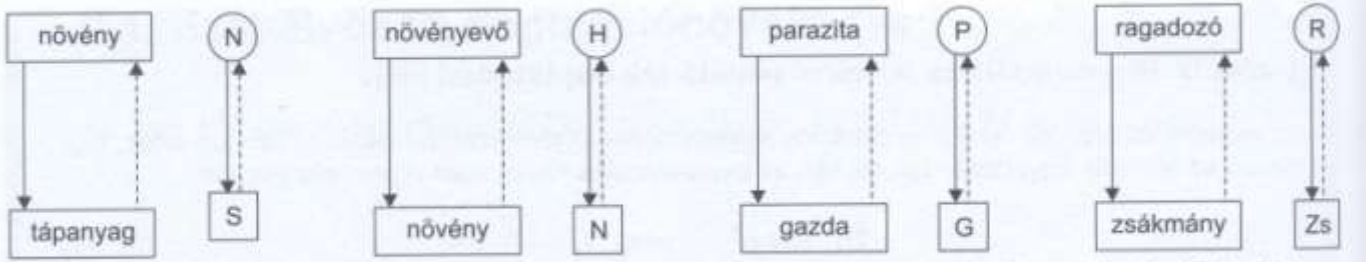
6. ábra Szürke gémek (*Ardea cinerea*) létszámának ingadozása Nagy-Britanniában. A nyilak a kemény teleket jelzik (GREENWOOD és mtsai 1994, NEWTON 1998 nyomán).



7. ábra Az ökológiai korlátozó tényezők osztályozása.

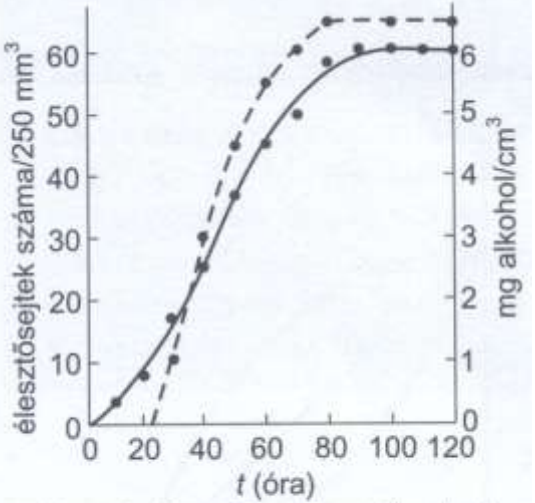
Szabályozott populáció növekedés

- Növekedés szabályozás elemei

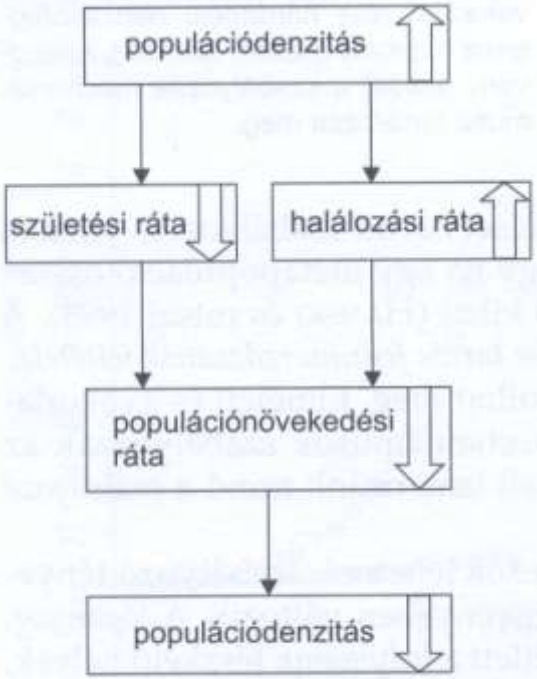


3. ábra A növekedésszabályozás elemei. A tápanyag (S), a tápnövény (N), a gazda (G) és a zsákmány (Zs), mint szabályozó tényezők (□). A növény (N), a növényevő (H), a parazita (P) és a ragadozó (R) populációk (○) hatnak szabályozó tényezőjük mennyiségére, miközben növekedési rátájuk érzékeny rá. A jobb és bal oldali ábrázolás ekvivalens. A továbbiakban piktogramként a jobb oldali ábrákat használjuk. ⟶ a denzitás hatása a szabályzó tényező mennyiségére, ⇢ a szabályzó tényező hatása a populáció növekedési rátájára.

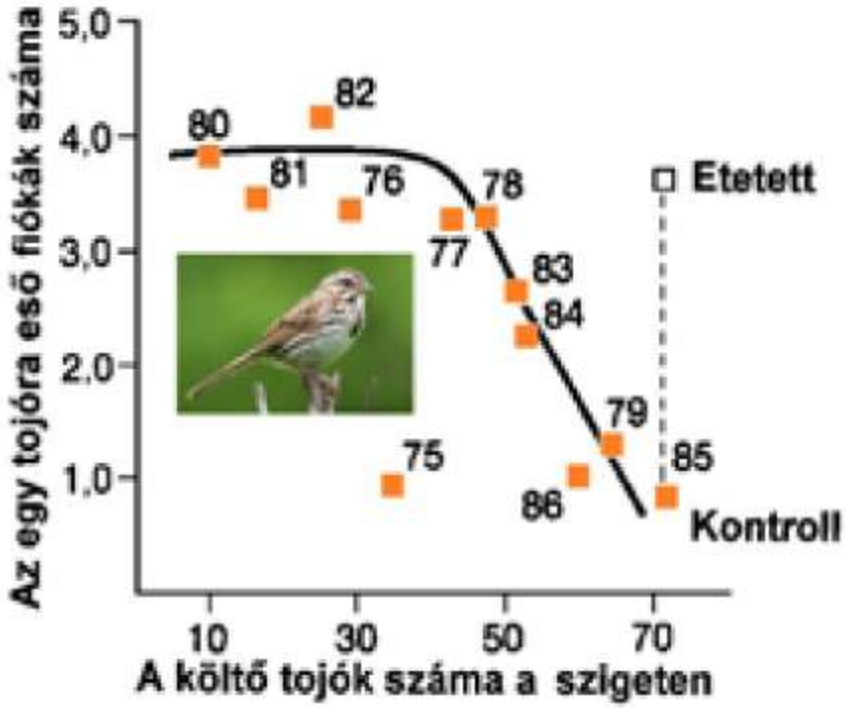
- Denzitás függő növekedés



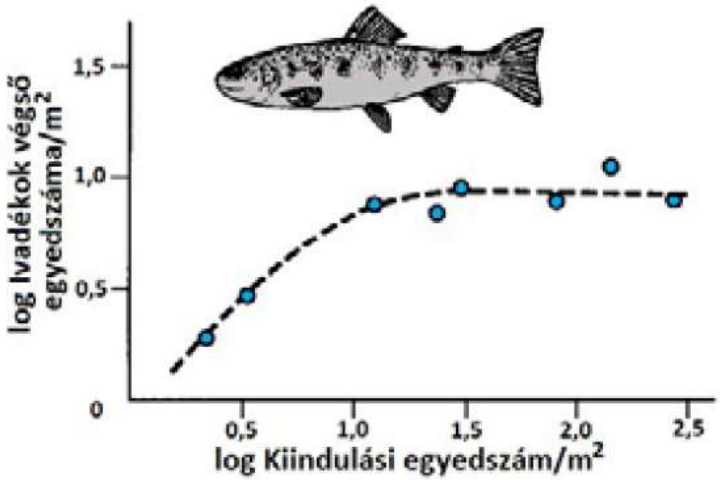
4. ábra Az élesztőtenyészetek növekedése. —— populáció növekedése, ---- alkoholkoncentráció (KREBS 2001).



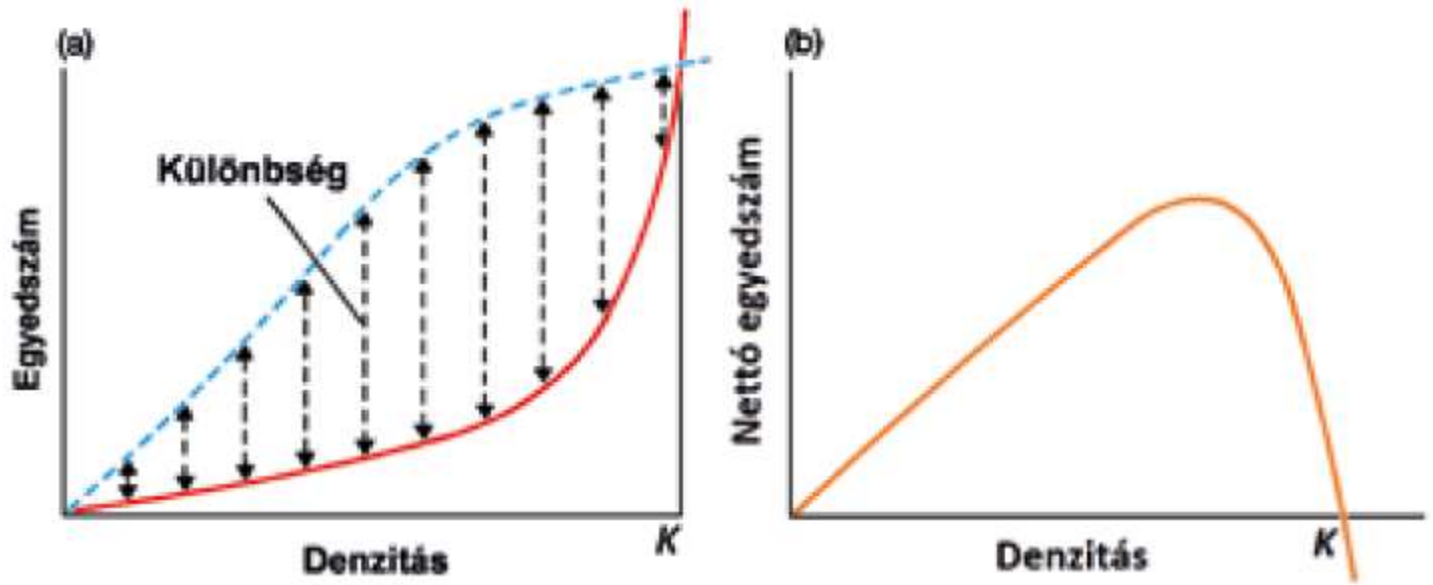
5. ábra Szabályozott növekedés. A vastag nyilak a változás irányát jelzik.



4/9. ábra. Az énekes verébsármány (*Melospiza melodia*) denzitásfüggő szaporodási sikere a kanadai Mandarte szigeten 1975 és 1986 között. Az ábrán a 75 és 86 közötti számok a naptári éveket jelentik. További magyarázat a szövegben [Begon és mtsai (1990) nyomán módosítva]. Fotó: Rododendrites.



/8. ábra. Kiindulási denzitástól függő (ivadékokra vonatkozó) túlélés a sebes isztráng (*Salmo trutta*) egyik populációjában. A túlélő ivadékok száma közvetetten tal a mortalitásra [Le Cren (1973) nyomán módosítva].

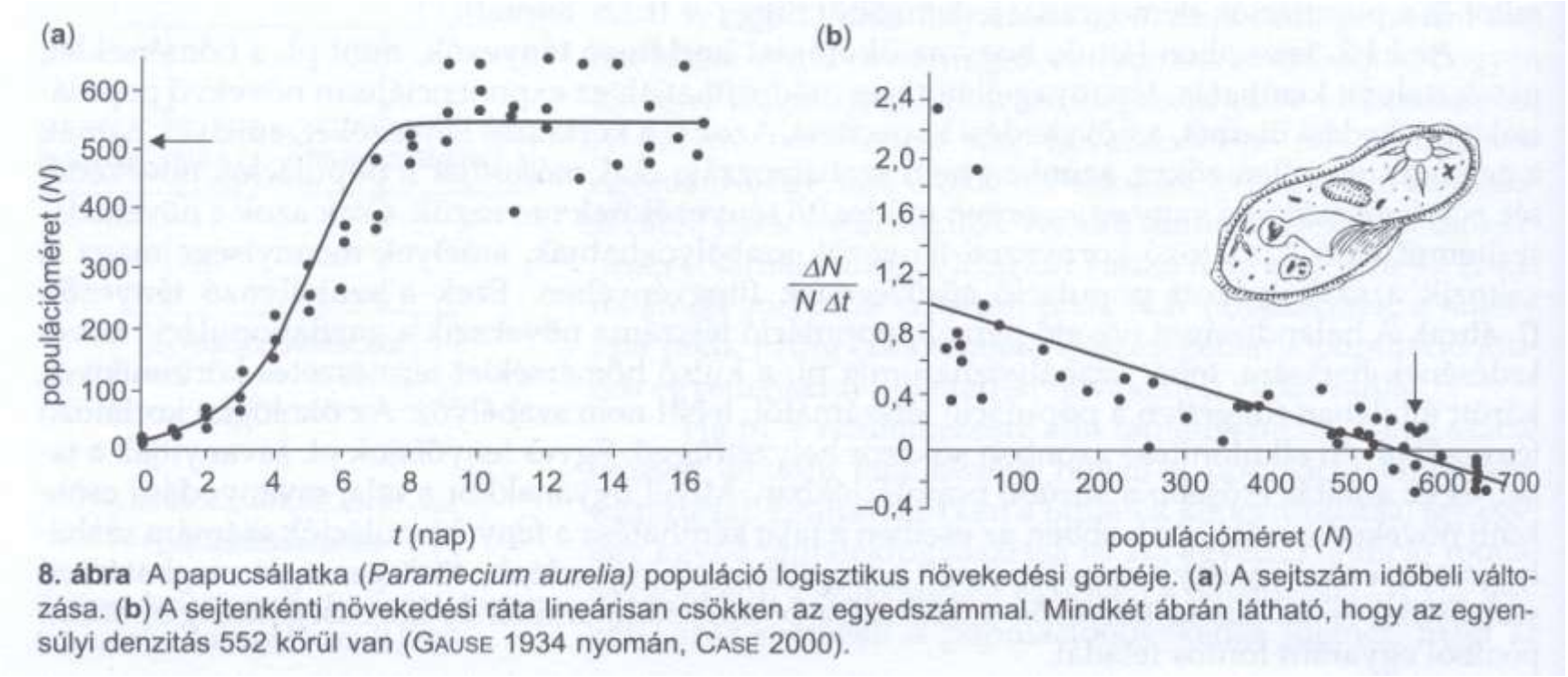


4/10. ábra. (a) A születési (szaggatott vonal) és halálozási (folytonos vonal) egyedszám különbsége megadja a nettó új egyedek számát. (b) A nettó egyedszámváltozás görbéje. *K* (környezet eltartóképessége)érték után az elpusztult egyedek száma meghaladja a születések számát [Begon és mtsai (1990) nyomán módosítva].

Logisztikus modell

$$\frac{dN}{dt} = r_0 * N * \frac{K-N}{K}$$

Ahol K: a környezet eltartó képessége $K = \frac{r_0}{a}$, a: denzitás függésének mértéke (egyenes meredeksége)

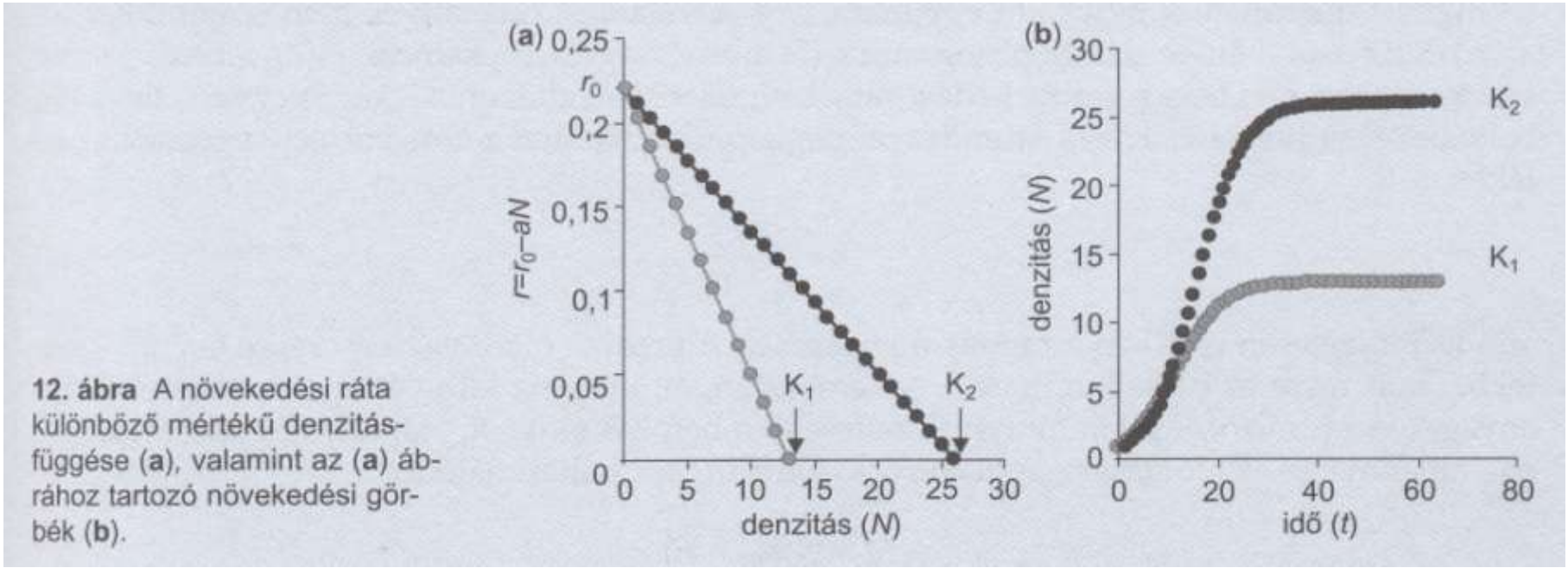


8. ábra A papucsállatka (*Paramecium aurelia)* populáció logisztikus növekedési görbéje. (**a**) A sejtszám időbeli változása. (**b**) A sejtenkénti növekedési ráta lineárisan csökken az egyedszámmal. Mindkét ábrán látható, hogy az egyensúlyi denzitás 552 körül van (GAUSE 1934 nyomán, CASE 2000).

Logisztikus modell

$$\frac{dN}{dt} = r_0 * N * \frac{K-N}{K} \qquad K = r_0 / a$$

Minél erősebb a denzitás függése a növekedésnek (a: az egyenes meredeksége a baloldali ábrán) annál alacsonyabb az egyensúlyi egyedszám (K)



12. ábra A növekedési ráta különböző mértékű denzitásfüggése (**a**), valamint az (**a**) ábrához tartozó növekedési görbék (**b**).

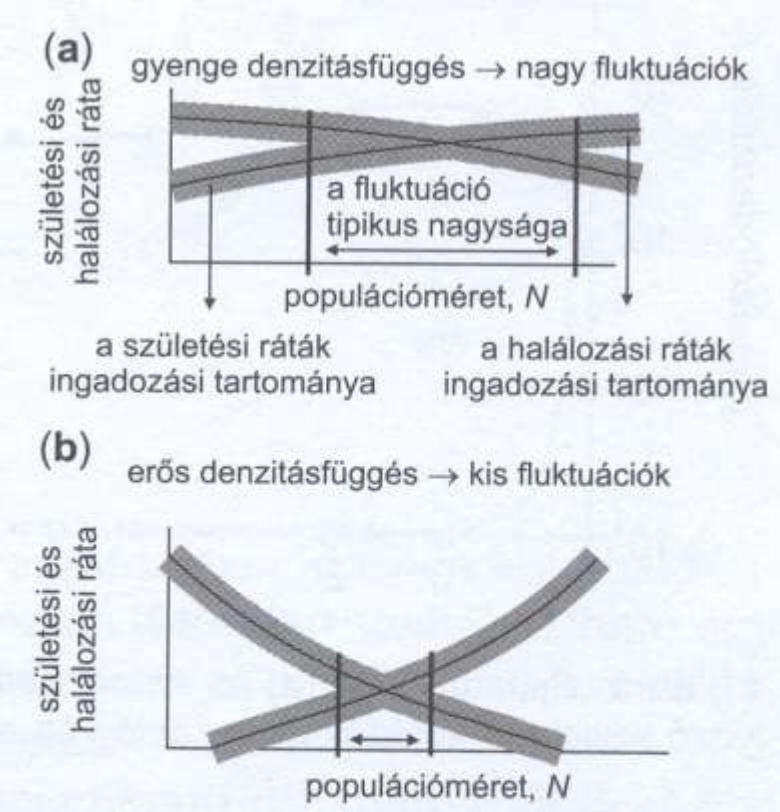
Logisztikus modell

Az egyensúlyi helyzetben tapasztalt állománynagyság fluktuáció függ a denzitásfüggés erősségétől

$$K = r_0 / a$$

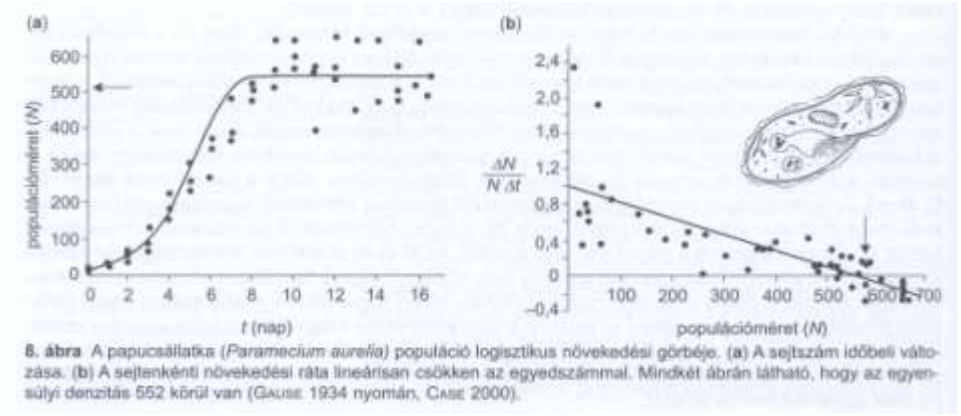
$$\frac{dN}{dt} = r_0 * N * \frac{K-N}{K}$$

Ahol K: a környezet eltartó képessége



10. ábra Denzitásfüggő születési és halálozási ráták logisztikus növekedés esetén. (**a**) Gyenge denzitásfüggés, (**b**) erős denzitásfüggés (CASE 2000 nyomán).

Logisztikus modell



8. ábra A papucsállatka (*Paramecium aurelia*) populáció logisztikus növekedési görbéje. (a) A sejtszám időbeli változása. (b) A sejtenkénti növekedési ráta lineárisan csökken az egyedszámmal. Mindkét ábrán látható, hogy az egyensúlyi denzitás 552 körül van (Gause 1934 nyomán, Case 2000).

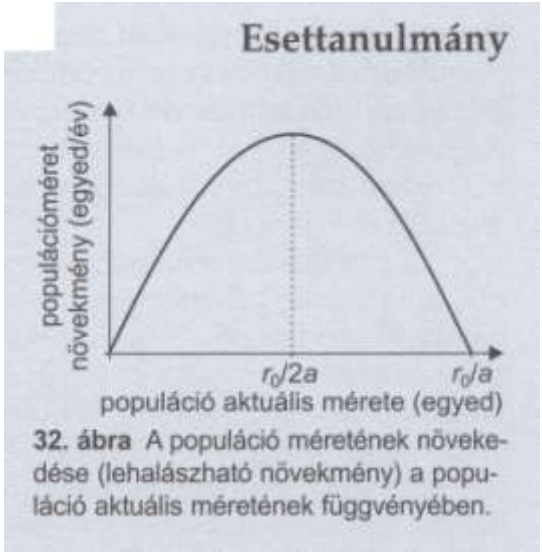
Implicit modell: a szabályozó tényezők dinamikáját nem tartalmazza

$$\frac{dN}{dt} = r_0 * N * \frac{K-N}{K}$$

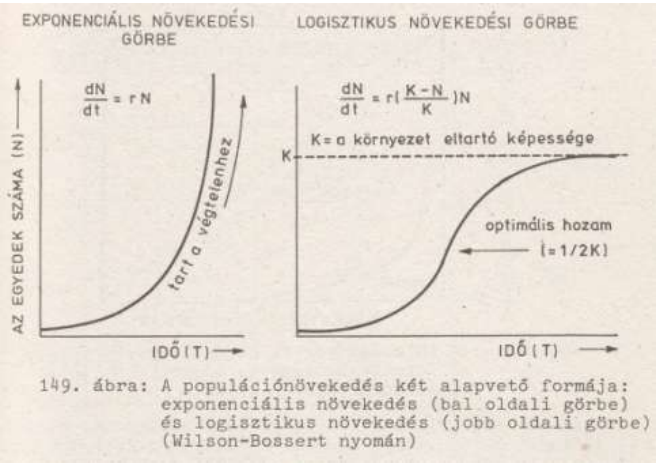
Ahol K: a környezet eltartó képessége

Optimális „lehalászás”

- A maximális populációnövekedési egyedszám szintjét kell biztosítani a fenntartható halászáshoz
- Ennek mértékéhez pontosan ismerni kell N, r_0, a és/vagy K értékeket – Sajnos nehezen biztosítható feltételek az eddigi gyakorlat alapján.

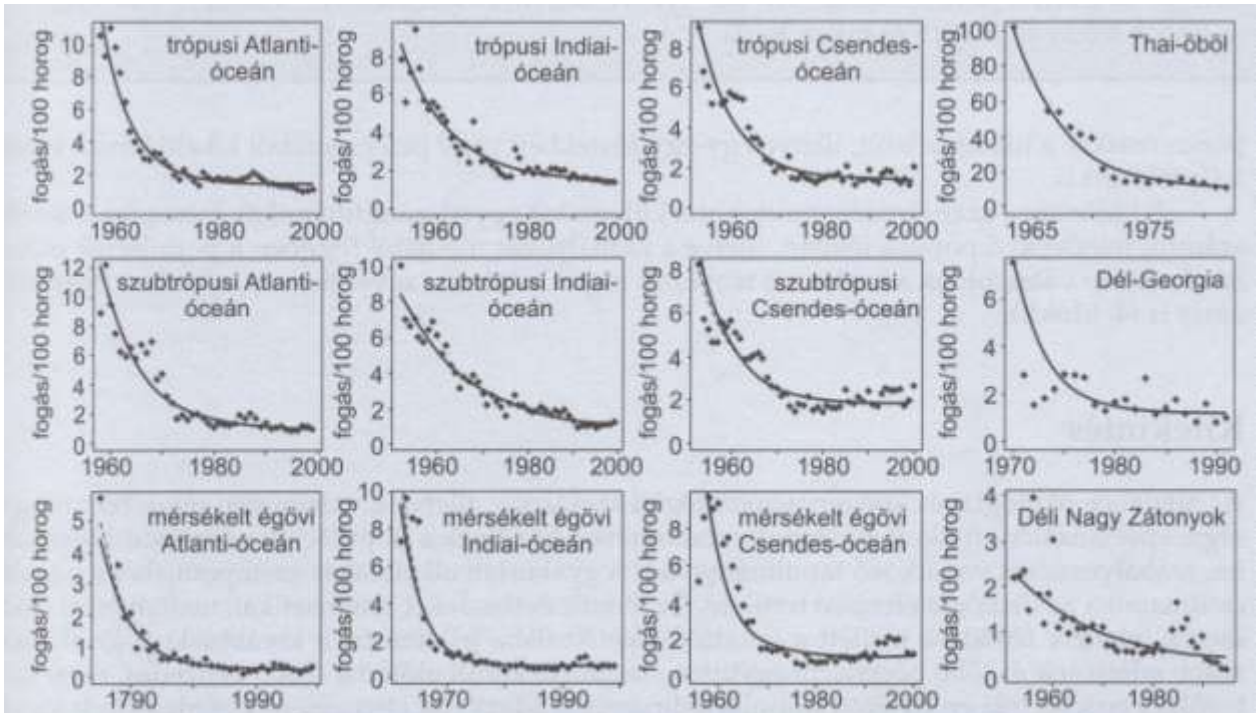


32. ábra A populáció méretének növekedése (lehalászható növekmény) a populáció aktuális méretének függvényében.



149. ábra: A populációnövekedés két alapvető formája: exponenciális növekedés (bal oldali görbe) és logisztikus növekedés (jobb oldali görbe) (Wilson-Bossert nyomán)

optimális hozam:
- ½ K
- $r_0/2a$



33. ábra Az ábrákon az Észak-atlanti tőkehal (*Gadus morhua*) populációkban egységesen bekövetkezett gyors fogáscsökkenés követhető nyomon az 50-es évektől napjainkig, különböző óceáni régiókban (Olsen és mtsai *megjelenés alatt*).

Forráslimitált növekedés: Monod modell

Explicit modell: a szabályozó tényezők dinamikáját is tartalmazza

$$r(b) = r_0 * \frac{c}{c+k}$$

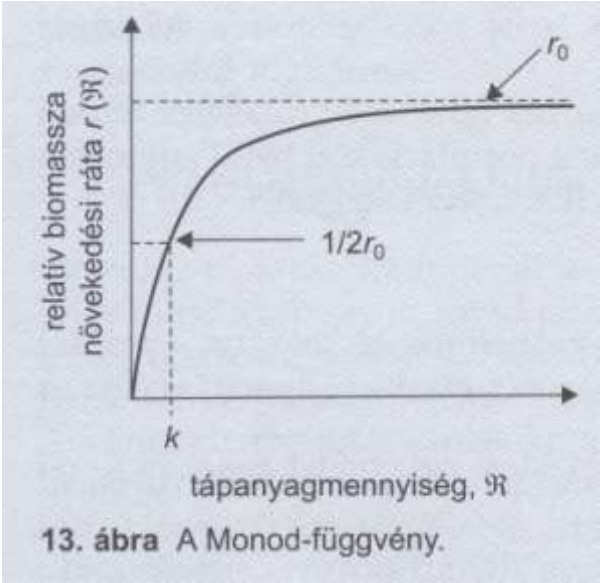
Ahol

r(b):relatív biomassza növekedési ráta

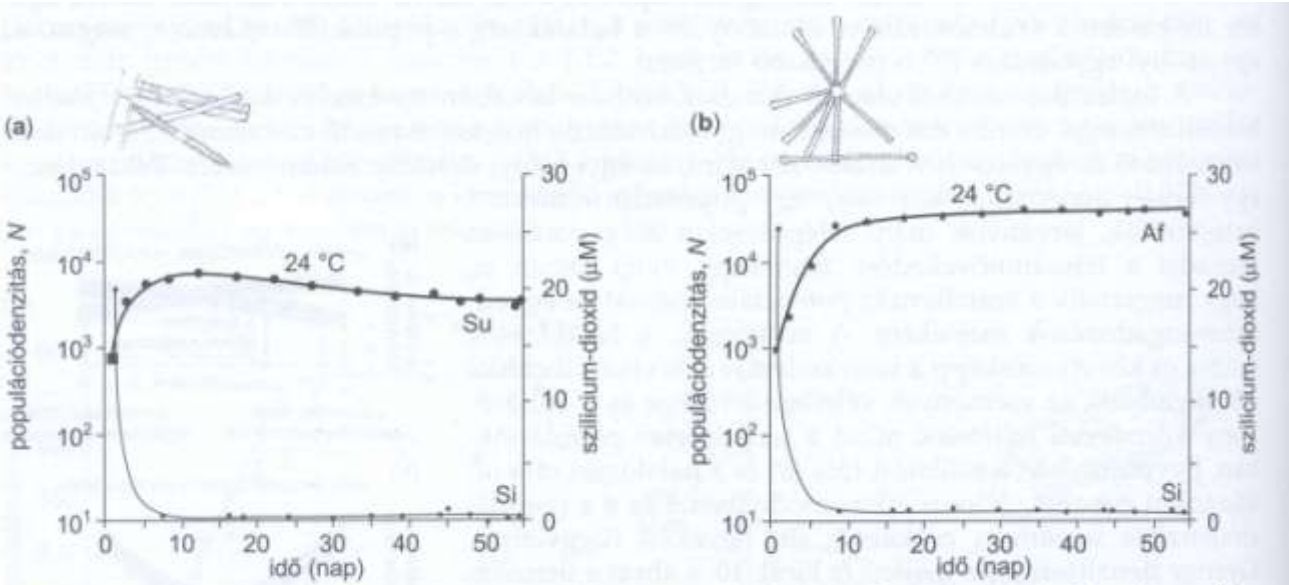
r_0: a maximális növekedési ráta

c: a limitáló forrás koncentrációja ($\mathcal{R}$)

k: féltelítési konstans, az a tápanyag-koncentráció, ahol a növekedési ráta $r_0/2$



13. ábra A Monod-függvény.

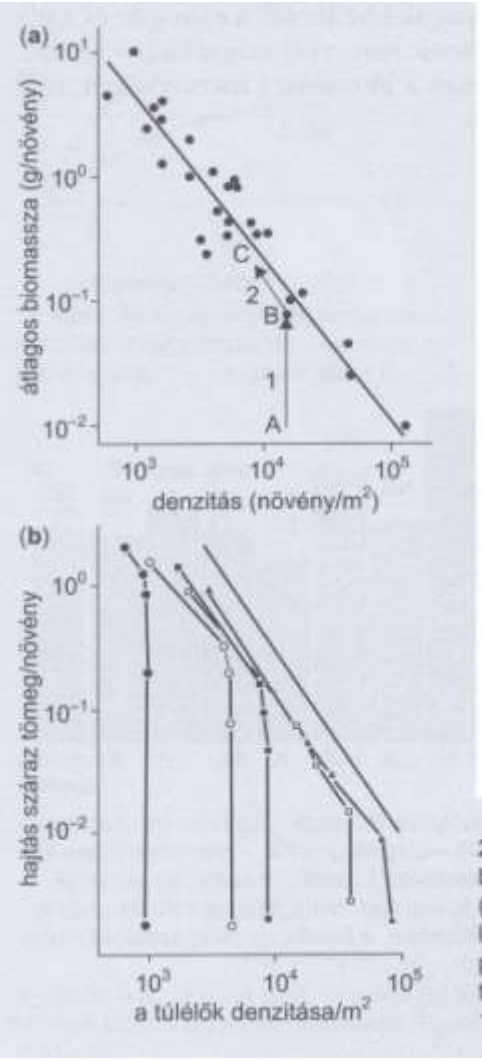


11. ábra *Synedra ulna* (a) és *Asterionella formosa* (b) kovamoszatok tiszta tenyészeteinek növekedése és a szabályozó szilicium-dioxid-koncentráció változása az időben, 24 °C-on (TILMAN 1981 nyomán).

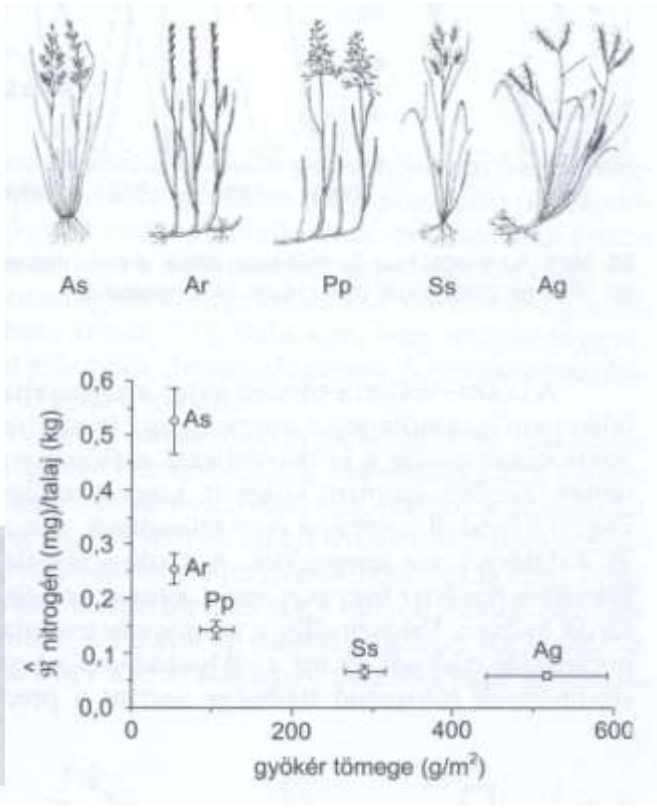
Növények: öngyérülés/önritkulás

A populációk egyensúlyi denzitásának növekedésével az egyes növényegyedek biomasszája csökken – öngyérülés

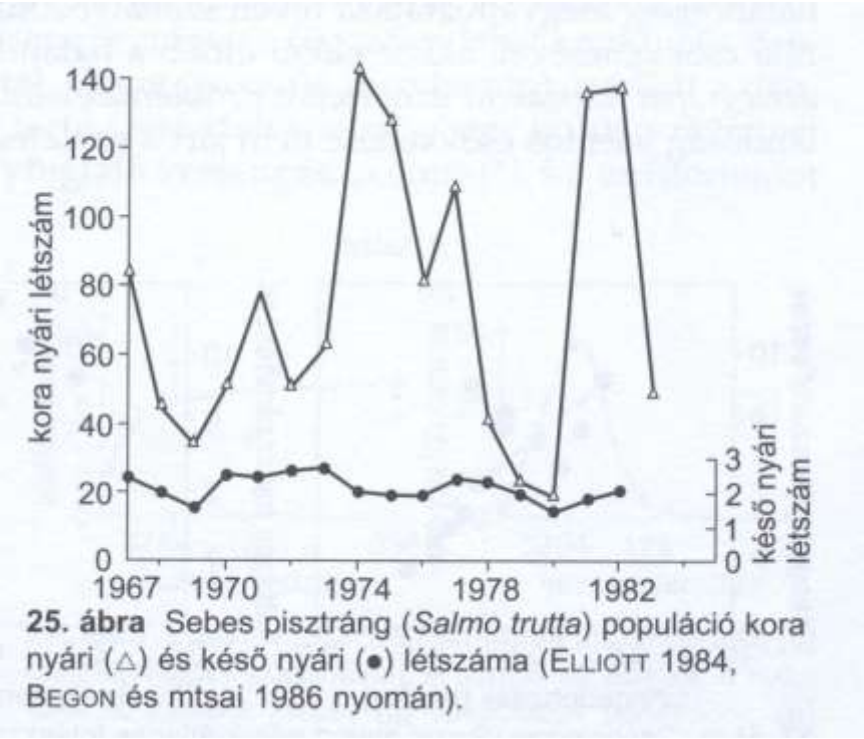
Az egyedek közötti versengés megváltoztatja az egyedeken belüli biomassza eloszlást
A növények a szűkös forrás felvételére fordítják inkább a fejlődésüket (pl.hajtás vagy gyökérzet)



21. ábra Öngyérülés (**a**) a libatop (*Chenopodium album*) populációban (KREBS 2001), (**b**) öt különböző denzitáson vetett angolperje (*Lolium perenne*) populációban. A pontok egymás utáni időpontokban learatott ismétlések, tehát a vonalak a különböző vetési denzitású populációk időbeli változását mutatják (az irány mindig a jobb alsó ponttól a bal felső felé mutat) 1000 (●), 5000 (○), 10000 (■), 50000 (□), 100000 (▲) mag/m² (LONSDALE és WATKINSON 1982).



Növekedés szabályozás jellemzése



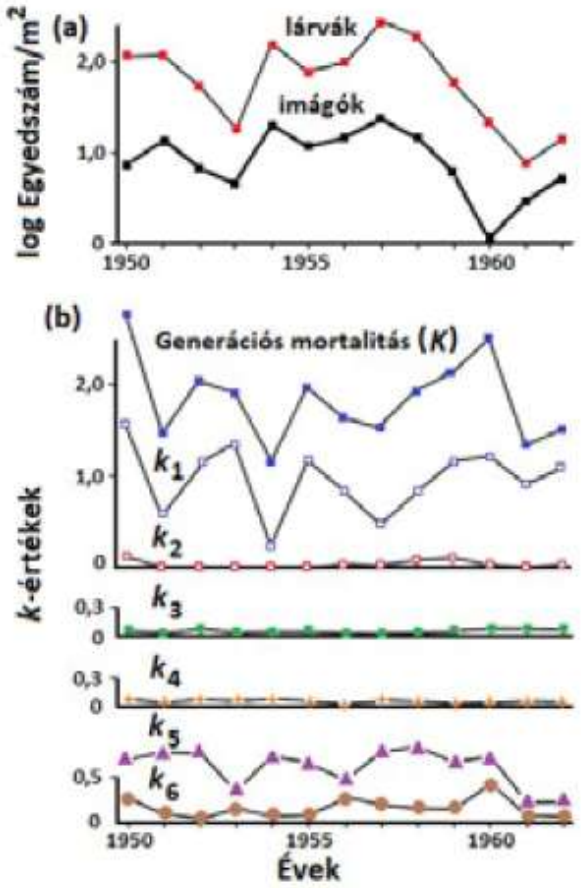
25. ábra Sebes pisztráng (*Salmo trutta*) populáció kora nyári (△) és késő nyári (●) létszáma (ELLIOTT 1984, BEGON és mtsai 1986 nyomán).

Populációkban fontos megállapítani, hogy a szabályozó tényezők

- mely szezonban hatnak a növekedésre
- mely stádiumok, korcsoportok érzékenyek a denzitás változásra
- Mely stádiumok, korcsoportok létszáma kritikus a denzitás függés szempontjából

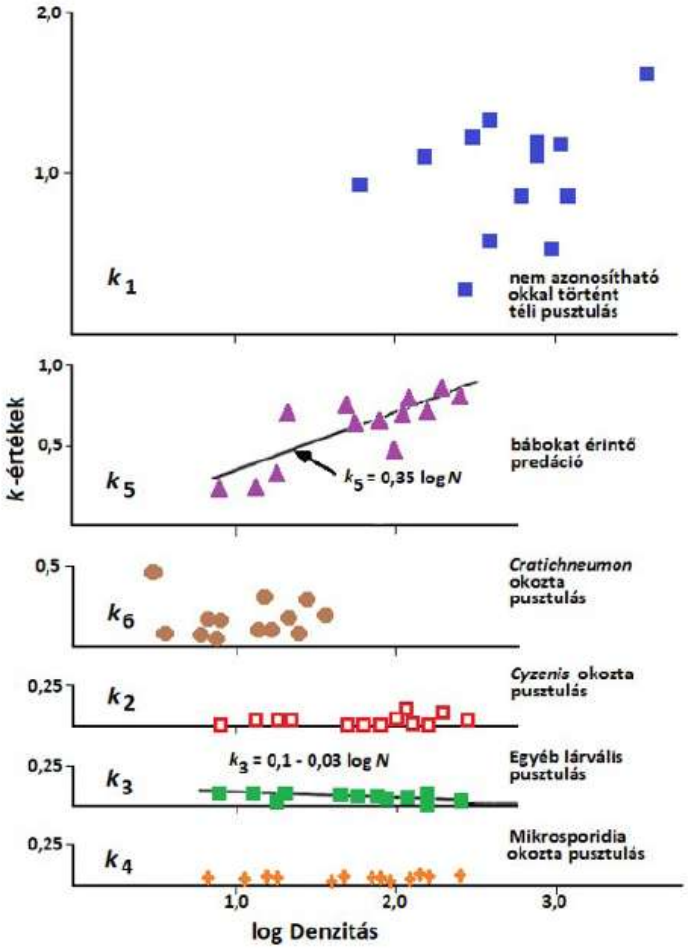
A pisztrángok esetében a nyár végi pusztulás lehet denzitás függő

A k-faktor analízishez, hasonlóan *az* élettáblák készítéséhez, különböző időszakokban (éven belül és évek között), illetve stádiumokban mintavételezzük a populációkat és az elemzéssel a legfontosabb mortalitási okokat keressük.

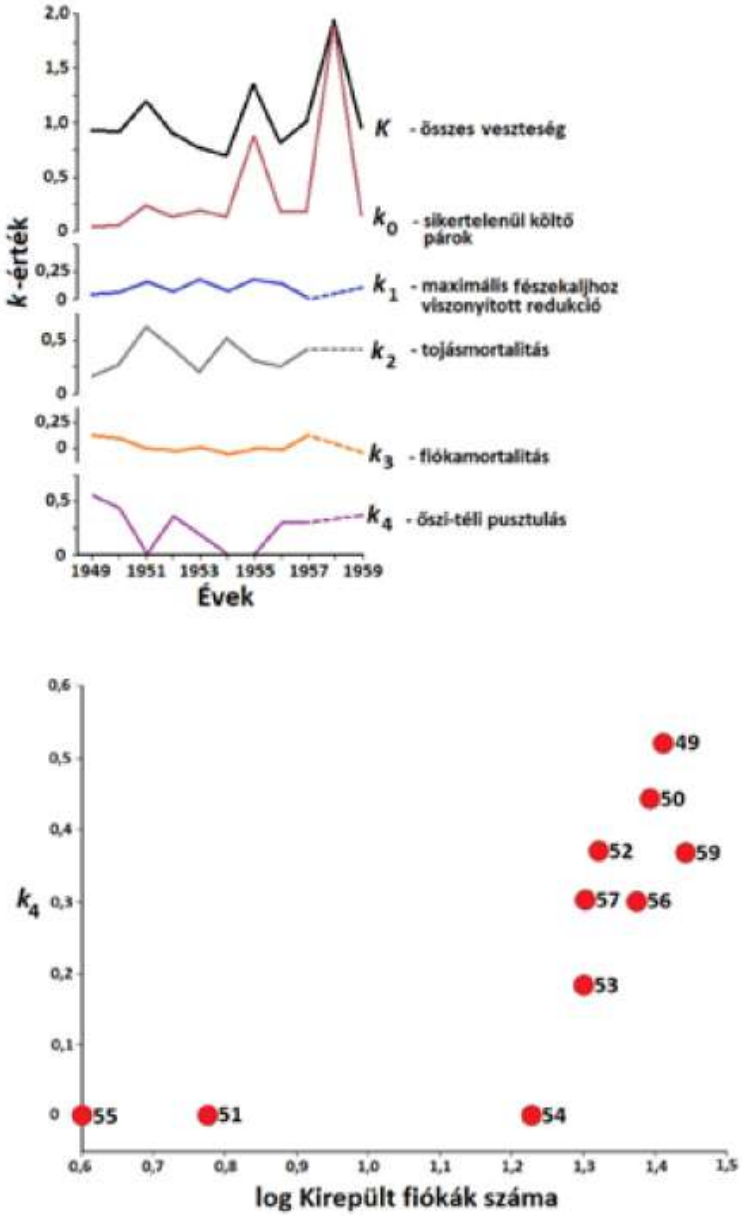




4/14-1. ábra. A kis téliaraszoló lepke (*Operophtera brumata*) (a) denzitásának és (b) az egyes mortalitási tényezők, kulcsfaktorok ($k_{1\text{-}6}$) értékeinek változása 1950 és 1962 között. A generációs mortalitás: $K = k_1 + k_2 + k_3 + k_4 + k_5 + k_6$. Az egyes mortalitási értékek jelentése: k_1 = téli mortalitás, k_2 = a *Cyzenis* parazitoid által okozott mortalitás, k_3 = más rovarok általi parazitáltság, k_4 = a lárvák mikrosporidiás betegsége miatti mortalitás, k_5 = ragadozók bábfogyasztása, k_6 = a *Cratichneumon* bábparazitoid által okozott mortalitás [Varley és mtsai 1973 után módosítva].



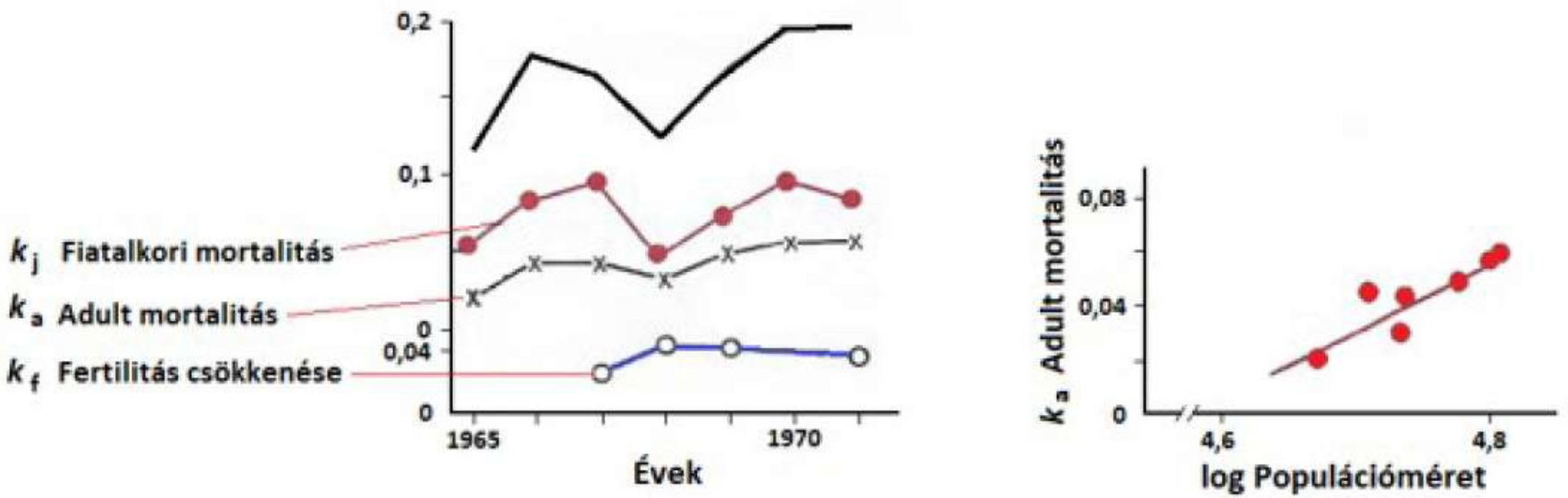
4/14-2. ábra. A kis téliaraszoló lepke (*Operophtera brumata*) különböző mortalitás-értékeinek denzitásfüggése. A k_5 erős denzitásfüggést mutat, a k_3-ra viszont inverz denzitásfüggés jellemző. A többi faktor független a denzitástól [Varley és mtsai 1973 után módosítva.





4/15b. ábra. A macskabagollyal (*Strix aluco*) végzett kulcs-faktor analízis eredményei (felső ábra). A denzitást a fiatal baglyok számával becsülték, a denzitásfüggő faktor az alsó ábrán látható [Dempster 1975 nyomán módosítva].





4/15c. ábra. A kafferbivallyal (*Syncerus caffer*) végzett kulcs-faktor analízis eredményei (bal oldali ábra). A denzitásfüggő faktor a jobb oldali ábrán látható [Begon és mtsai 1990 nyomán módosítva].

Növekedés szabályozás demográfiai jellemzése

Kritikus korcsoportok, stádiumok: amelyek denzitása befolyásolja a túlélést/születést

Szenzitív korcsoportok, stádiumok: amelyek túlélése/szaporodása érzékeny a denzitásra

Pl. Influenza hatása pápua-újguineai népességben

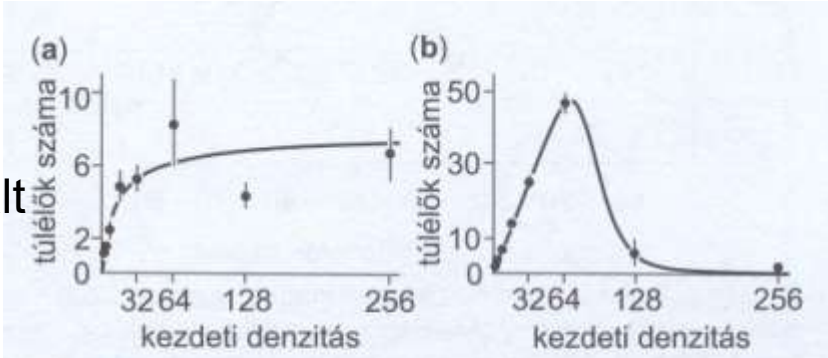
szenzitív: csecsemők, idősek túlélését befolyásolja a leginkább

kritikus: kamaszok, fiatal felnőttek száma befolyásolja leginkább a terjedését

Ha az egyedek közötti versengés a denzitással változik akkor a versengés típusától függően változik a növekedés:

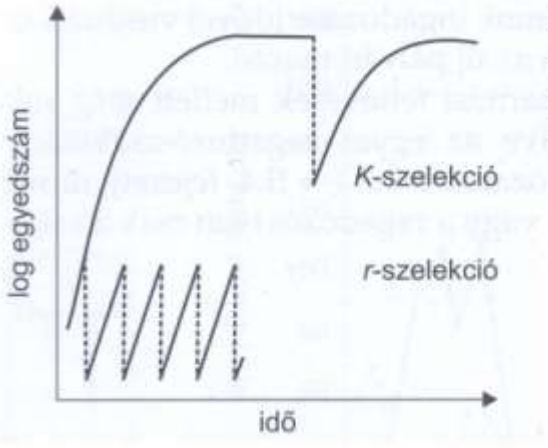
- Helyfoglaló (contest) versengés – pontosan kompenzált denzitás függés

- Tülekedő (scramble) versengés – túlkompenzált denzitás függés



29. ábra Pontosan kompenzált (**a**) és túlkompenzált (**b**) denzitásfüggés bogaraknál. A pontok az átlagot, a bajuszok a szórást jelölik. (**a**) *Stegobium paneceum*, (**b**) *Lasioderma serricorne* (BELLOWS 1981).

Növekedés szabályozás jellemzése



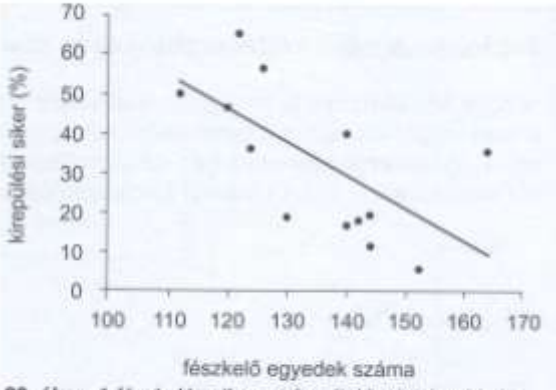
26. ábra Tenyésztési sémák. A szaggatott vonalak a tenyészet kis denzitásra csökkentését jelölik. Az *r*-szelekciós séma átlagosan alacsony denzitáson, a *K-szelekciós* séma átlagosan magas denzitáson tartja a tenyészetet. (Az *y* tengely a denzitás logaritmusát mutatja!)

Tenyésztési sémák (r, K szelekció)

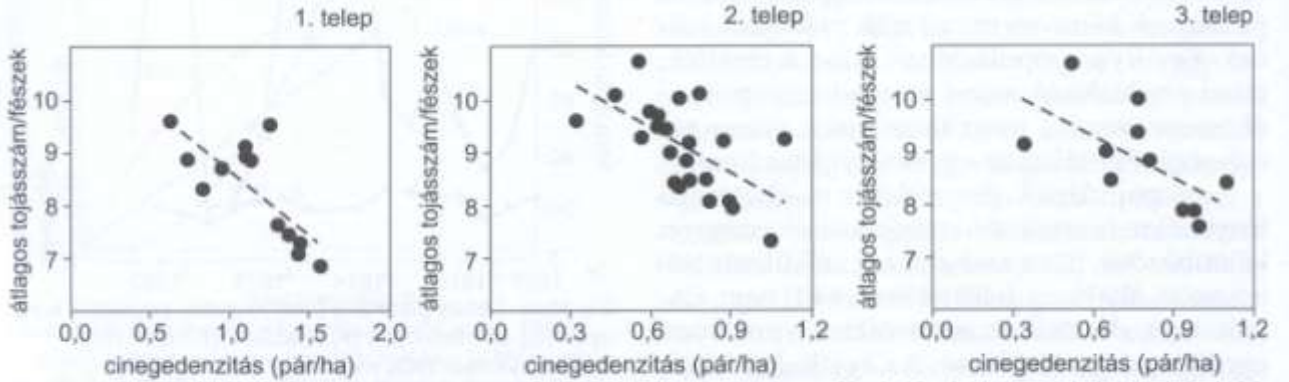
Szabályozás mikéntje:

- szaporodási időszakon kívül (r)
- szaporodási időszakban (K)

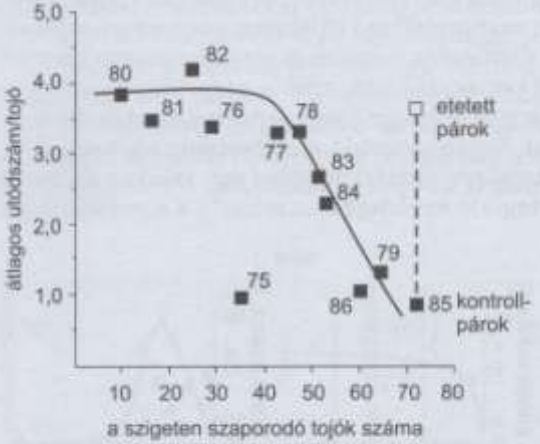
II.1. Szabályozott populációnövekedés ■



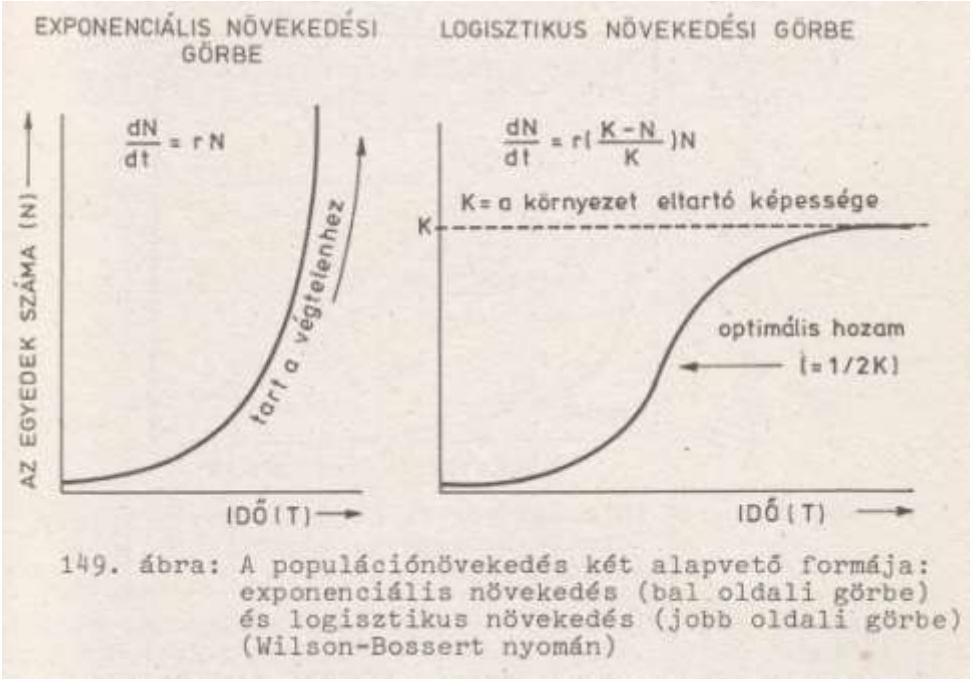
28. ábra A fészkelés sikeressége (tojások hányad részéből származik kirepülő fióka egy-egy fészekben) különböző méretű bütykös ásólud (*Tadorna tadorna*) populációkban (PATTERSON és mtsai 1983).



27. ábra Széncinege (*Parus major*) párok átlagos tojásszámának függése a fészkelő párok denzitásától (pár/hektár), 3 különböző odutelepen. Egy-egy pont egy-egy év adata (BOTH 2000 nyomán).



31. ábra Egy táplálékhozzáadási kísérlet egy kanadai énekes verébsármány (*Melospiza melodia*) populációban 1985-ben. A számok a pontok mellett az adatfelvétel évét jelölik (ARCESE és SMITH 1988, BEGON és mtsai 1986 nyomán).



149. ábra: A populációnövekedés két alapvető formája: exponenciális növekedés (bal oldali görbe) és logisztikus növekedés (jobb oldali görbe) (Wilson-Bossert nyomán)

Magas r érték

- extrém élőhelyeken élő
- elsősorban abiotikus tényezők által limitált, múlékony élőhelyekhez alkalmazkodott

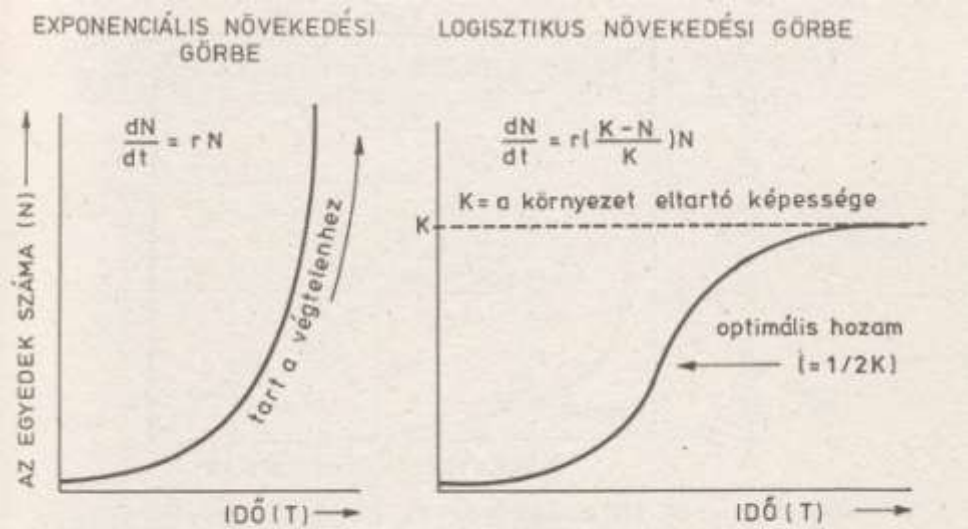
Élőhely gyors felfedezése

Gyors elfoglalása

Túlélni a változásokat

Életmenet stratégiák

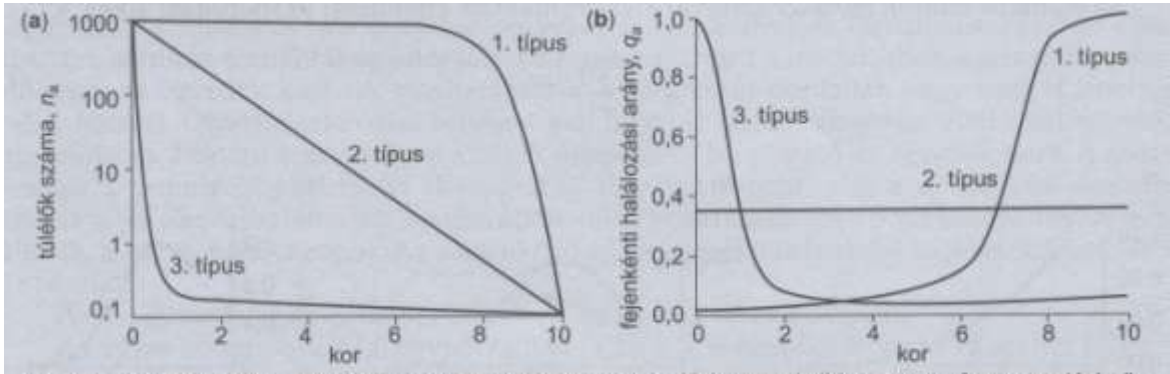
R stratégisták
- exponenciális növekedés
-III. típusú túlélési görbék
- Oszciláló pop. Méret
- gyenge kompeticiós képesség
- rövid élettartam
- kis test
- korai ivarérettség
- Jó megtelepedési képesség



149. ábra: A populációnövekedés két alapvető formája: exponenciális növekedés (bal oldali görbe) és logisztikus növekedés (jobb oldali görbe) (Wilson-Bossert nyomán)

K stratégisták
- logisztikus növekedés
- jó kompeticiós képesség
- I- II. típusú túlélési görbék
- hosszú élettartam
- kései ivarérettség
- nagy test
- szülői gondoskodás
- Rossz megtelepedési képesség

R-K kontinuum



18. ábra A halandóság jellemzése. (**a**) Fennmaradási görbék főbb típusai, (**b**) az egyes fennmaradási görbékhez tartozó fejenkénti halálozási valószínűségek. A 0. korcsoportba a frissen keletkezett utódok tartoznak (KREBS 2001).



5/1. ábra. Az életmenet fő komponensei. A kék korong az egyed által felvehető összes energiát jelképezi, melyet az egyedszétoszt a komponensek között (a komponensekhez tartozó korongszeletek nagysága itt nem mérvadó). A fő komponensek általában összetettek, sokszor részben átfedők is. Az összetettséget csak a szaporodásnál jelezzük néhány alkomponens feltüntetésével, melyek mindegyike fontos összetevője a sikeres szaporodásnak.

Evolúció és ökológia

Evolúció és ökológia

A fajokon, populációkon belül az egyedek száma többszöröse lehet a rendelkezésre álló források által „eltartható” egyedszámnak

A populáció egyedszámát befolyásoló ökológiai tényezők jelentősen befolyásolják az „eltartható” egyedszámot

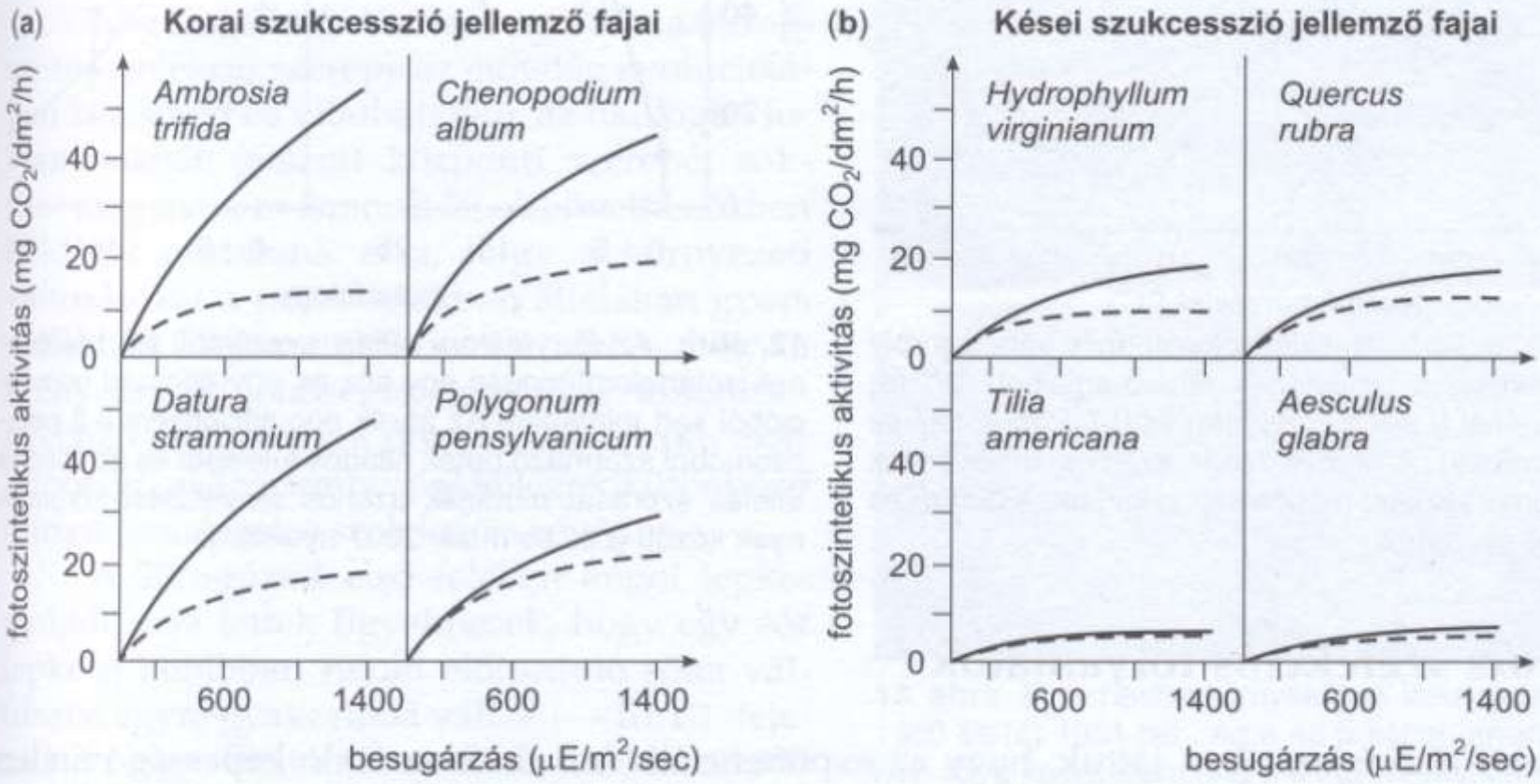
A fajokon, populációkon belül az egyedek között jelentős különbségek vannak minőségi (pl. színezet) és mennyiségi jellegeikben (pl. testméret) – fenotípus különbségek

A populációk mennyiségi, térbeli és időbeli eloszlását az ökológiai tényezők mellett a populációt alkotó egyedek fenotípus összetétele befolyásolja, amely a természetes szelekció révén változik

A természetes szelekció evolúciós folyamatokat generál az öröklött jellegek (genotípus) alapján

A fenotípust az öröklött genotípus mellett az egyed fejlődése során ért környezeti hatások is meghatározzák (fenotípusos plaszticitás)

A fenotípust az öröklött genotípus mellett az egyed fejlődése során ért környezeti hatások is meghatározzák (fenotípusos plaszticitás)



10. ábra Lomboserdei szukcesszió (**a**) korai- és (**b**) késői fajainak fény-fotoszintézis válaszgörbéi teljes napfényen (——), ill. annak 1%-án (- - - -) nevelt növényeknél (BAZZAZ és CARLSON 1982).

Korai szukcesszió növényfajai magasabb fénymennyiséget igényelnek a kései szukcesszió növényeihez képest (öröklött tulajdonság), azonban e tulajdonságot a környezeti hatások is befolyásolhatják (mennyi fény érte magonc korában).

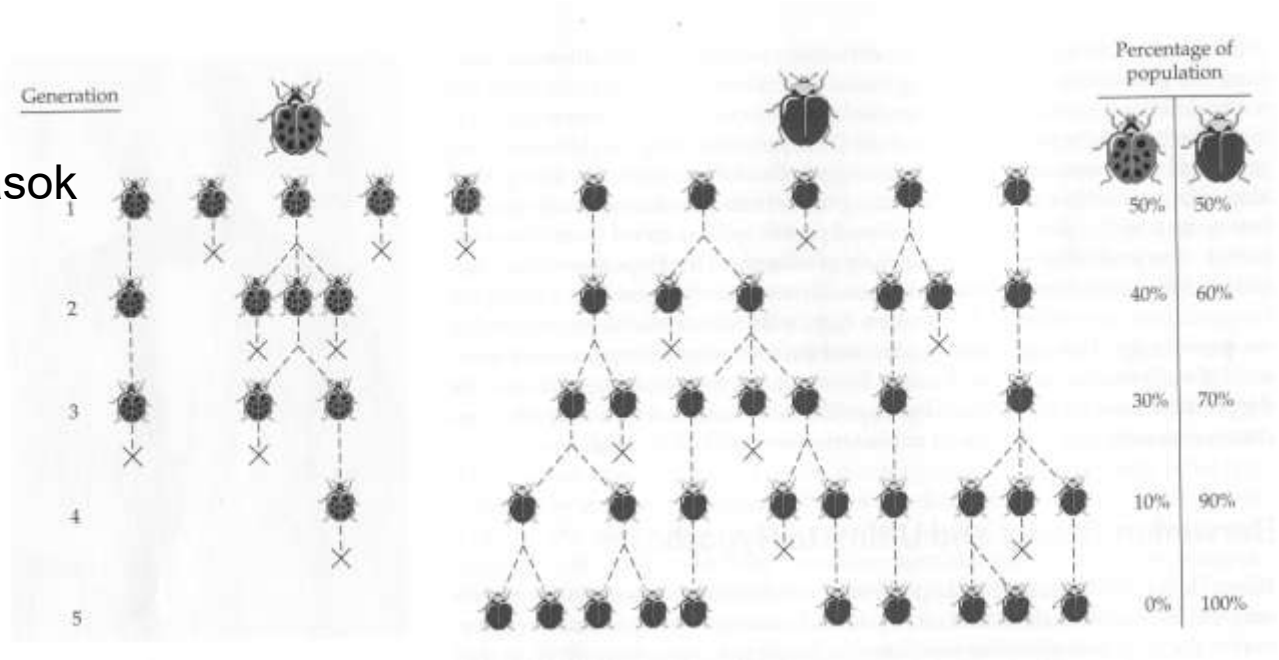
Evolúció és ökológia

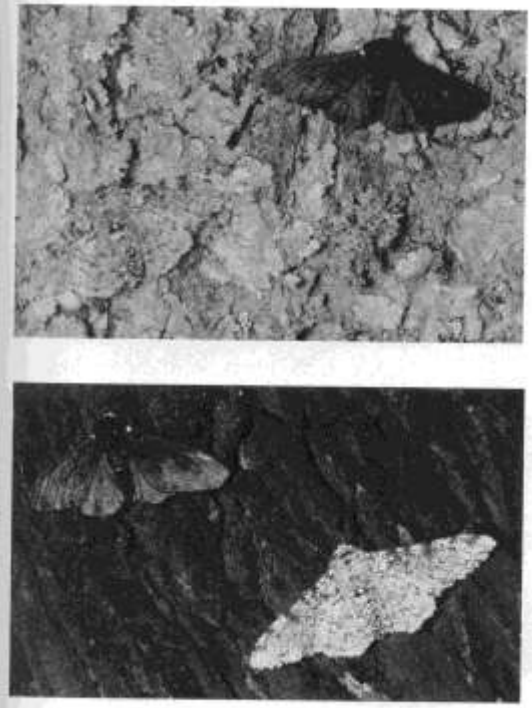
Biológiai evolúció a populációk jellemzőinek időbeli változását jelenti. A géneknek a populációban lévő frekvenciájának generációról-generációra történő változása révén.

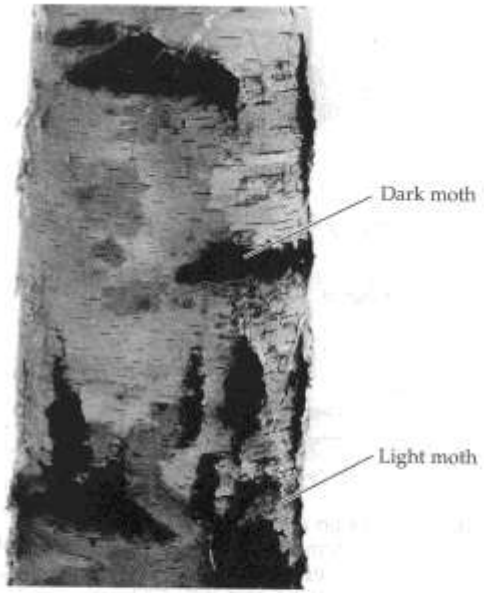
Színház- analógia (HUTCHINSON 1965):

- előadás: evolúció
- színészek: élőlények
- színpad, díszlet: ökológia
- rendező: természetes szelekció

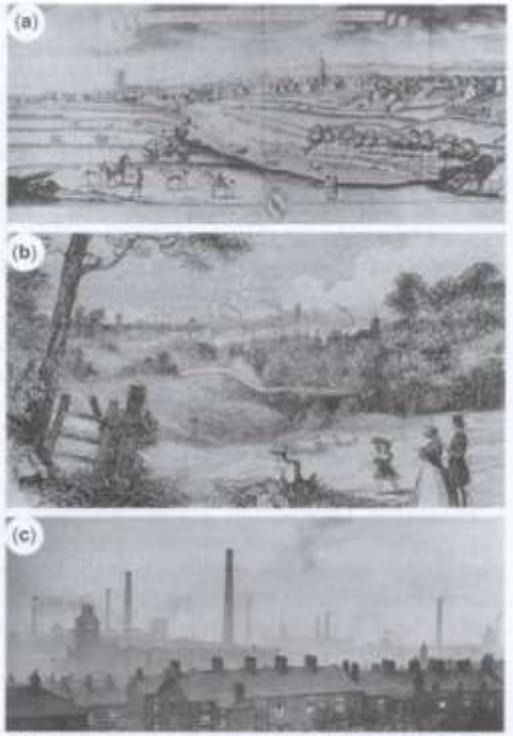
Természetes szelekció: evolúciós időléptékű változások legfőbb mozgatója és mechanizmusa (jelenben is zajlik)







10 The salt and pepper moth *Biston betularia*. One typical (light coloration) individual and one melanic (black) individual are shown in each photograph. Photographs (left) by Michael Tweedie; (right) photograph by Bruce Grant.



13. ábra Manchester környékének látképe (**a**) 1730, (**b**) 1860 és (**c**) 1954-ben. Az **a** és **b** képet ugyanazon a helyen állva készítették, míg a **c** ugyanannak a területnek a képe máshonnan fényképezve (Rudge 2006 nyomán).

Araszoló lepke fajoknál (~800 faj) a sötét változatok (~ 100 faj) gyakorisága növekedett a XX. sz. elején Angliában - ipari melanizmusa

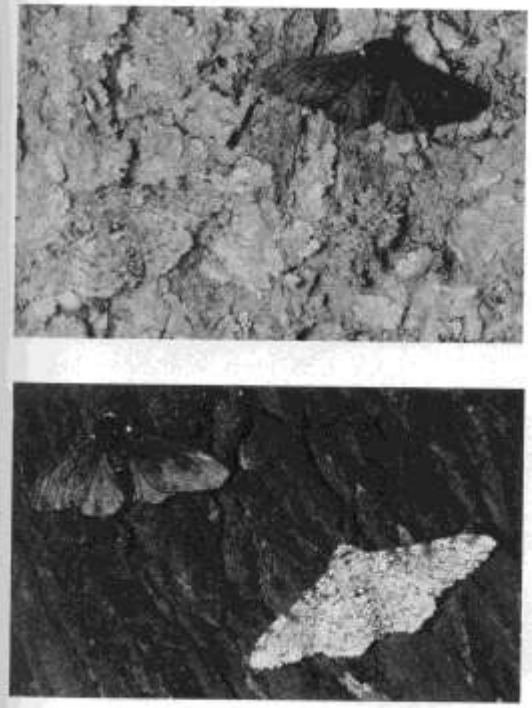
Az evolúciós folyamat gyors is lehet

A városi környezetben kiengedett sötét változatokat kétszer nagyobb valószínűséggel fogták vissza, mint a fehéret

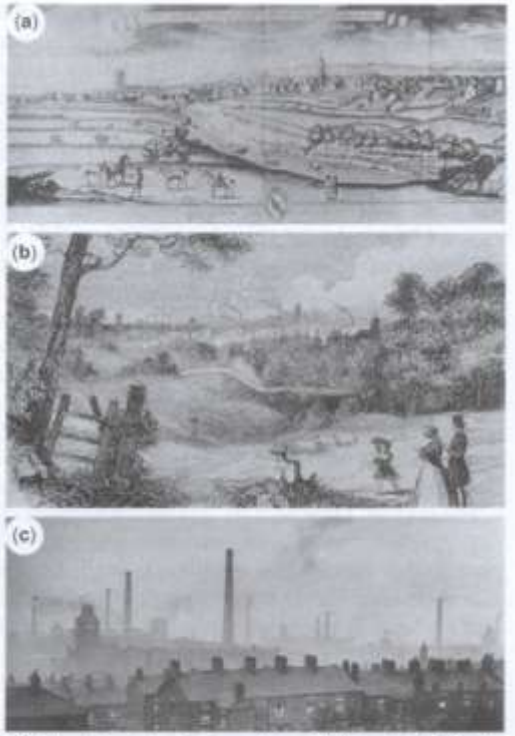
Falusi környezetben fordított helyzet

2. táblázat Szürke pettyesaraszoló lepkék túlélése városon és vidéken.

	sötét változat	világos változat
város		
elengedett (db)	154	82
visszafogott (db)	64	16
visszafogás	**53,20%**	**25%**
falu		
elengedett (db)	473	496
visszafogott (db)	30	62
visszafogás	**6,30%**	**12,50%**

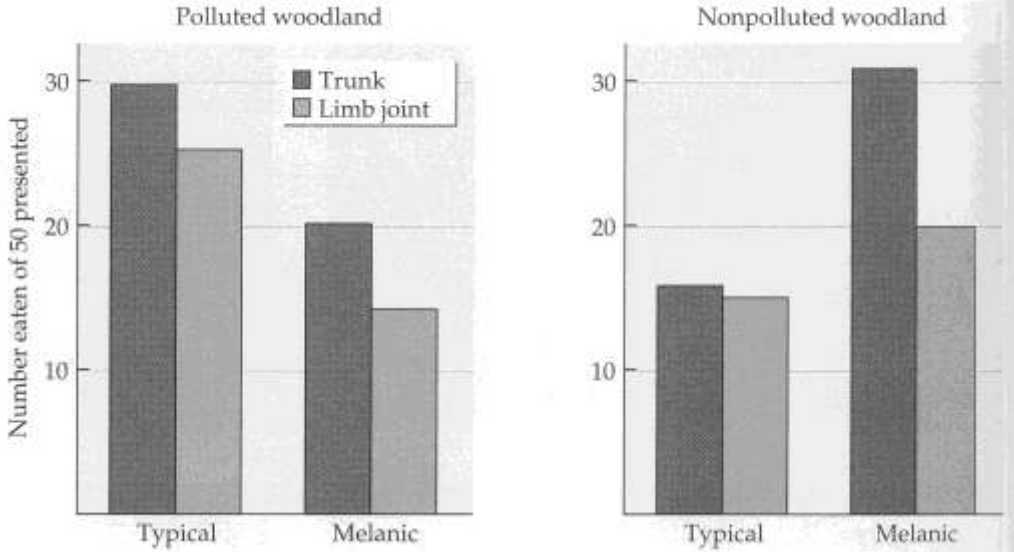


10 The salt and pepper moth *Biston betularia*. One typical (light coloration) individual and one melanic (black) individual are shown in each photograph. Photographs (left) by Michael Tweedie; (right) photograph by Bruce Grant.



13. ábra Manchester környékének látképe (**a**) 1730, (**b**) 1860 és (**c**) 1954-ben. Az **a** és **b** képet ugyanazon a helyen állva készítették, míg a **c** ugyanannak a területnek a képe máshonnan fényképezve (Rudge 2006 nyomán).

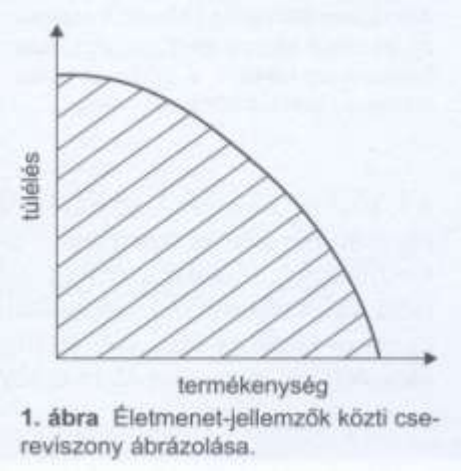
- Araszoló lepkék ipari melanizmusa Angliában
- Többet ettek meg a fehér változatból a szennyezett erdőkben a fák törzsén (trunk), míg a fekete változatot gyakrabban ették meg a nem szennyezett erdőkben a fatörzsön
- Ökotípusok – helyi feltételekhez alkalmazkodó változatok



Evolúció és ökológia

Darwin a természetes szelekcióval magyarázza az Evolúciót:

1. variációk, az egyedek nem egyformák
2. Az utódok száma lényegesen nagyobb, mint a szükséges
3. Versengés az utódok között
4. A leginkább megfelelő fog megmaradni
5. Ha a legmegfelelőbb jellegei öröklődnek, akkor azok átadódnak a következő generációra



1. ábra Életmenet-jellemzők közti cse-reviszony ábrázolása.

Rátermettség (fitnessz): relatív utódszám (evolúciós „siker”)

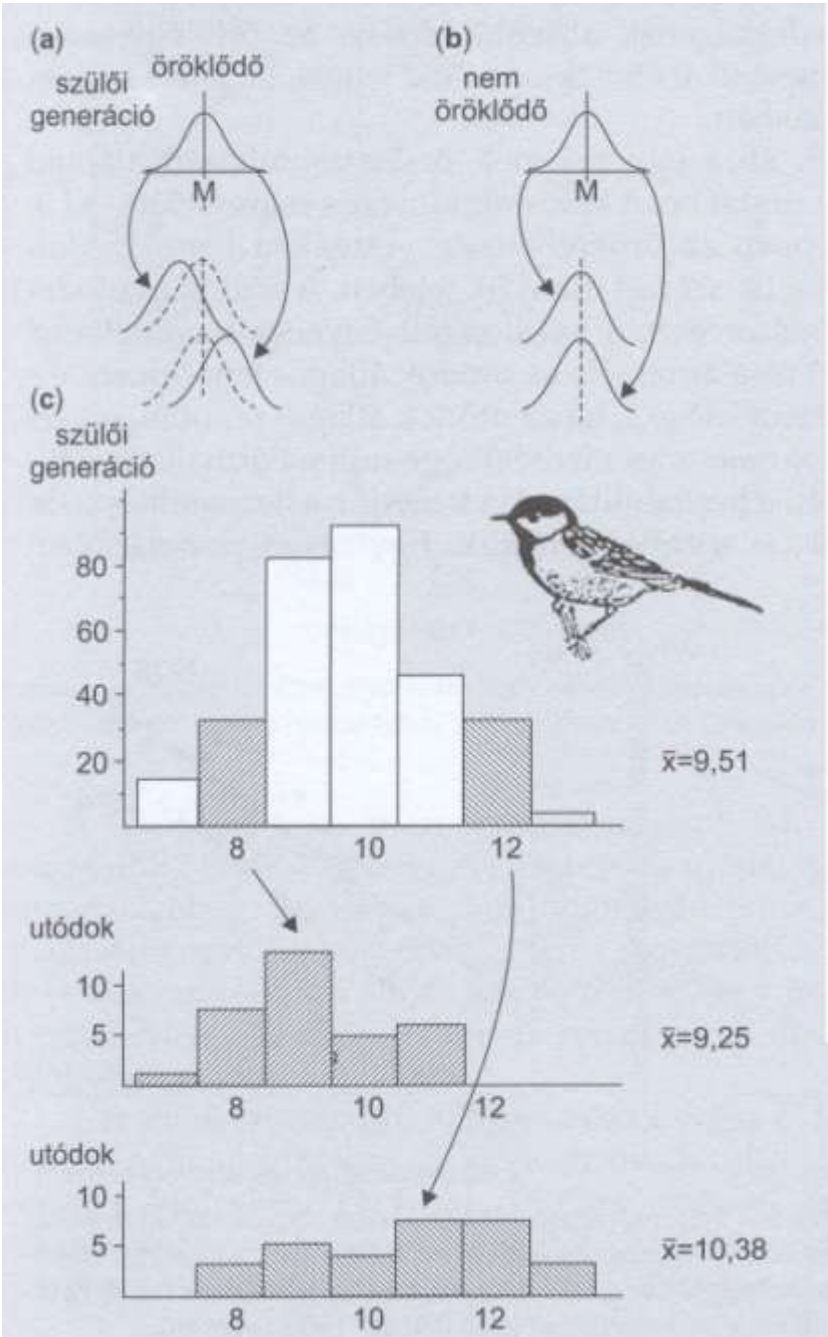
egész élettartamra vontakozik, komponensei:

- túlélés
- szaporodási siker

Ha egy tulajdonság magas rátermettséggel jár->terjed,

ha alacsony rátermettség->ritkul, eltűnik

Adaptáció: a természetes szelekció révén olyan tulajdonságok terjednek el, amelyek jelentősen segítik hordozóik túlélését és szaporodását – ezek az ADAPTÍV JELLEGEK

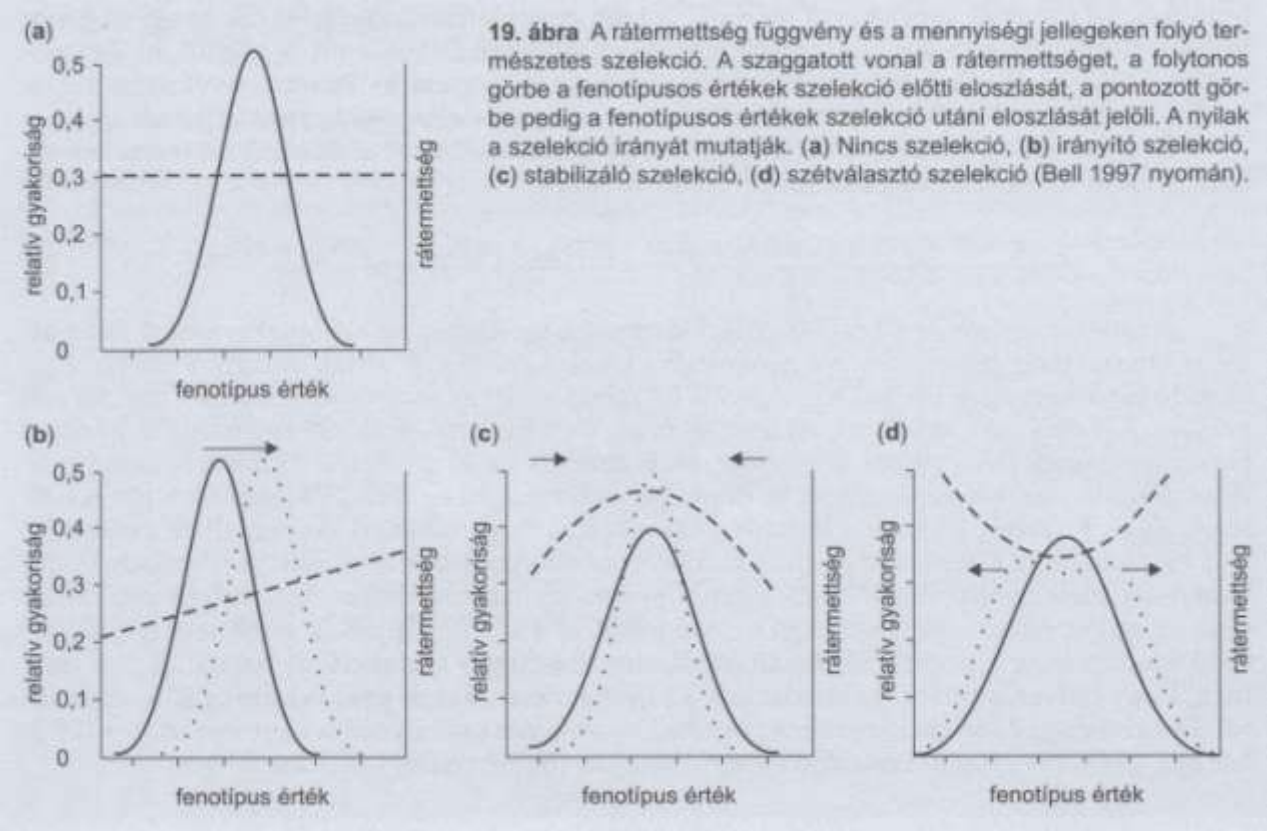


7. ábra Az öröklődő különbségek kimutatására alkalmazott szelekciós vizsgálat. (**a**) Öröklődő különbség, (**b**) környezeti különbség hatása a szélső fenotípusos értékekkel (sávozott oszlopok) rendelkező szülők utódainak populációjára. (**c**) Öröklődő fészekaljméretkülönbség egy hoghe veluwe-i (Hollandia) széncinege odutelepen (NOORDWIJK 1989 nyomán).

Adaptáció

Természetes szelekció révén ha a fenotípus és a genotípus között korreláció, kapcsolat van.

- (a) nincs szelekció
- (b) irányított szelekció, a leggyakoribb mesterséges szelekció típus
- (c) stabilizáló szelekció
- (d) szétválasztó szelekció, főként izolációs mechanizmusok révén történik



19. ábra A rátermettség függvény és a mennyiségi jellegeken folyó természetes szelekció. A szaggatott vonal a rátermettséget, a folytonos görbe a fenotípusos értékek szelekció előtti eloszlását, a pontozott görbe pedig a fenotípusos értékek szelekció utáni eloszlását jelöli. A nyilak a szelekció irányát mutatják. (**a**) Nincs szelekció, (**b**) irányító szelekció, (**c**) stabilizáló szelekció, (**d**) szétválasztó szelekció (Bell 1997 nyomán).

Stabilizáló szelekció az újszülöttek testtömege esetében

.

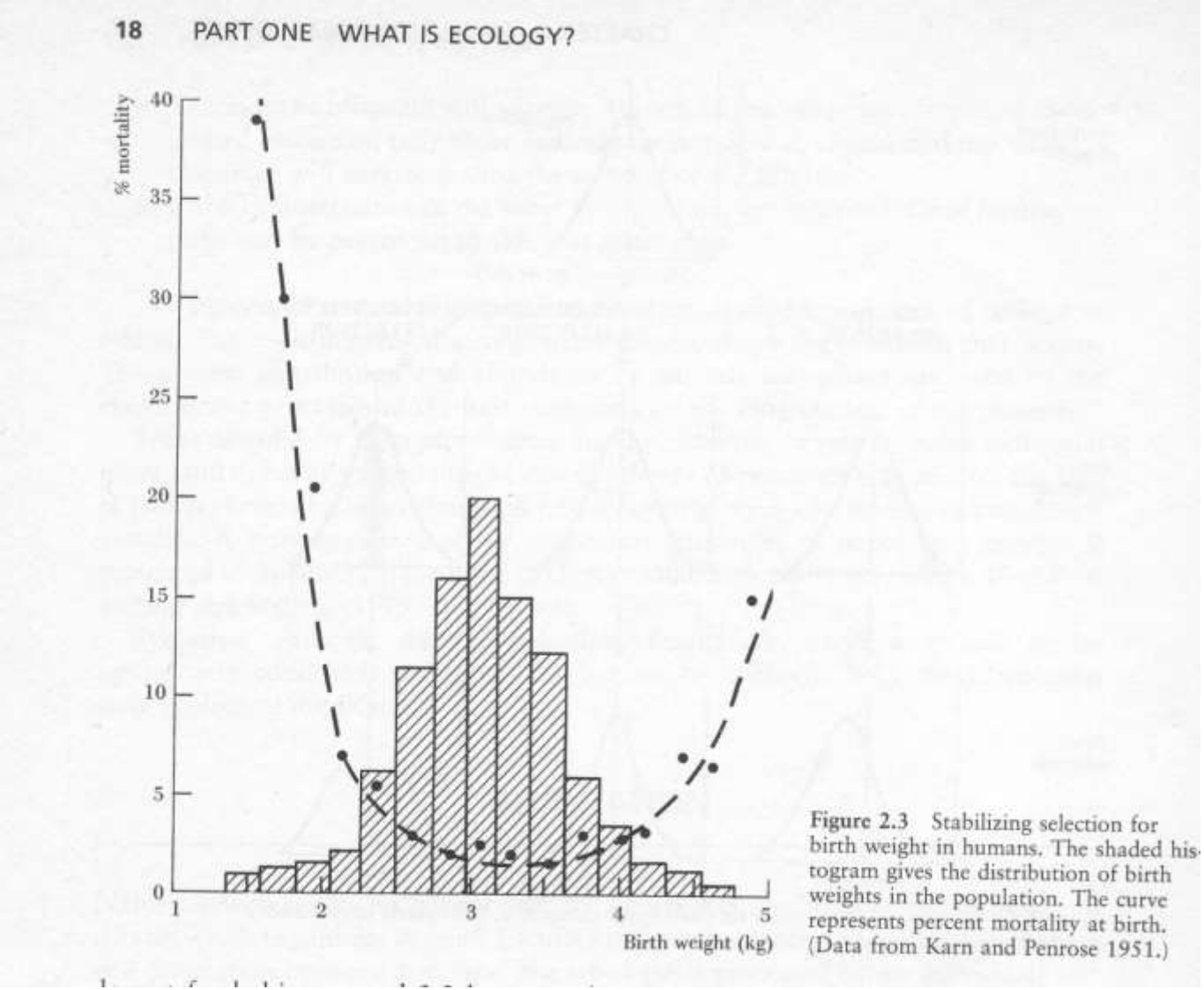
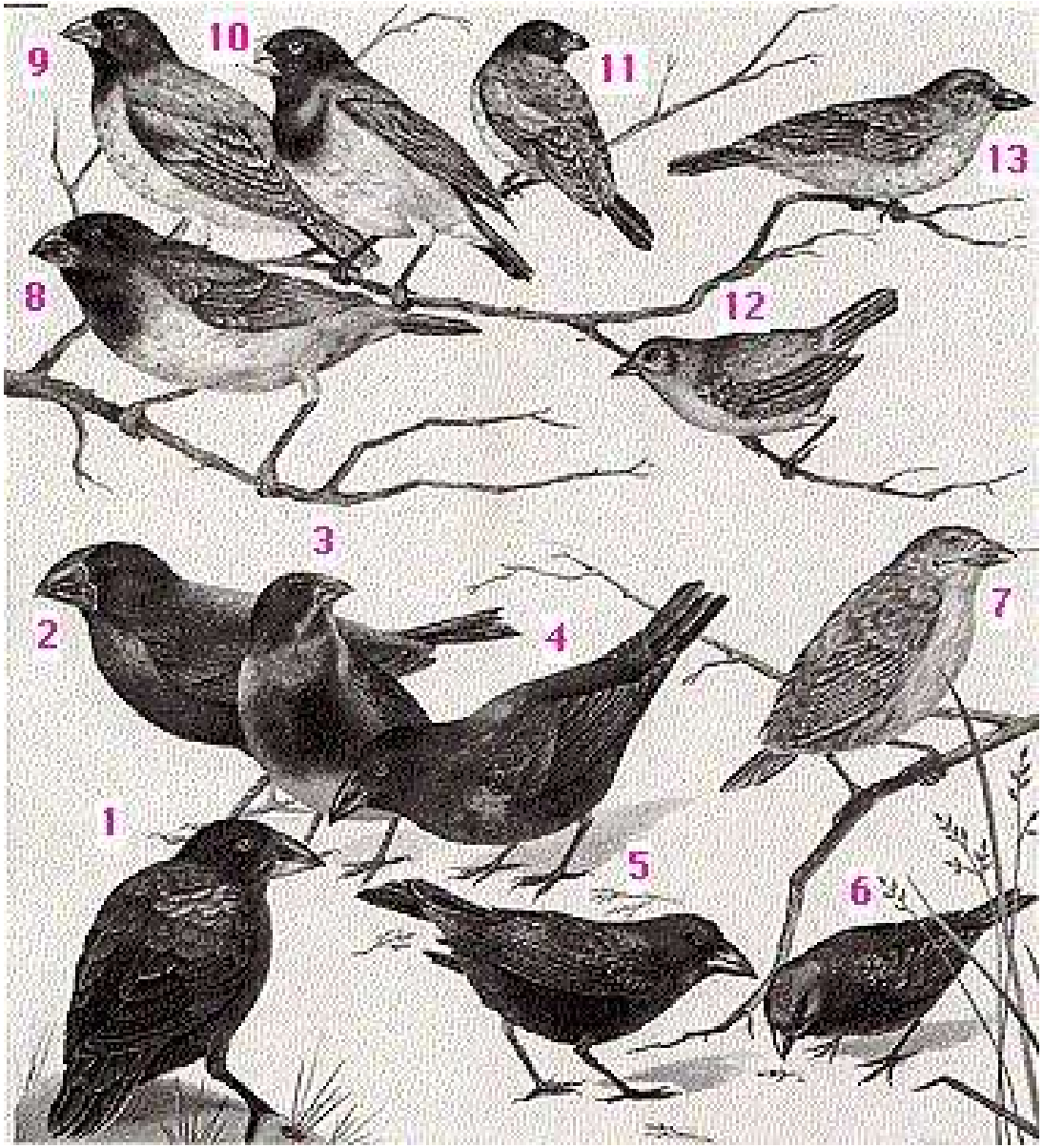


Figure 2.3 Stabilizing selection for birth weight in humans. The shaded histogram gives the distribution of birth weights in the population. The curve represents percent mortality at birth. (Data from Karn and Penrose 1951.)

Darwin pintyek, Galapagos szigetek
Adaptív radiáció – szétválasztó szelekció

1. Large cactus finch (Geospiza conirostris)
2. Large ground finch (Geospiza magnirostris)
3. Medium ground finch (**Geospiza fortis**)
4. Cactus finch (Geospiza scandens)
5. Sharp-beaked ground finch (Geospiza difficilis)
6. Small ground finch (Geospiza fuliginosa)
7. Woodpecker finch (Cactospiza pallida)
8. Vegetarian tree finch (Platyspiza crassirostris)
9. Medium tree finch (**Camarhynchus pauper**)
10. Large tree finch (**Camarhynchus psittacula**)
11. Small tree finch (Camarhynchus parvulus)
12. Warbler finch (Certhidia olivacea)
13. Mangrove finch (Cactospiza heliobates)

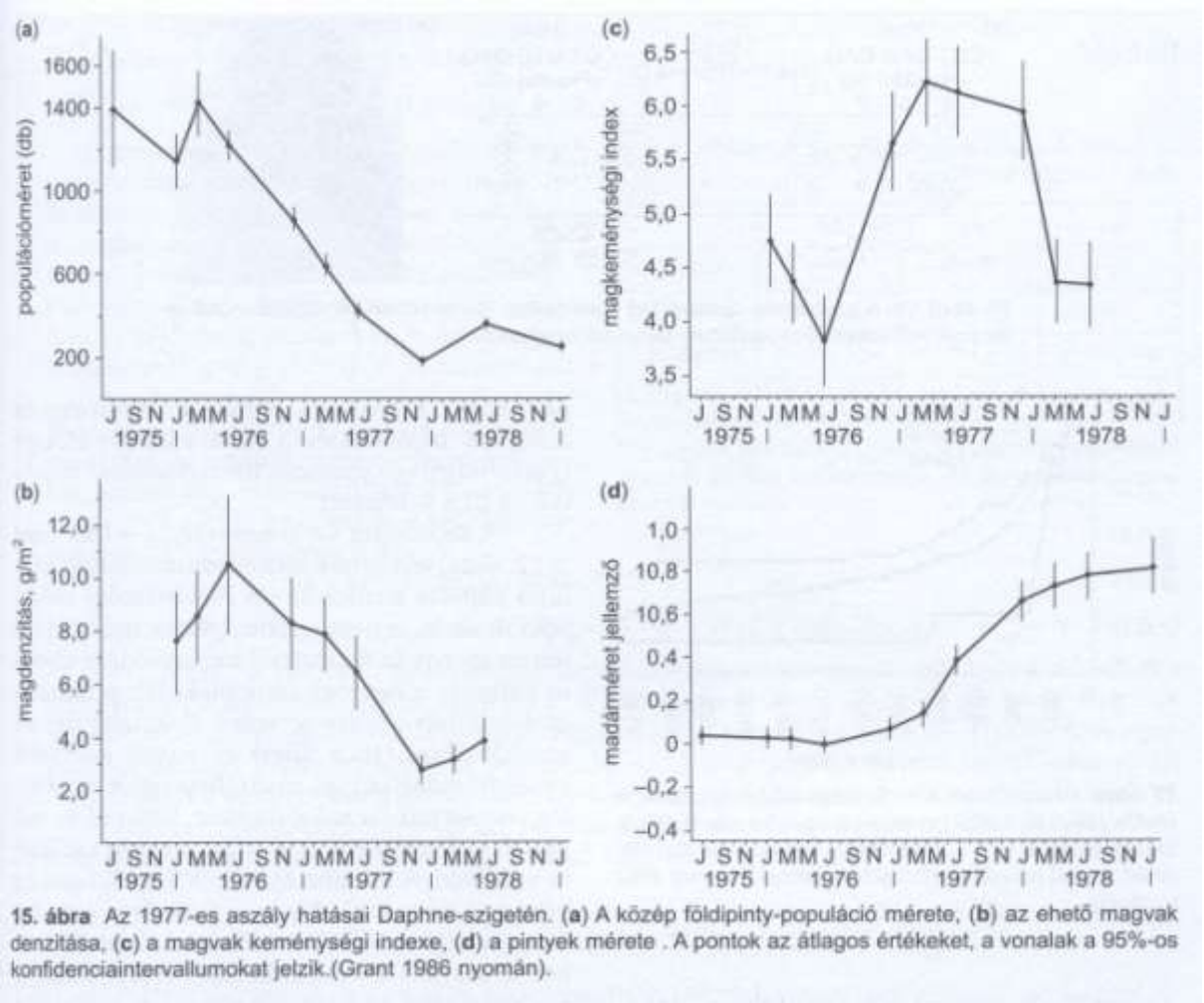


film

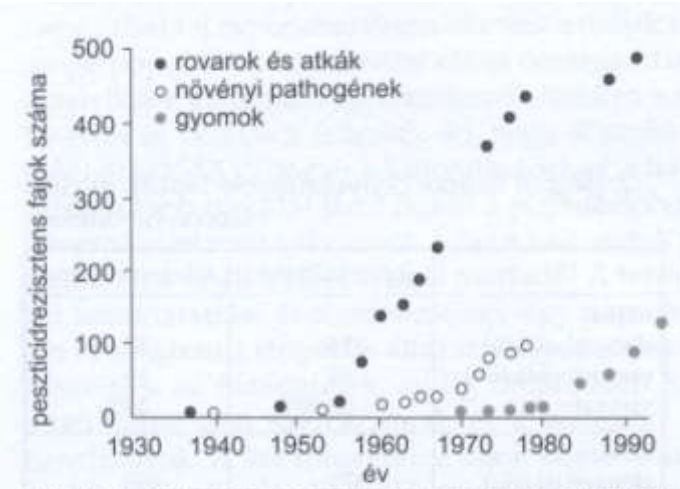
Szelekció – gyors lezajlás is bekövetkezhet

Természetes körülmények között akár néhány év alatt is jelentős változások

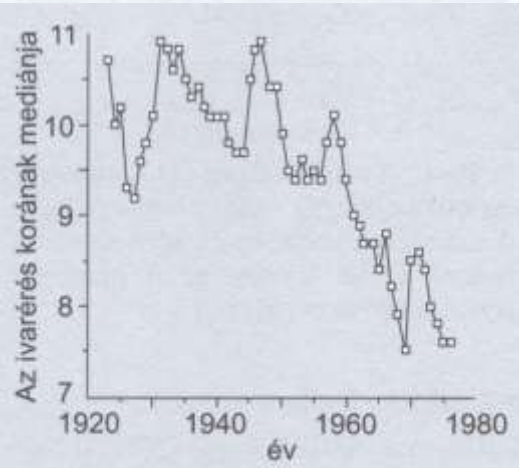
Emberi tevékenység hatására is gyors folyamatok



15. ábra Az 1977-es aszály hatásai Daphne-szigetén. (**a**) A közép földipinty-populáció mérete, (**b**) az ehető magvak denzitása, (**c**) a magvak keménységi indexe, (**d**) a pintyek mérete . A pontok az átlagos értékeket, a vonalak a 95%-os konfidenciaintervallumokat jelzik.(Grant 1986 nyomán).



14. ábra Az ismert peszticidrezisztens fajok számának növekedése 1938 és 1992 között (Conner és Hartl 2004 nyomán).



8. ábra Az ivarérés korának alakulása 1920 és 1980 között a közönséges tőkehal (*Gadus morhua*) északi sarki populációjában (Law 2000 alapján).

Speciáció - Fajképződés

- Allopatrikus, földrajzi elkülönülés
- Szimpatrikus, élőhelyi elkülönülés
- Parapatrikus, széli területeken

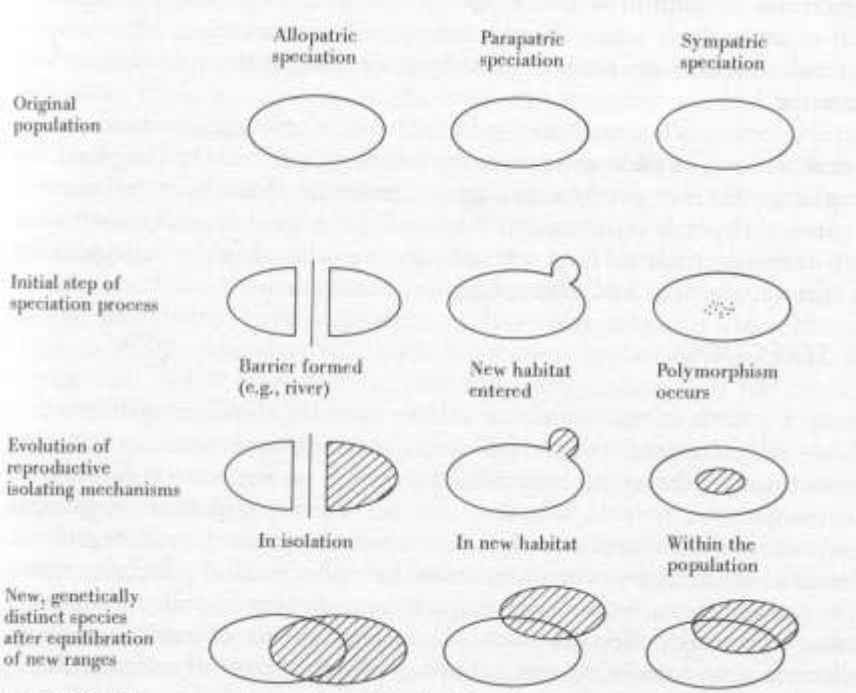


Figure 2.8 Three general hypotheses of speciation. Allopatric speciation is probably the most common type.

Genetikai sodródás: a populáció genetikai összetételének (allélgyakoriságának) változása a szaporodó populáció véges mérete miatti véletlenszerű változás miatt

Szelekció egysége

Szelekció a fenotípusra hat

Egysége:

Faj ?

Csoport ?

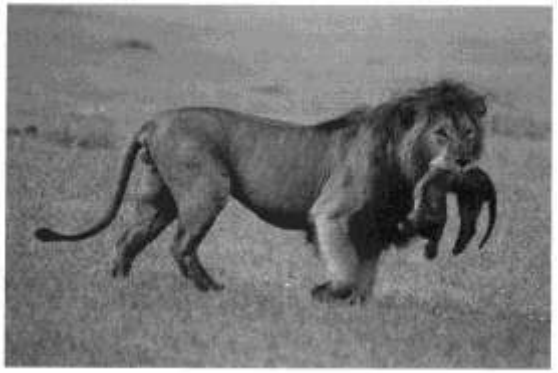
Egyed?

Gén ?!

másolatok formájában hosszú ideig létezik, elterjedhet

- adaptáció: a konkurens allél rovására történő felszaporodást szolgálja („Önző gén” elmélet, WILLIAMS 1966, DAWKINS 1976)

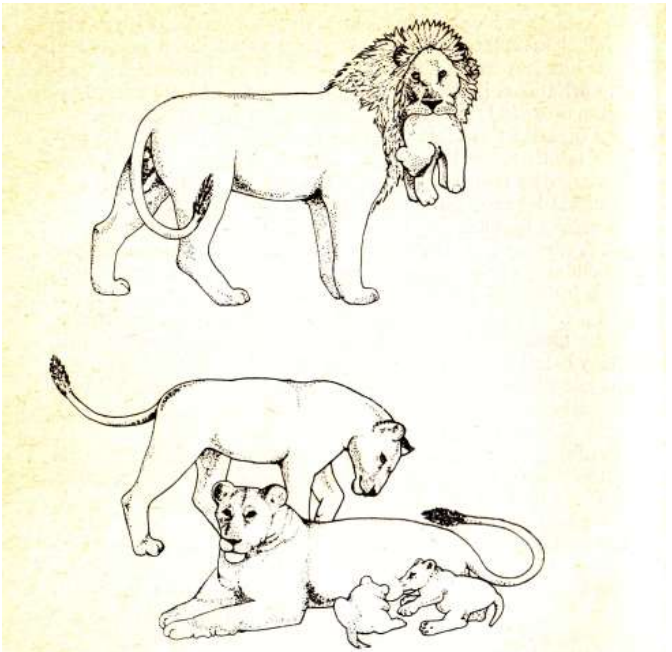
- Az egyed az egyedet alkotó gének „túlélőgépe”
- Az egyed nem, de az egyedet alkotó gének hallhatatlanok lehetnek
- Olyan génnek találkozunk akik a vetélytársaikhoz képest sikeresebbek (nagyobb fitness)
  - Több saját életképes és szaporodó utód – akár más egyedek kárára is (pl. oroszlánok)
- Önző gének és altruisztikus viselkedések
  - Önzetlenség a közeli rokonok esetében a leggyakoribb – hasonló géneket hordozó egyedek



Példa: Serengeti NP (Tanzánia) oroszlánjai

3-12 nőstény: rokonok

1-6 hím: általában rokonok, 2-3 évig uralnak egy csoportot



1.1. ábra
Saját haszon és altruizmus az oroszlánfalkában. *Fent:* ha egy új hím a falka vezéregyede lesz, akkor megöli azokat a fiatalokat, amelyek elődjétől származnak. *Alul:* egy nőstény a sajátja mellett a testvéregyed kölykét is szoptatja

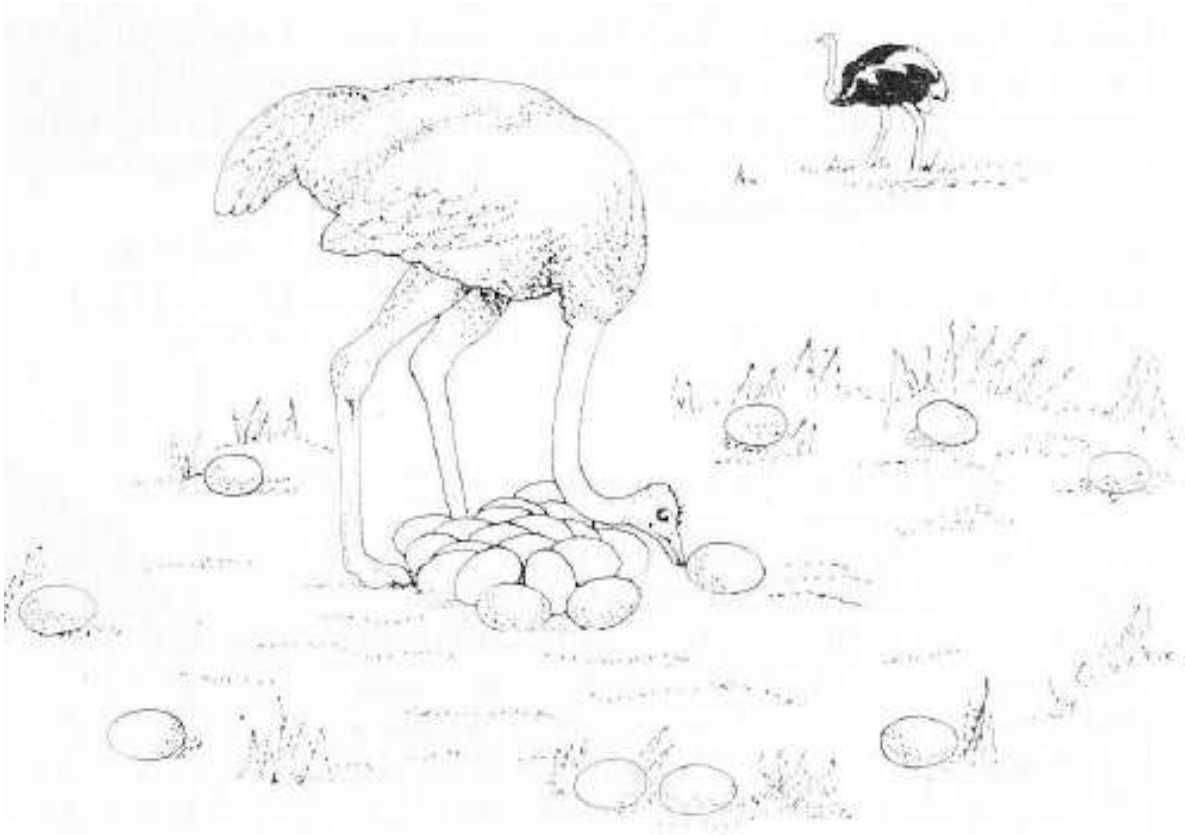
Megfigyelések:

1. Szaporodás szinkronizált (falkán belül)
   - azonos korú utódokat könnyebb felnevelni, közös szoptatás, fiatal hímek egy időben együtt hagyhatják el a csoportot

2. Fiatal kölyköket a falka új hímjei elpusztítják
   - nőstények hamarabb válnak újra fogamzóképessé, szinkronizáltan tüzelnek

3. Szaporodási időszakban egy nőstény sorozatosan (15 percenként) párosodik a csapat hímjeivel, de 3000 párzásból átlagosan egy utód
   - a hímek között csökken a párzásért folyó vetélkedés

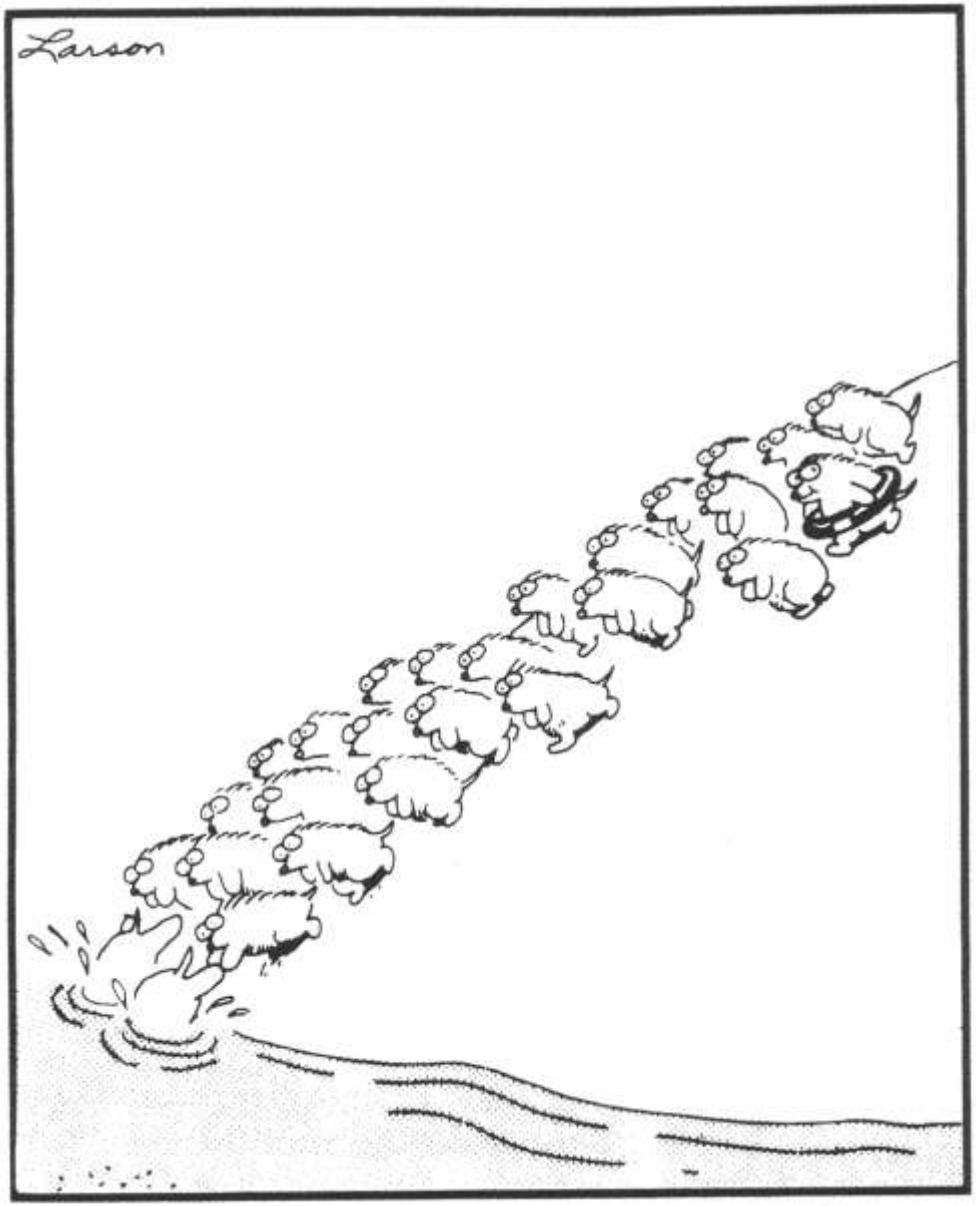
Példa: Struccok látszólag önzetlen magatartása



9.4. ábra
A struccok közös fészke. A főtojó költi ki és őrzi a tojásokat. A melléktojók tojásait a fészek peremére gurítja, ahol azok áldozatul esnek a ragadozóknak, vagy nagyon felmelegedve elpusztulnak

Csoport – egyéni érdek?

.



Evolúciósan Stabil Stratégia (ESS)



Egyéni <-> csoport érdek

Optimális <-> stabil magatartás

<u>Galamb (Dove) – héja (Hawk) modell</u>

győzelem: 50 pont; várakozás: 10 pont;
sérülés: -100 pont

Győzelem esélye ha két azonos típusú egyed találkozik 50%

(a) Pay-offs: Winner +50 Injury −100
Loser 0 Display −10

(b) Pay-off Matrix: average pay-offs in a fight to the attacker

	Opponent	
Attacker	Hawk	Dove
	(a)	(b)
Hawk	$\frac{1}{2}(50) + \frac{1}{2}(-100) = -25$	+50
	(c)	(d)
Dove	0	$\frac{1}{2}(50-10) + \frac{1}{2}(-10) = +15$

galamb-galamb
győztese: 40 pont
vesztese: -10 pont

héja-galamb
győztese: 50 pont
vesztese: 0 pont

héja-héja küzdelem
győztese: 50 pont
vesztese: -100 pont ,

- stabil stratégia arány, ha van héja és galamb is és az átlagos nyereségük megeggyező

- pl. h - héják aránya

1-h - galambok aránya

Költség-haszon:

héja $H = -25h + 50(1-h)$

galamb $G = 0h + 15(1-h)$

Stabil stratégia arány esetén: $H = G$

$h_{héja} = 7/12$

$h_{galamb} = 5/12$

vagyis Evolúciósan Stabil Stratégia (ESS) ha:

1. Az egyedek 7/12-e héját az egyedek 5/12-e galambot játszik (tiszta stratégia)

vagy

2. Minden egyed vagy héját vagy galambot játszik 7/12 ill. 5/12 valószínűséggel (kevert stratégia)

- nettó nyereség ESS esetén (héja és galamb): **6,25!**

  - héja: (-25 x 7/12) + 50 (5/12) = 6,25

  - galamb: (0 x 7/12) + 15 (5/12) = 6,25

- nettó nyereség **- csak galamb: 15! – optimális, de nem stabil!!!**

- ESS: 6,25 – nem optimális, de stabil!!!

1. A legjobb stratégia mások viselkedésétől függ (frekvencia függő). Nincs legjobb stratégia, csak ESS, amely az adott populációban jelenlévő stratégiáktól és azok költség/haszon jellemzőitől függ.

2. Az ESS startégia az egyes viselkedési egységek költség/haszon értékétől függ (pl. a megadott számoktól a modellben - pl. ha a haszon >>> veszteség - tiszta héja stratégia). Ez a természetben sok tényezőtől függ és időben és térben változhat.

Példák a természetben:

Komoly harcok (túlsúlyban a héja stratégia) - nyereség >>> veszteség

- pl. Gímszarvas
- pl. Narvál - 60%-on sérülés
- pl. Oroszlánfókák

Csak lovagias tornák (túlsúlyban a galamb stratégia) – nyereség <<< veszteség

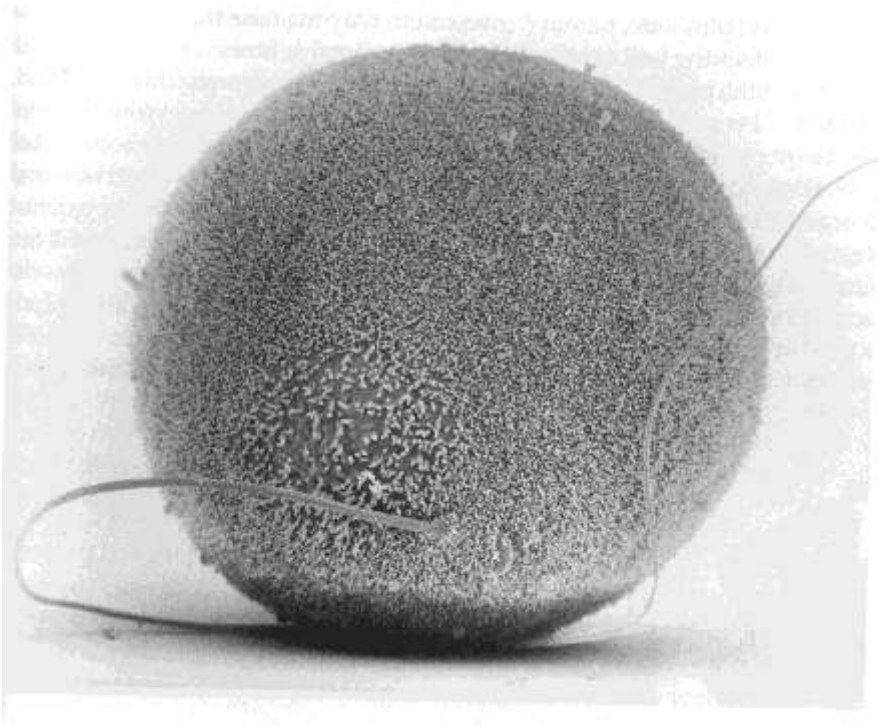
- pl. Csörgő kígyó

Evolúció a mindennapokban

Konfliktusok:

- Ivarok között (az egyik ivar lényegesen többet ad a leendő utódnak ezért kevesebb utóda lehet mint a másik ivarnak, amely így több utódra tehet szert)

- Szülő-utód között (az utódgondozás a szülők további utódainak terhére történik)



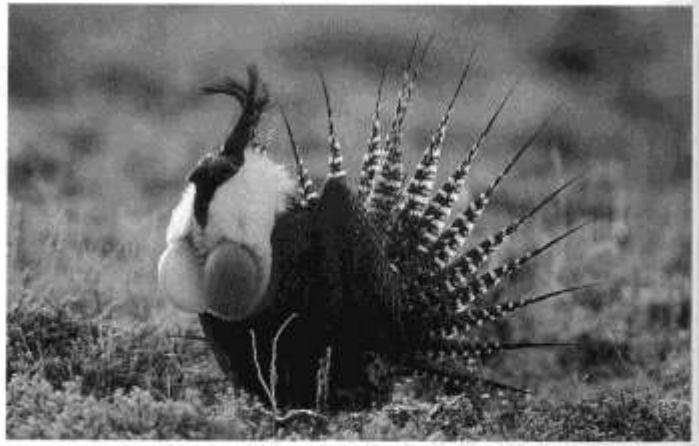
A kevesebb potenciális utódra számítható ivar számára döntő fontosságú a megfelelő pár kiválasztása – ők választanak

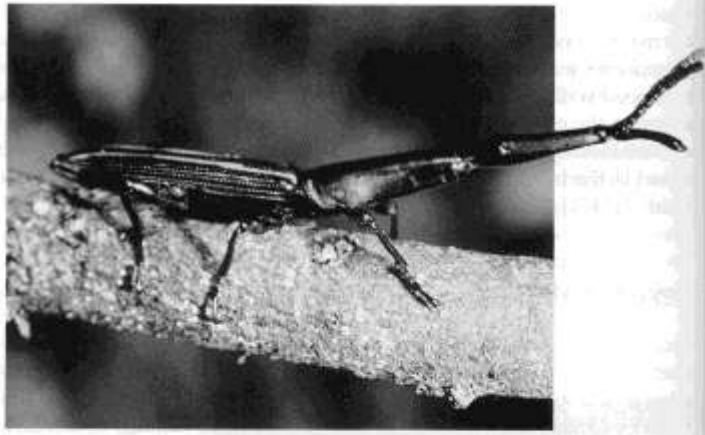
Szexuális szelekció:

Olyan jellegek szelekciója, amely a párzási, párválasztási sikerességet növelik azon ivarnál, amely a másik ivarnál több potenciális utódra számíthat

Ivarok között és Ivaron belül







12 Sexually selected "ornaments" of males. Darwin believed that sexual selection via female choice was responsible for the evolution of elaborate plumage and remarkable displays in male birds such as the quetzal (left) and the sage grouse (top right). Darwin argued that the strange horns and snouts of certain beetles (bottom right) also arose via female choice, although males actually use these structures primarily as weapons when fighting for mates. Photographs by Bruce Lyon; Marc Dantzker; and the author.

Szexuális szelekció

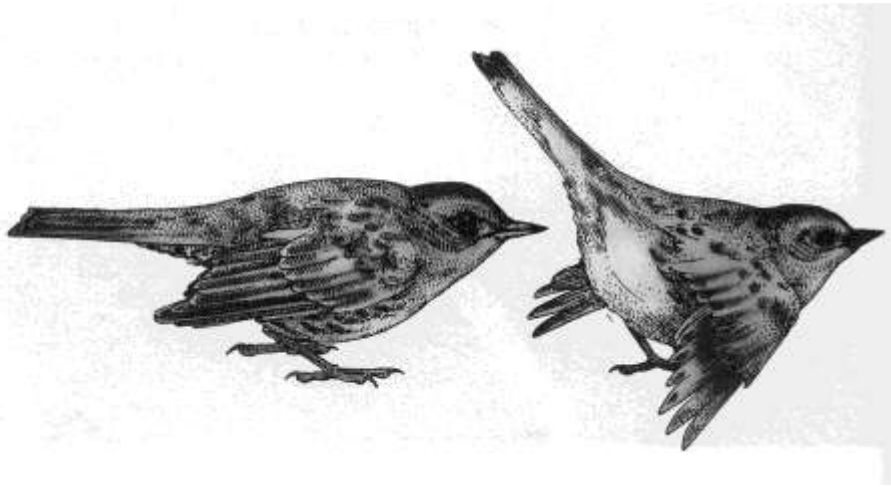
Ivaron belül



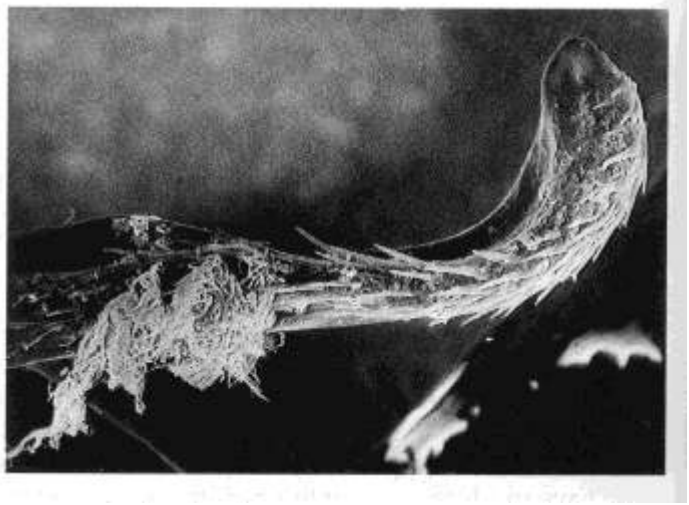
Spermium kompetíció

Ivaron belül – párzás után is zajló versengés a hímek között





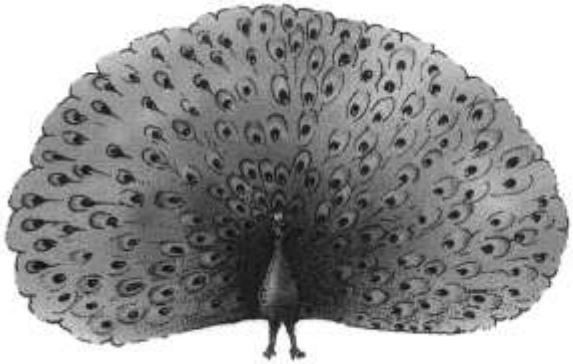


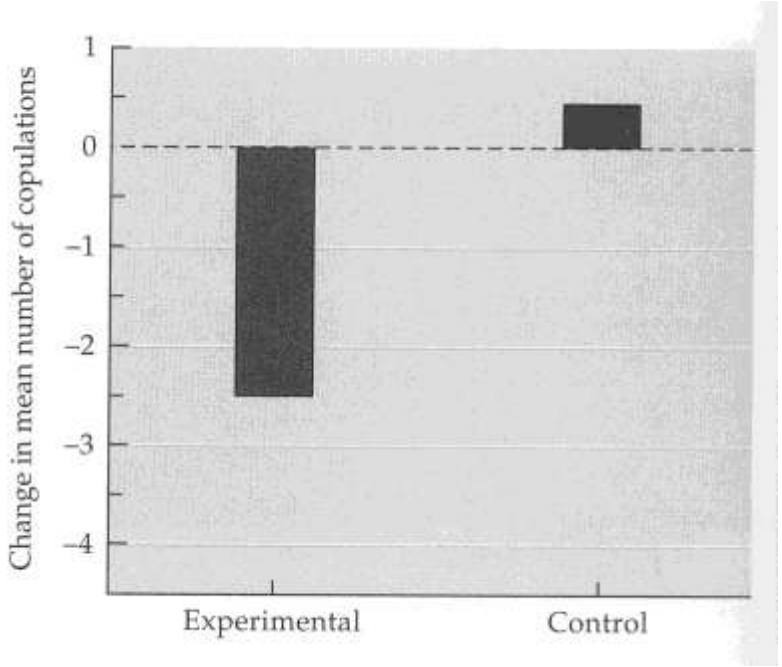


Szexuális szelekció

Ivarok között - Hölgyválasz

38 Removal of eyespots from a peacock's tail reduces his attractiveness to females. After 20 eyespots had been cut from their tails, males averaged two fewer mates in the following breeding season compared with their performance in the previous year. After Petrie and Halliday [906].





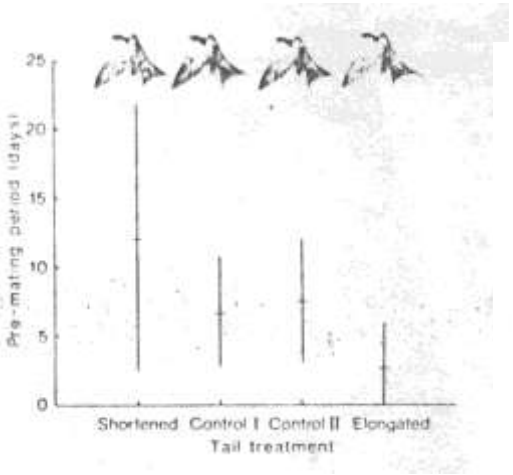
Ivarok közötti szelekció

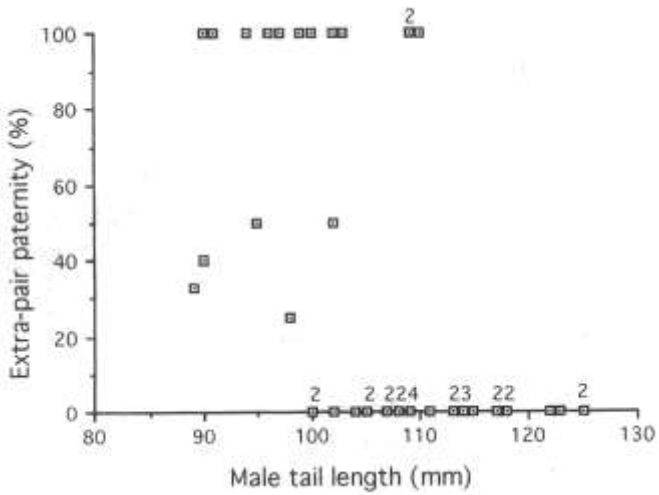
Füsti fecske

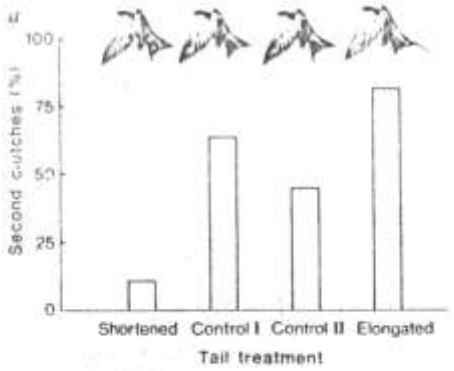
- Tojók a hosszabb farok tollú hímeket preferálják
- Tojók a szimmetrikusabb farok tollú hímeket preferálják

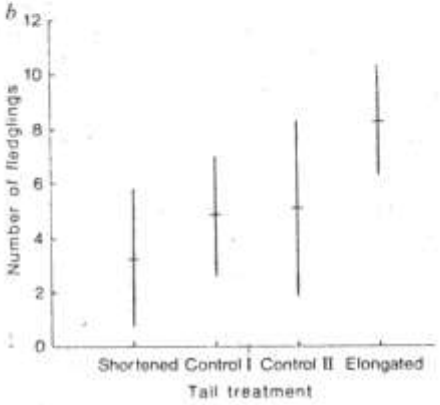
Hölgyválasz

Handicap (hátrány) hipotézis









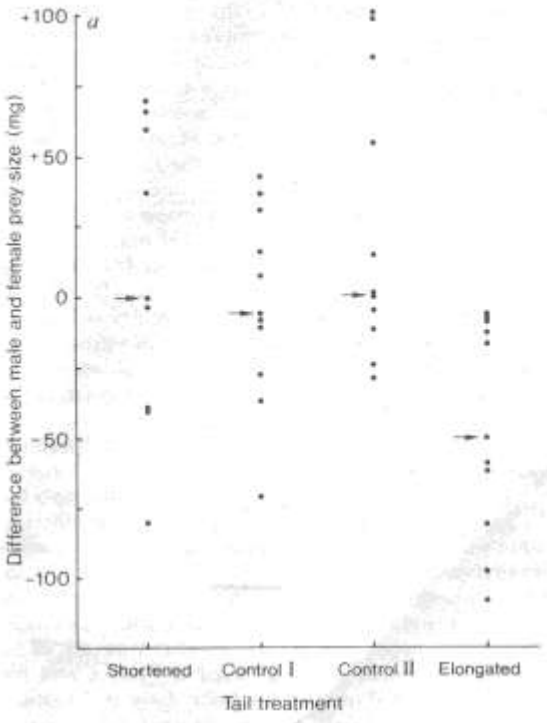


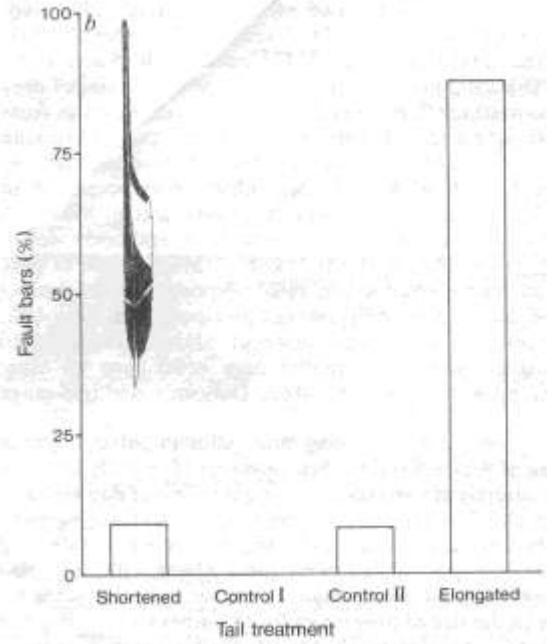
Miért nem hosszú minden hím faroktolla?

A mesterségesen meghosszabbított faroktollú hímeknek rövidebb faroktoll a következő évben, több vedlési hibával – túlélési nehézségek

Csak a legjobb kondícióban lévők engedhetik meg maguknak a hosszú faroktollat.

Nemcsak a toll hossza, hanem a tollak szimmetriája is fontos





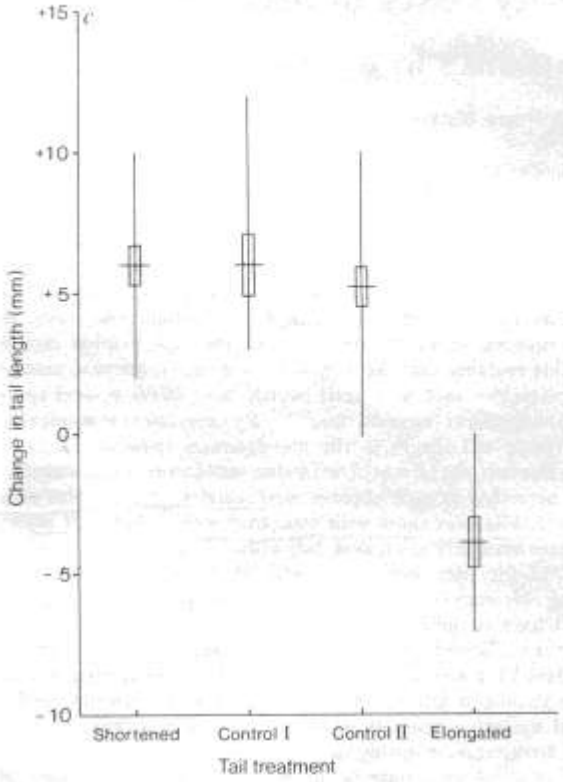


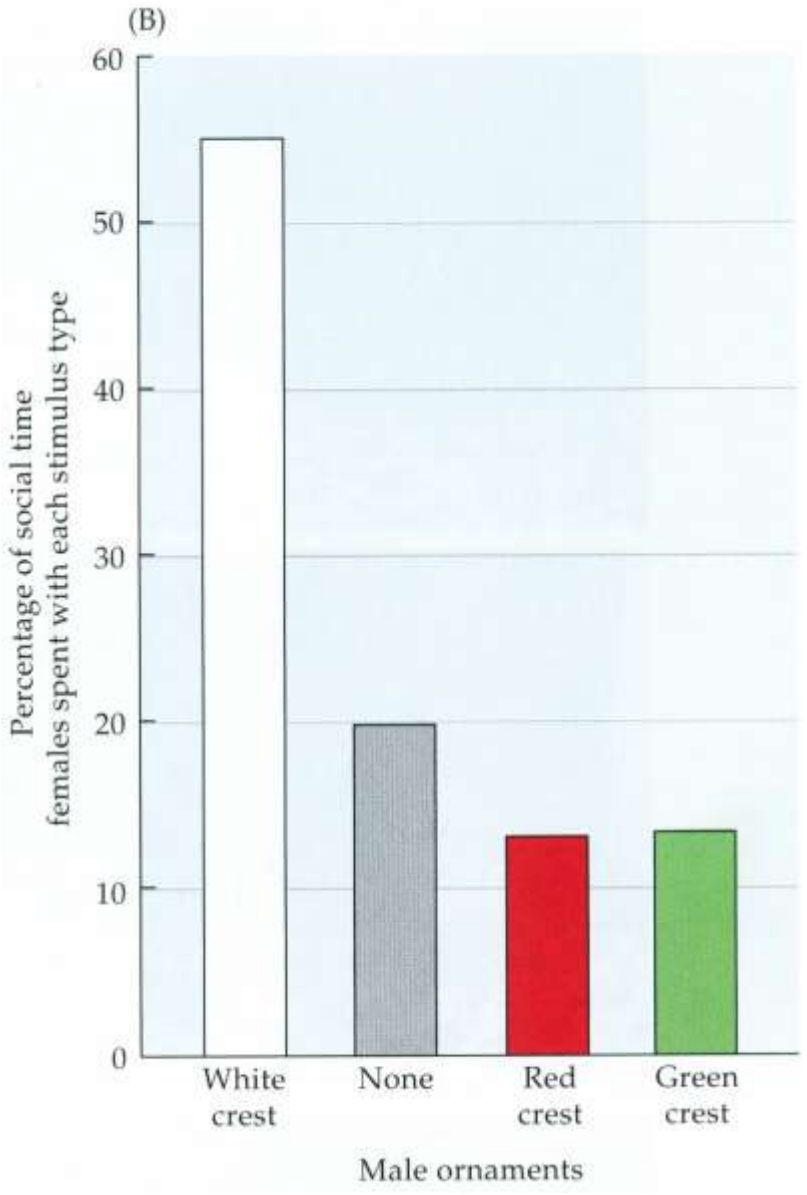
FIG. 1 *a*, Difference in median prey size (mg) taken by males and their mates to offspring aged 8–12 d in their first brood in relation to tail-size manipulation. Arrows indicate medians for each group. The difference in prey size differed among groups ($F = 5.25$, $P < 0.01$). The group with elongated tails differed from all other groups ($P < 0.02$, Duncan's multiple-range test), whereas other groups did not differ ($P > 0.10$). *b*, Proportion of male swallows having fault bars in their tail and wing feathers in relation to tail-size manipulation during the preceding breeding season. The thin white bar (arrow) on the drawing of the feather represents a fault bar. Sample sizes are 11, 9, 12 and 8 for the four groups. Frequency of males having fault bars differed among groups ($P = 3.94 \times 10^{-6}$, Fisher exact probability test). All pairwise comparisons between males with elongated tails and other groups of males were statistically significant ($P < 0.01$, Fisher exact probability test), whereas other pairwise comparisons were non-significant ($P > 0.10$). *c*, Change in tail length of male swallows from one year to another as a result of moult in relation to tail-size manipulation during the preceding breeding season. Values are means (horizontal lines), ±s.d. (vertical bars), and ranges (vertical lines). Sample sizes are 11, 9, 12 and 8 for the four groups. Change in tail length differed among groups ($F = 22.29$, $P < 0.001$, one-way analysis of variance). The group with elongated tails differed from all other groups ($P < 0.01$, Duncan's multiple-range test), whereas all other comparisons were non-significant ($P > 0.10$). Tail length did not differ among groups before treatment ($P > 0.10$, analysis of variance), but did so after moult ($F = 4.41$, $P < 0.01$).

Hímek esélye -> nőstények gyengéjének felderítése (sensory exploitation)

- zebrapinty

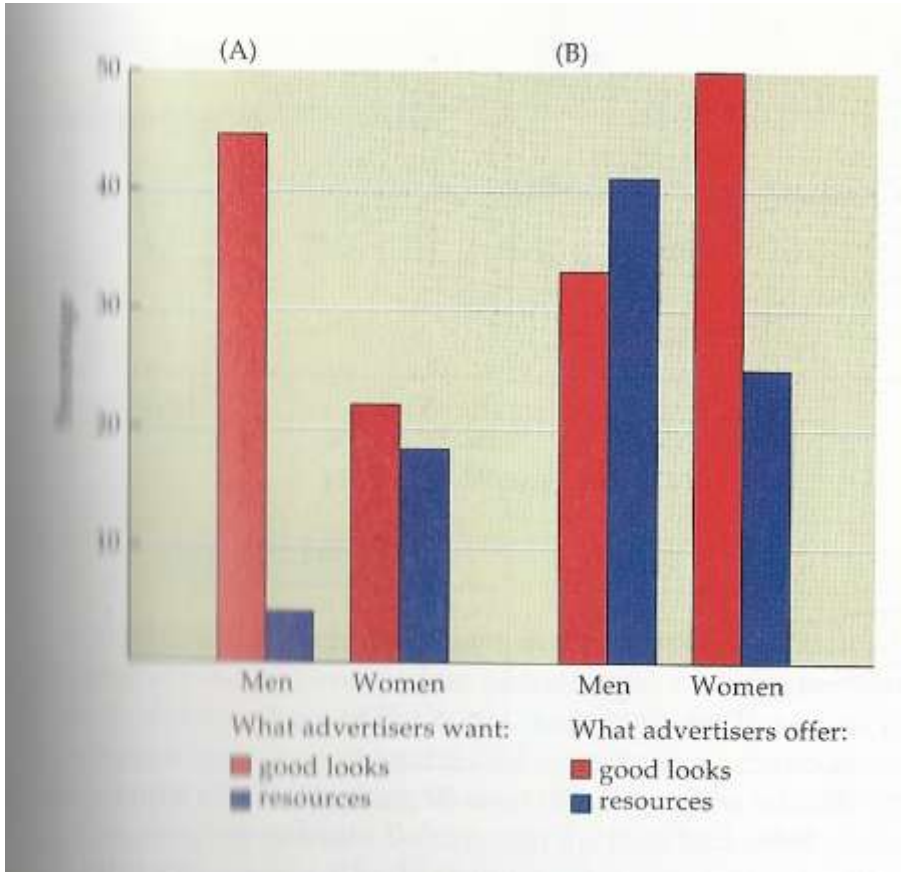


A hímek fejének tetejére ragasztott fehér toll növelte a tojók érdeklődését a párválasztás során.



Sikeresek lehetnek olyan viselkedési/morfológiai jellegek, amelyek vonzóak a másik ivar számára, ezért azok elterjedhetnek.

Az ember valami más ???

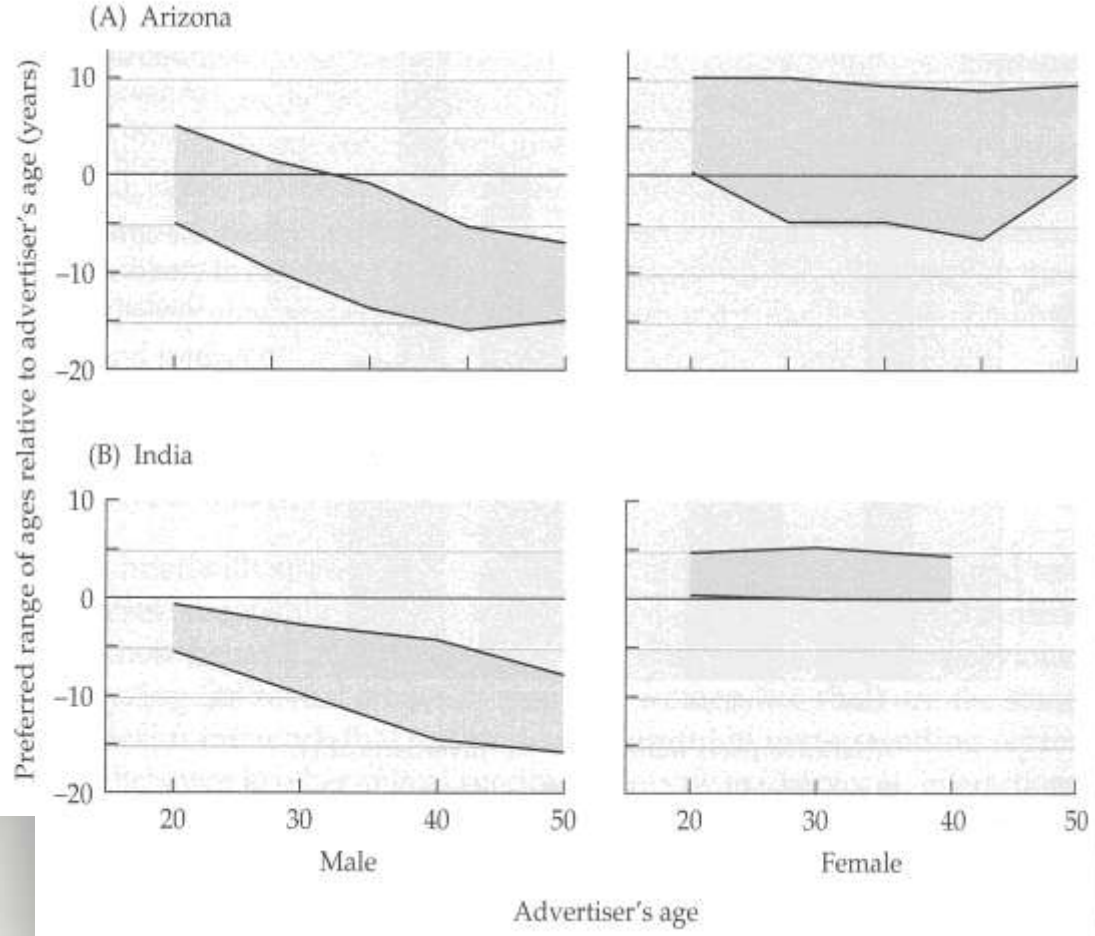


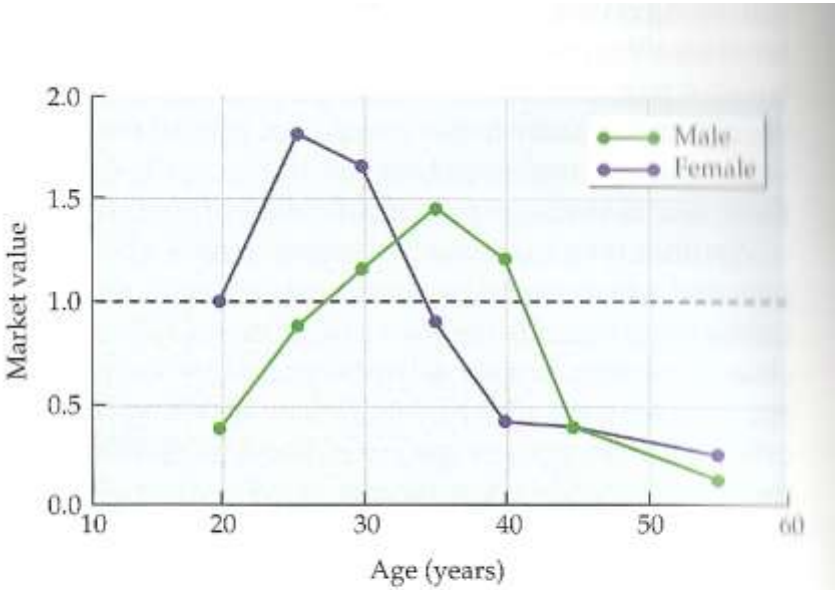
Az állatvilágban jellemző hím-nőstény szerepektől való eltérés az embernél

Mit várnak el (want) a férfiak (Men) és a nők (Women) a párkeresési hirdetésekben a leendő partnertől (bal oldali két oszlop), milyen tulajdonságaikat emelik ki (offer) magukról (jobb oldali két oszlop)

Piros oszlopok- jó kinézet, Kék oszlopok – jó anyagi körülmények

6 Different cultures show similar mate preferences. Men advertise for younger women and women advertise for older men in both (A) the *Arizona Solo* and (B) the *Times* of New Delhi, India. The advertisers indicated their own age and the maximum and minimum ages they would accept in potential partners. After Kenrick and Keefe [613].

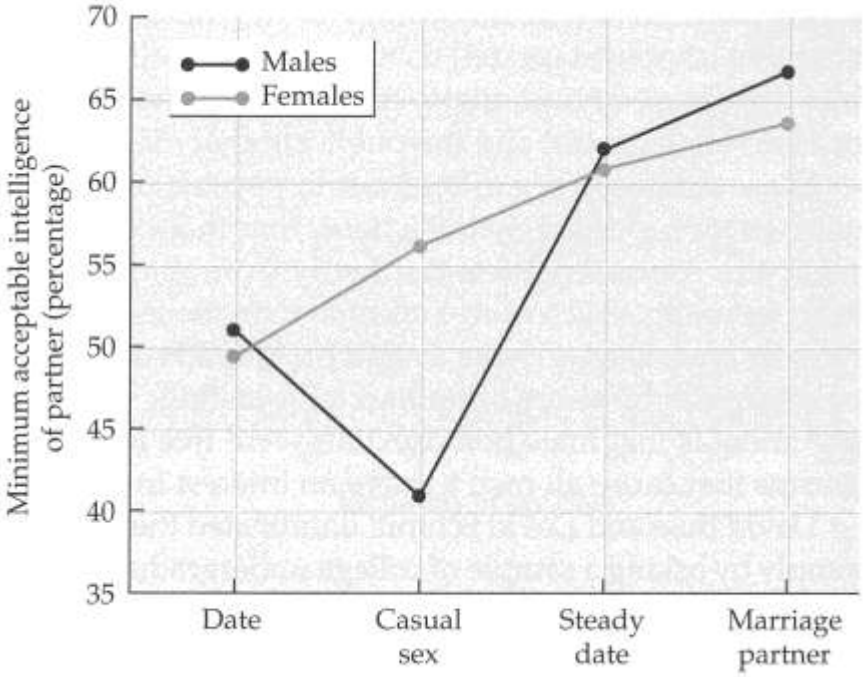




- A férfiak számára mind Arizonában és mind Indiában van preferált korosztály a nőknél – a legtermékenyebb korosztály

- A nők esetében más, idősebb, korosztályú férfiak a preferáltabbak a házassági hirdetések kínálata és kereslete alapján

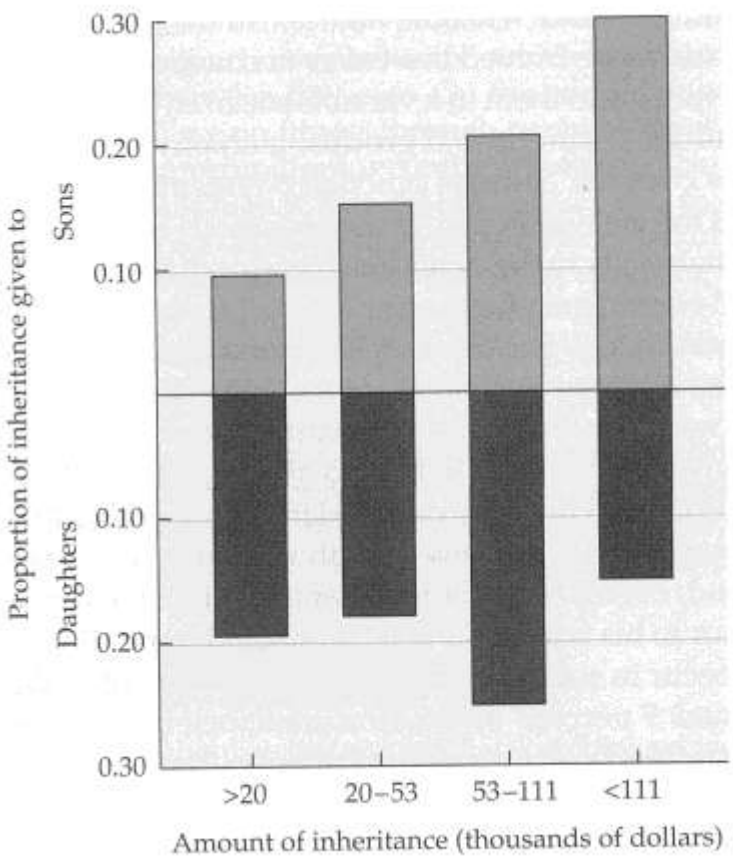
13 Sex differences in mate selectivity. College men differ from college women in the minimum intelligence that they say they would require in a casual sexual partner. However, men and women have similar standards with respect to the minimum intelligence they say they would require in a marriage partner. After Kenrick et al. [614].



-A férfiak esetében a szexuális partner „intelligenciájával” kapcsolatos elvárások alacsonyak az alkalmi esetekben, de a tartós kapcsolat/házasság esetében a nőkhöz hasonlóan „igényesek”

- Az állatvilágban jellemző hím-nőstény szerepektől való eltérés az embernél

.



24 Inheritance decisions. Wealthy Canadian parents bias their legacies toward their sons, who are more likely than daughters to convert exceptional wealth into exceptional reproductive success. After Smith et al. [1073].

Örökség nagysága befolyásolja, hogy a fiú és lány gyerekek miként részesülnek az örökségből- kanadai adatok alapján

Az állatvilágban gyakori, hogy a vonzó hímmel párbaálló nőstények utódai között nagyobb arányban vannak hímek, mint nőstények, a hím utódok több gondoskodást kapnak.

Ivadékgondozás

Szülői ráfordítás: A szülő minden olyan ráfordítása az utódjára, amely növeli annak túlélési esélyét, ugyanakkor más utód rovására történik.

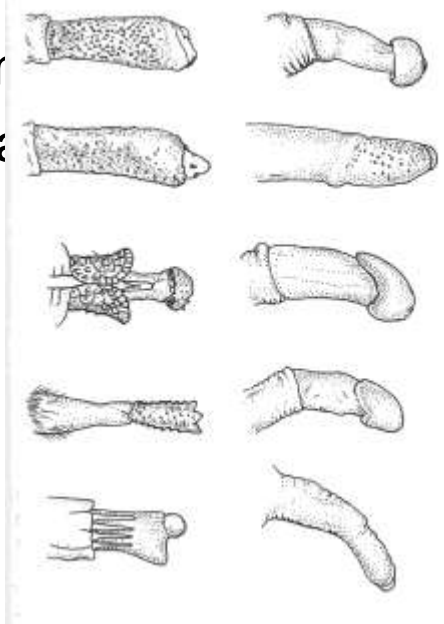
Monogámia – szociális monogámia -> mindkét ivar részt vesz az utódok gondozásában

Poligínia -> csak/döntően a nős

Poliandria -> csak/döntően a hír

Promiszkuitás -> a fajon belül va
megtalálható

Ember -> Szociális monogámia



36 Female choice for stimulating male genitalia? The more elaborate penises on the left, which might provide more copulatory stimulation, are from primate species in which females regularly mate with more than one male, and so might evaluate the copulatory performance of several males. The simpler (less stimulating?) penises on the right are from species in which a single male usually copulates with a female during one estrous cycle. After Dixson [329] and Eberhard [346].

Fajok közötti kapcsolatok, Niche elmélet, kompetíciós modellek

Fajok közötti kölcsönhatások

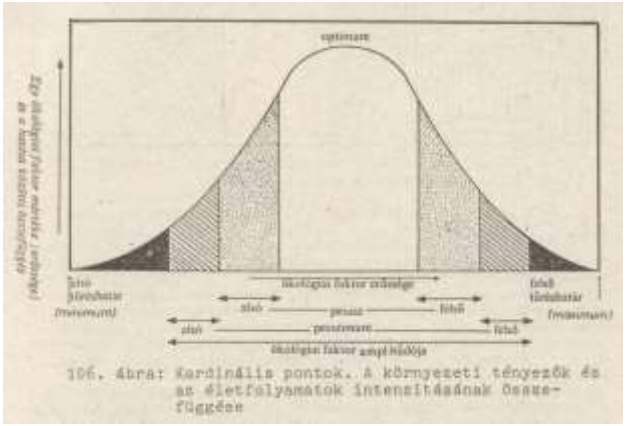
A fajok populációi más fajok populációival együtt létezhetnek, a közöttük lévő kölcsönhatások:

- Versengés/Kompetíció	**- / -**
- Predáció	+/-
- Kommenzalizmus,	+/0
- Amenzalizmus, allelopátia	0/-
- Mutualizmus	+/+
- Neutralizmus	0/0



Közösségek szerveződése. Niche elmélet alapjai. Kompeticiós modellek.

- Életfeltételek és források, amelyek az elterjedést és abundanciát befolyásolják
  - Életfeltételek, amelyek az élőlény állapotától függetlenek, mennyiségét, illetve elérhetőségét az élőlények általában nem képesek befolyásolni: pl. hőmérséklet, nedvességtartalom, talaj és víz pH értéke, sótartalom, szennyezések
  - Források: bármi, aminek mennyisége csökkenthető, azaz „elfogyasztható” egy élőlény által



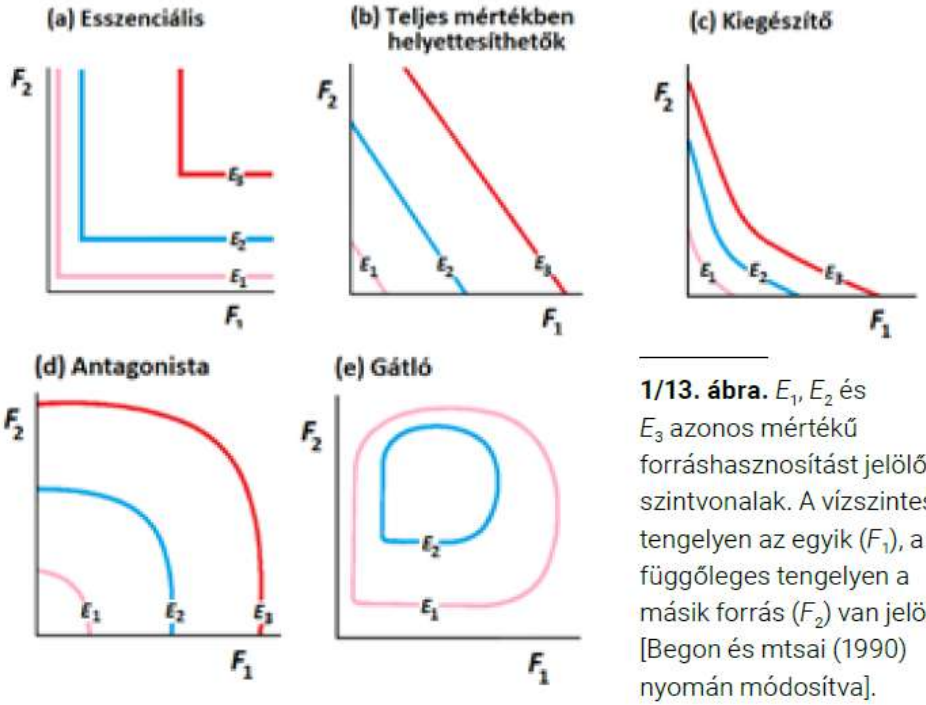
106. ábra: Kardinális pontok. A környezeti tényezők és az életfolyamatok intenzitásának összefüggése

FORRÁSOK

Napsugárzás
Szervetlen anyagok
CO_2
ásványi anyagok
Oxigén
más szervezetek
N tartalom
Odúk
magok
…..stb,

források osztályozása
- esszenciális
- helyettesíthető
    - teljesen mértékben helyettesítő
    - kiegészítő
    - antagonisták
    - gátló

Hasznosíthatóságon itt a két forrás (F1 és F2) együttes elérési szintje melletti populációnövekedési rátát értjük (egyedi szinten a rátermettséget vagy annak valamelyik komponensét), ennek nagyságát E-vel jelöljük.
E mértéke az origótól távolodva növekedik. F1 és F2 különböző kombinációival elérhető azonos értékű hasznosításokat szintvonalak (izoklínák) jelölik.



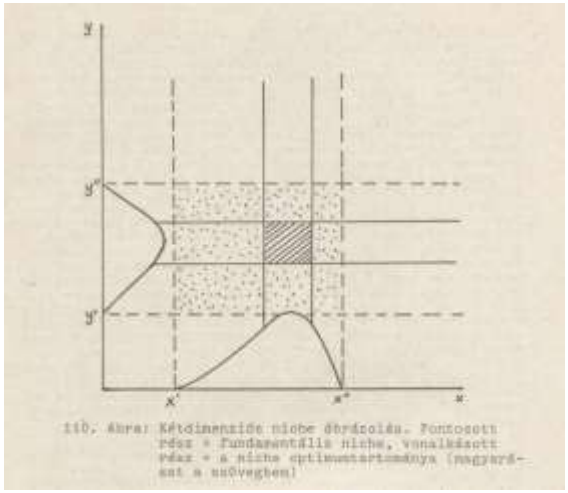
1/13. ábra. E_1, E_2 és E_3 azonos mértékű forráshasznosítást jelölő szintvonalak. A vízszintes tengelyen az egyik (F_1), a függőleges tengelyen a másik forrás (F_2) van jelölve [Begon és mtsai (1990) nyomán módosítva].

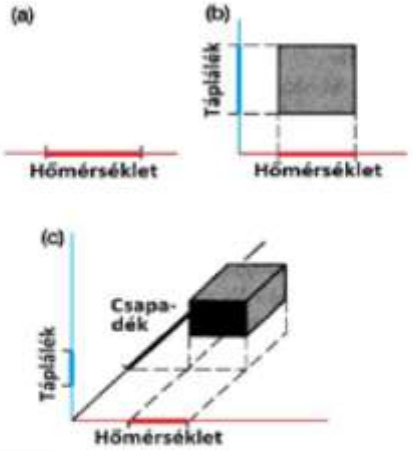
Niche

A populációknak/fajoknak nagyszámú (N) forrásra van szüksége a fennmaradáshoz

Niche: N dimenziós hipertér, amelyben az adott populáció/faj előfordul (Hutchinson)

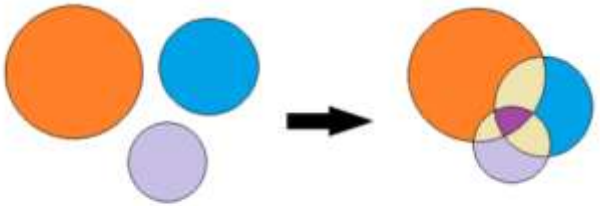
- Fundamentális niche, az N dimenziós térnek az a része.ahol az adott faj/populáció életlehetősége biztosított





2/1. ábra. Egy populáció hasznosítási tartományainak megjelenítése egy (a), kettő (b) és három (c) niche-dimenzió esetén [Begon és mtsai (1990) nyomán módosítva].

- Realizált niche, az N dimenziós térnek az a része,ahol az adott faj/populáció ténylegesen előfordul

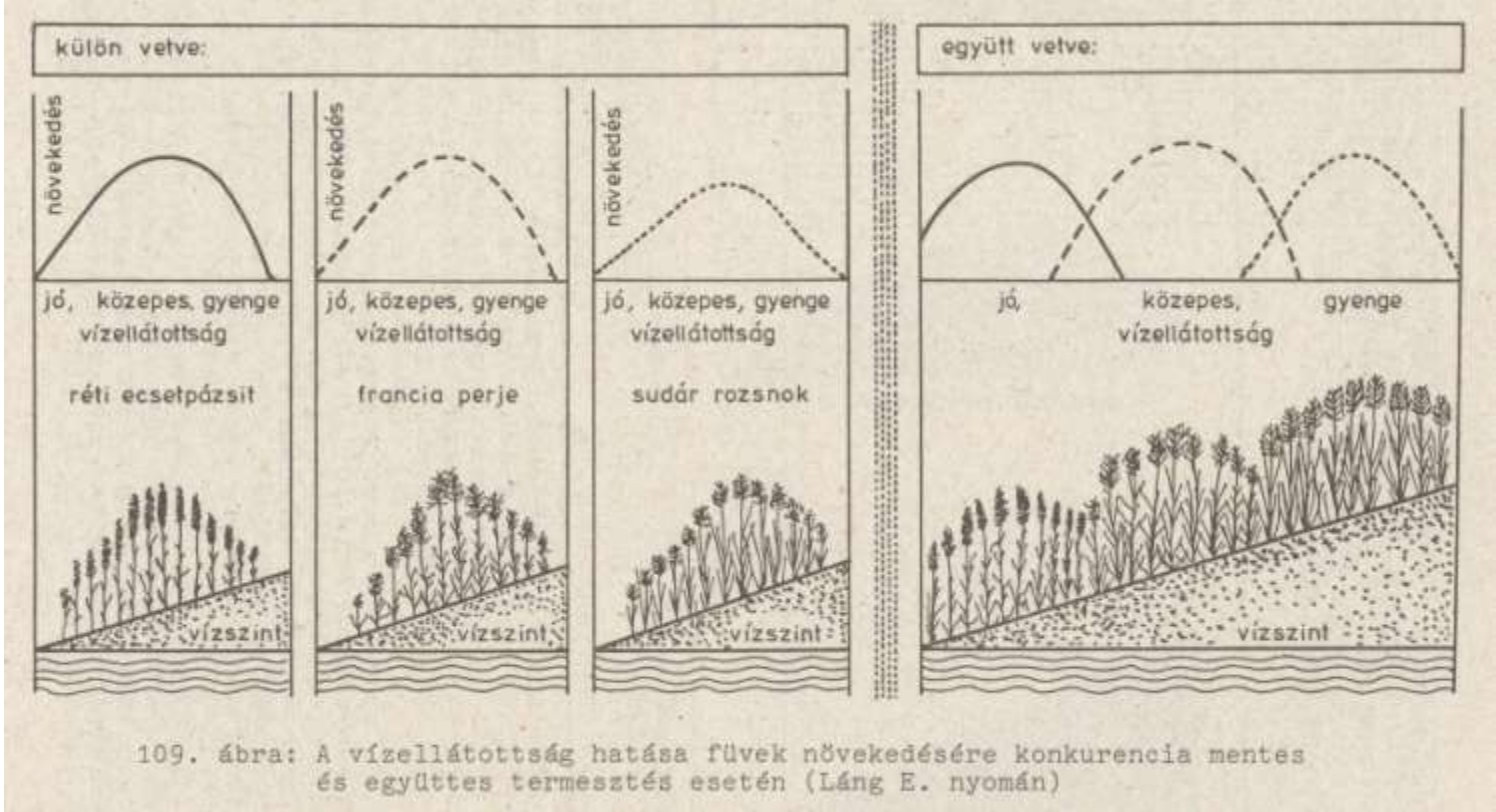


2/2. ábra. Három populáció kétdimenziós niche-e Venn-halmazzal ábrázolva. Bal oldalon az elkülönült virtuális, jobb oldalon a realizált niche-ek láthatók.

Niche

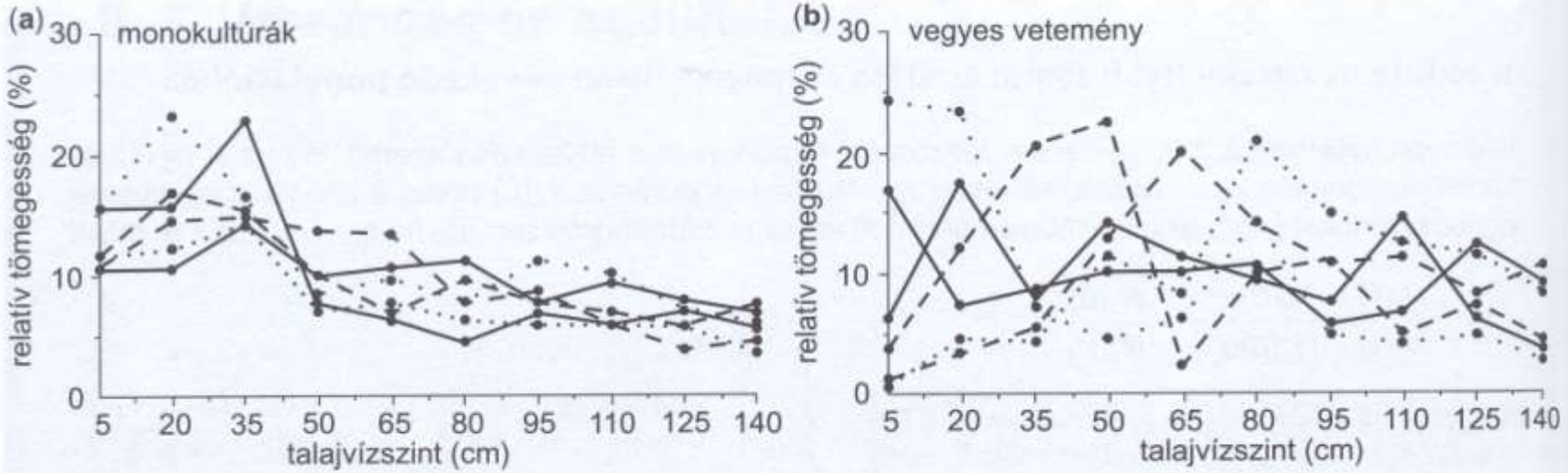
Niche: N dimenziós hipertér, amelyben az adott populáció/faj előfordul

- Fundamentális niche, az N dimenziós térnek az a része,ahol az adott faj/populáció életlehetősége biztosított

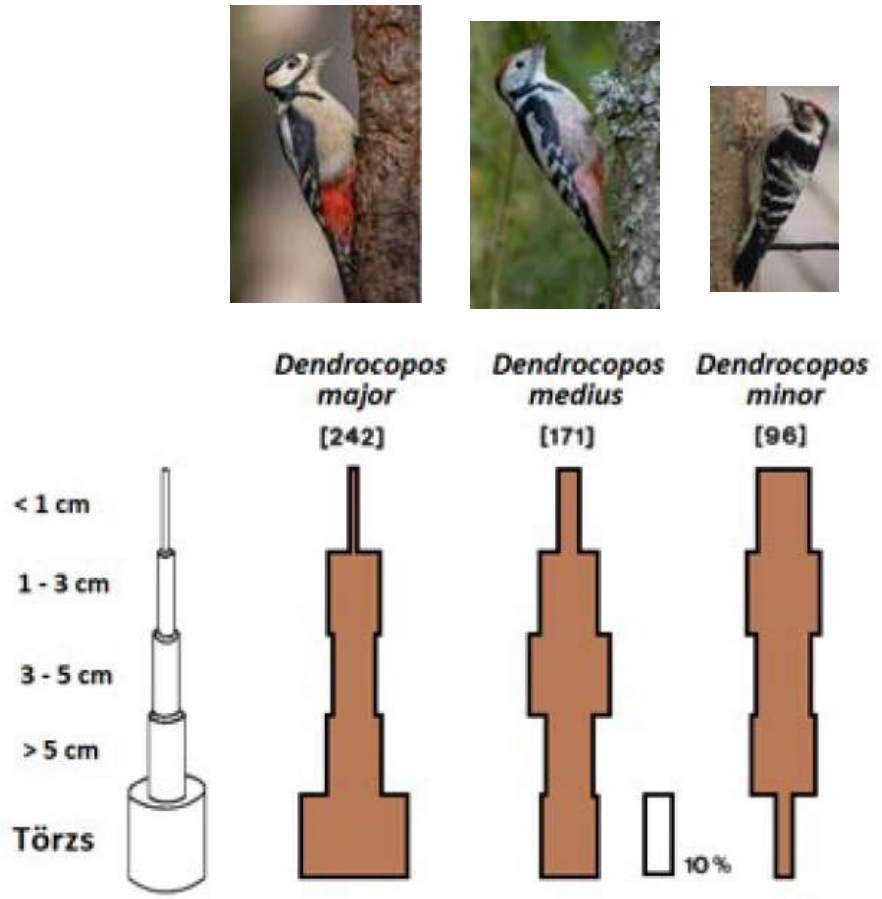


109. ábra: A vízellátottság hatása füvek növekedésére konkurencia mentes és együttes termesztés esetén (Láng E. nyomán)

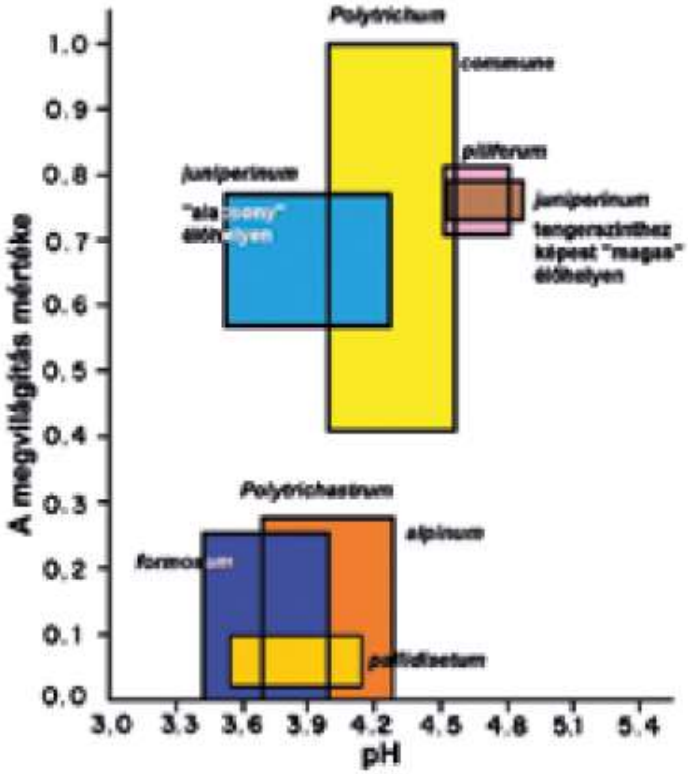
- Realizált niche, az N dimenziós térnek az a része,ahol az adott faj/populáció ténylegesen előfordul



4. ábra Hat, réteken előforduló lágyszárú növényfaj relatív tömegessége (%) a talajvízszint függvényében (**a**) monokultúrában, illetve (**b**) a hat faj vegyes veteményében (SILVERTOWN és CHARLESWORTH 2001).



2/7. ábra. Három fakopáncsfaj táplálékkeresési helyeinek százalékos eloszlása egy hazai tölgyeerdőben a szaporodási időszak alatt. Bal oldalon a farészek vastagsága, középen keresési helyek százalékos eloszlása, felül a fajnevek alatt a mintaszám látható. Testhosszok: *Dendrocopos major* 23 cm, *D. medius* [jelenleg *Dendrocoptes*] 22 cm, *D. minor* [jelenleg *Dryobates*] 14 cm [Török J (1990) nyomán módosítva].



2/3. ábra. A savanyú talajt kedvelő négy *Polytrichum* és három *Polytrichastrum* mohafaj (Polytrichaceae) két dimenzió (talaj pH és megvilágítás) szerinti niche-átfedése [Hutchinson (1965) nyomán módosítva].

Versengés - kompetíció

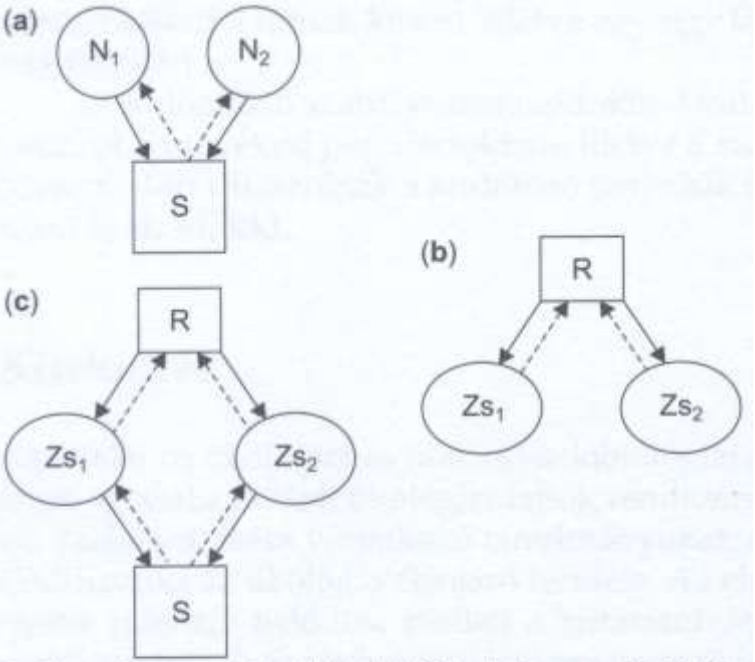
- fajon belüli, denzitás függés

  lásd. logisztikus növekedés

- fajok közötti

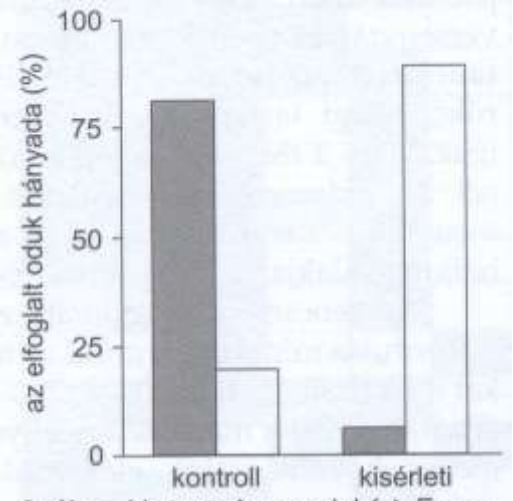
Közvetlen, beavatkozó komp. (contest, interference)

Közvetett, forrás komp. (scramble, exploitative)

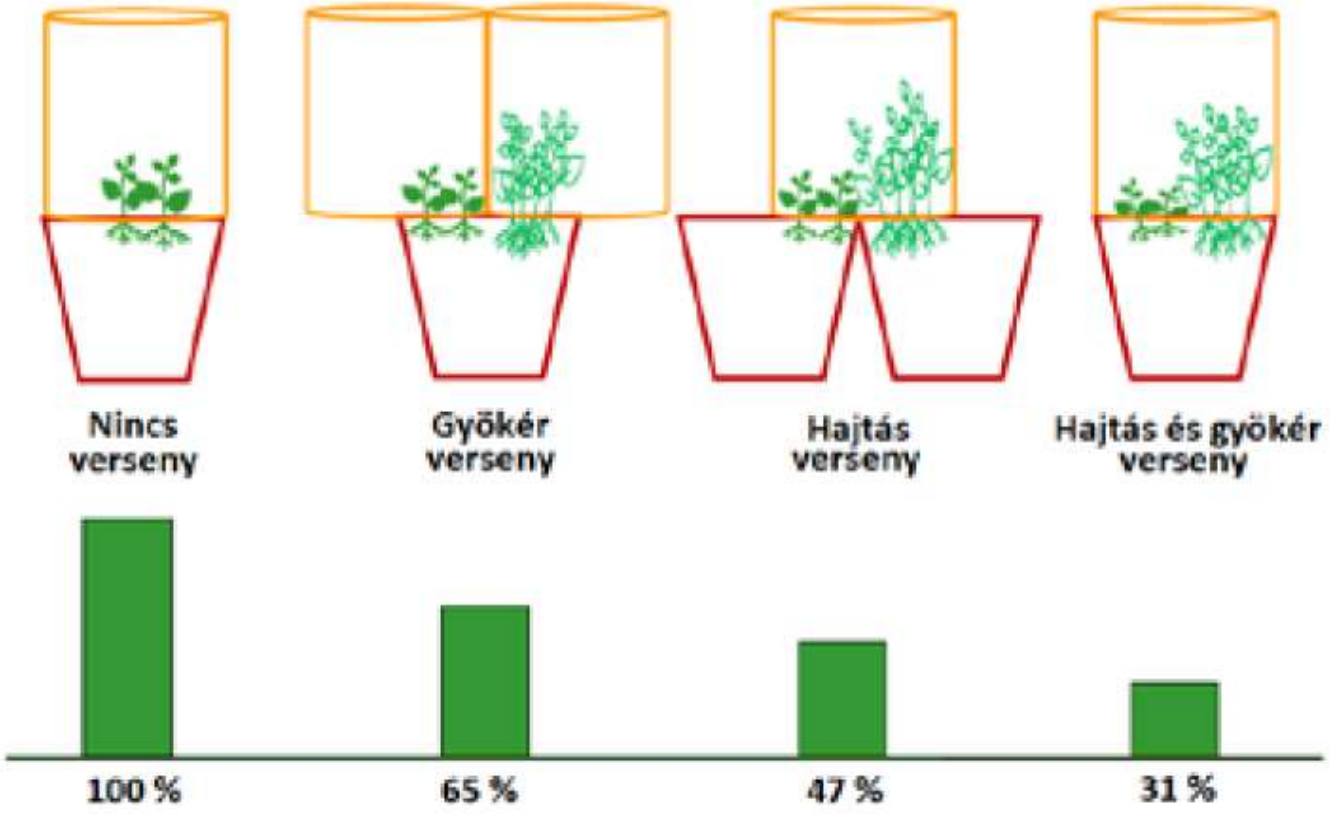


1. ábra A versengés fajtái. (**a**) Két növénypopuláció (N_1, N_2) egy tápanyagért (S) verseng, (**b**) két zsákmánypopuláció (Zs_1, Zs_2) egy ragadozóval (R) szemben verseng a fennmaradásért, (**c**) egy ragadozó (R) és egy táplálék (S) szabályoz két populációt. ⟶ hatás ----➤ érzékenység.

Versengéses kiszorítás



3. ábra Versengés az odukért. Egyes odutelepeken csökkentették a széncinkék *(Parus major)* és a kékcinkék *(P. caeruleus)* számát (szürke oszlopok). Ennek hatására növekedett az örvös légykapók *(Ficedula hypoleuca)* által elfoglalt odúk száma (fehér oszlop) (GUSTAFFSON 1988).



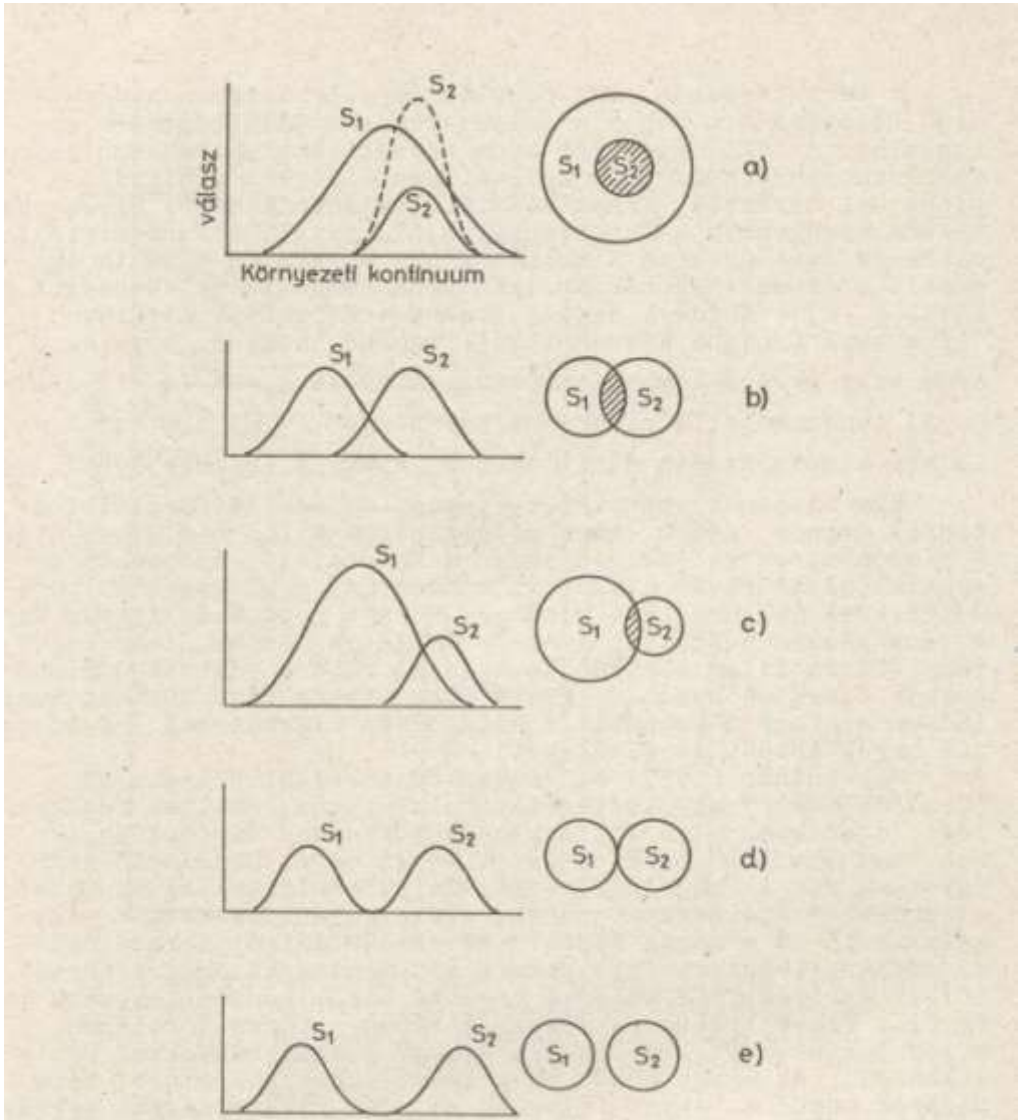
12/1. ábra. Gyökér és hajtás versengés két növényfaj, a földbentermő here (*Trifolium subterraneum*) és a nyúlparéj (*Chondrilla juncea*) üvegházban nevelt egyedei között. Az oszlopdiagram a nyúlparéj száraz tömegben mért produktumát jelöli a versengő partner hiányában mért produktum százalékában. A cserepeken látható okkersárga hengerek átlátszóak voltak és az alsó részükön a légáramlást segítő lyukakkal rendelkeztek és a talajfelszíntől 10 cm-es magasságig fényvisszaverőréteg borította őket, ami megakadályozta az oldalról jövő fények bejutását [Groves és Williams (1975) nyomán módosítva].

Két faj populációja hasonló forrásokat használ, akkor a niche-ük átfedésbe kerül

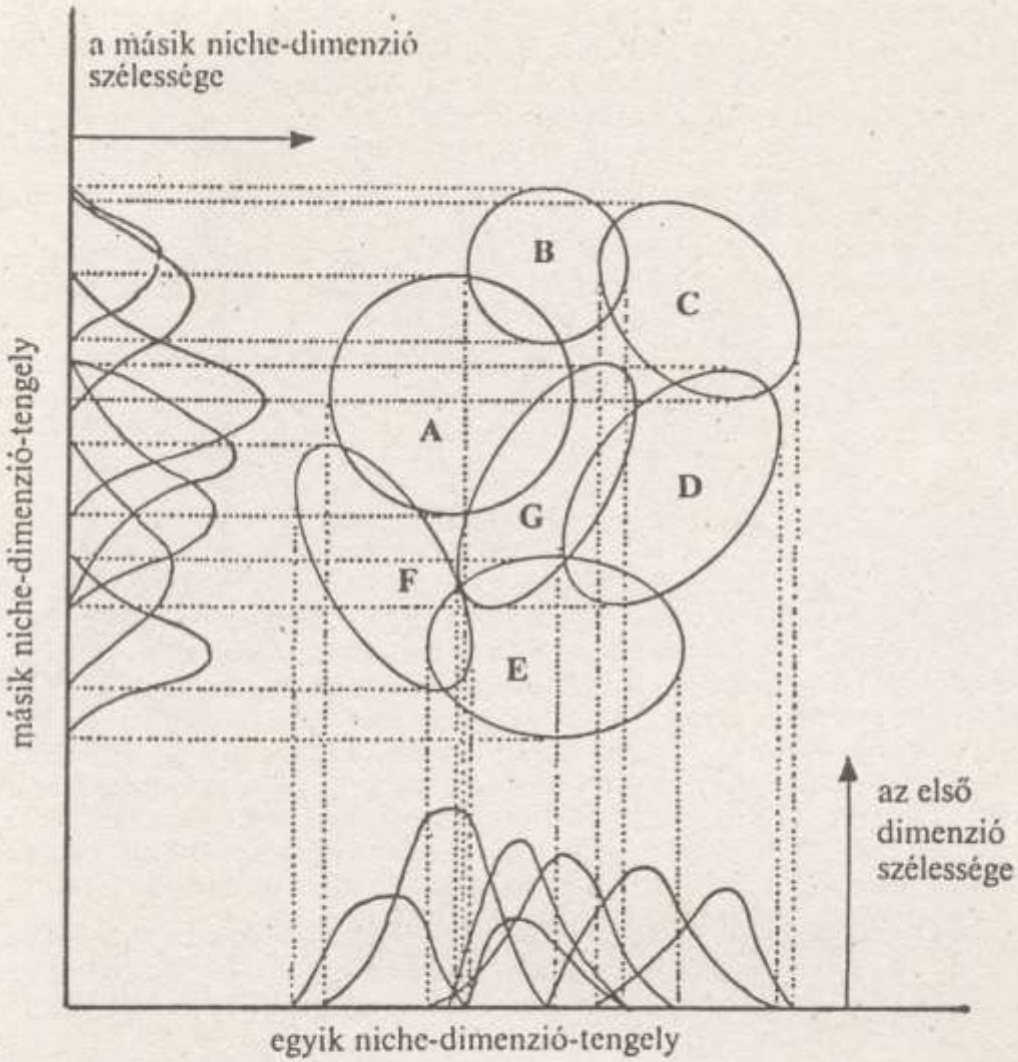
A niche átfedés mértéke a két populáció közötti versengés mértékét jelezheti

Jelentős mértékű niche átfedés, versengés esetén: 1-niche elkülönülés/szegregálódás következik be vagy 2-a kevésbé „versenyképes” faj nem fog tudni együttélni

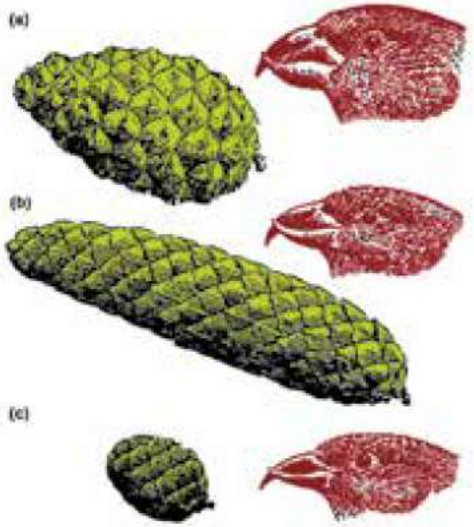
Amennyiben olyan források használatában van hasonlóság - niche átfedés - amelyek nem vagy kismértékben szabályozzák a populációk növekedését -> nincs jelentős versengés, niche átfedés lehet



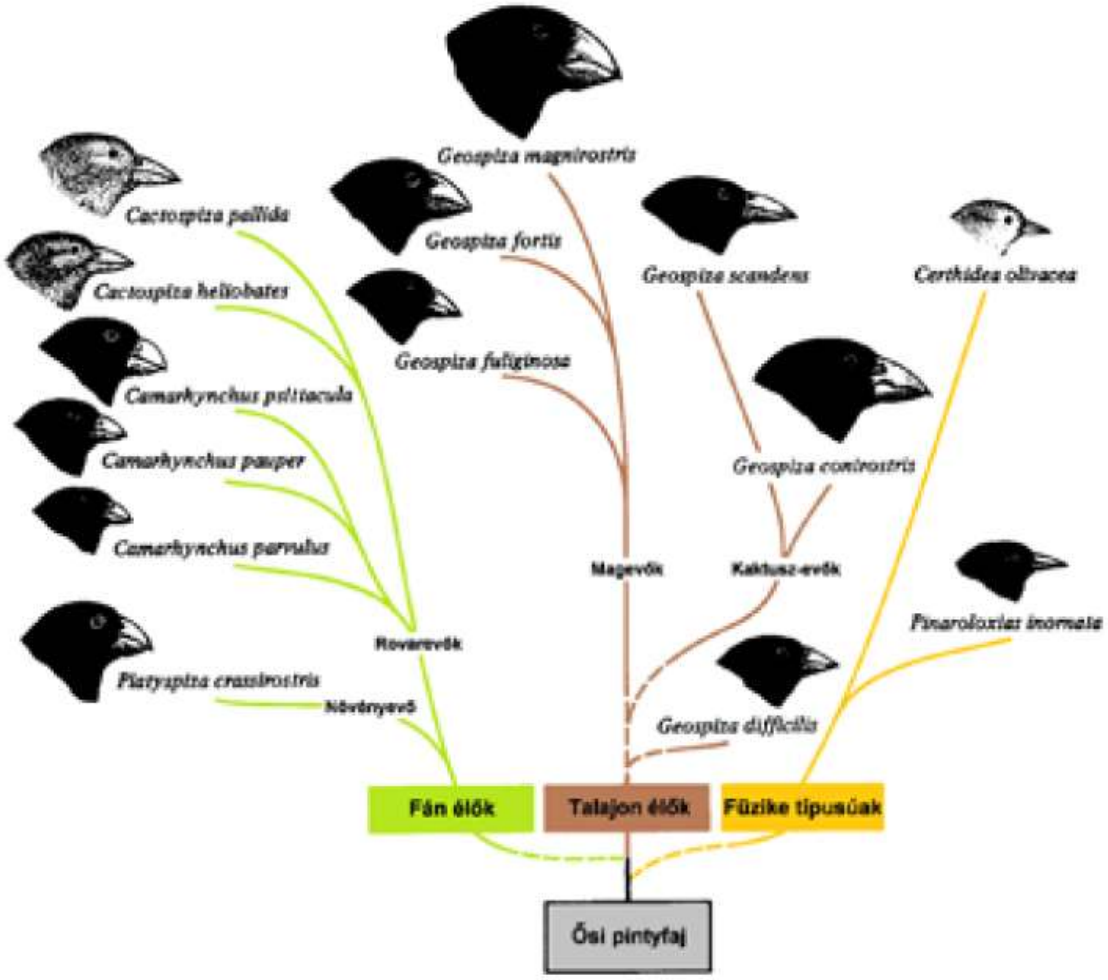
111. ábra: Két populáció (S_1 és S_2) lehetséges niche-relációi. a) bezárt niche, b) azonos szélességű fedő nichek, c) nem egyenlő szélességű fedődő nichek, d) érintkező, e) diszjunkt niche (Pianka nyomán)



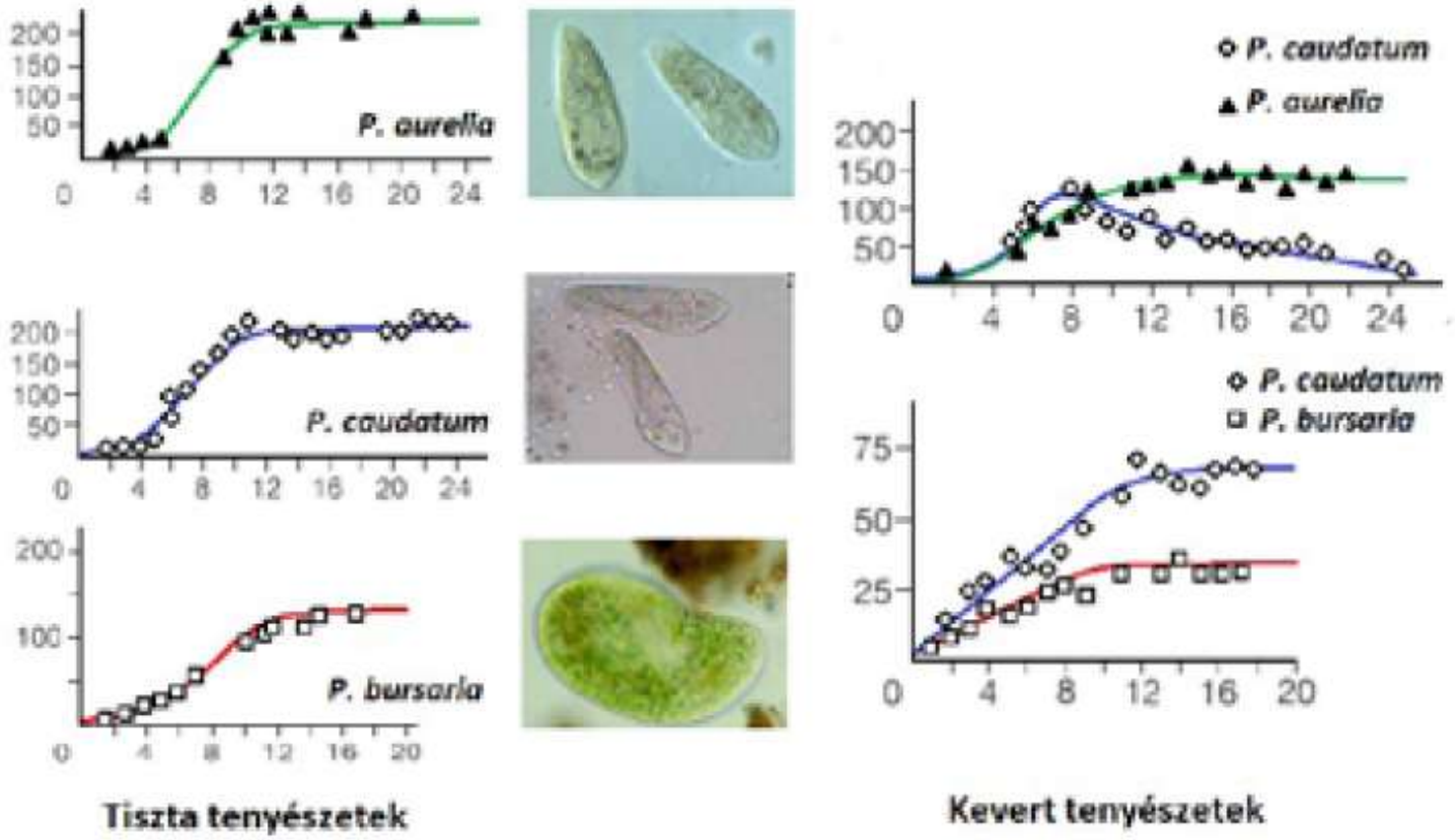
112. ábra: Egy adott biocönózisában együtt élő 7 faj niche-elkülönülésének (-szegregációjának) vázlatos ábrázolása. (A körök átfedése kismérvű konkurenciát érzékeltet) (Pianka 1981. nyomán)



2/14. ábra. Keresztcsőrű (*Loxia* genus) madárfajok csőrének morfológiai adaptációja a táplálékforrás sajátosságaihoz. A csőr mérete arányban áll az elsődleges tápláléknak számító fenyőfaj tobozainak robusztusságával, melyekből a madarak lezárt állapotban is képesek a magvakat kiemelni. (a) erdei fenyő (*Pinus sylvestris*) toboza és a nagy keresztcsőrű (*Loxia pytyopsittacus*) feje; (b) lucfenyő (*Picea abies)* toboza és a keresztcsőrű (*L. curvirostra*) feje; (c) vörös fenyő (*Larix decidua*) toboza és a szalagos keresztcsőrű (*L. leucoptera*) feje [Rabenold és Bromer (1989) nyomán módosítva].



2/16. ábra. Példa a niche-felosztásra: adaptív radiáció a Galápagos-szigeteken élő Darwin-pintyek esetében. A szigetek limitált, de heterogén forrástípusokat kínáló jellege alakította ki a három nagy fajcsoport csőralakját. A csőralak tükrözi a táplálék típusát [Pianka (1988) nyomán módosítva].



12/2. ábra. Gause (1934) kísérletei szerint kémcsövekben külön-külön tenyésztett három *Paramecium*-faj (bal oldali ábraoszlop) populációjának növekedése kb. két hét alatt elérte a maximális egyedszámot (*K* érték). Versengő körülmények között (jobb oldali ábraoszlop) a *P. caudatum* és *P. aurelia* kevert tenyészetéből a *P. caudatum* egyedei kipusztultak. A *P. caudatum* és *P. bursalia* kevert tenyészetében viszont mindkét faj egyedei megmaradtak. Az ábrákon a kémcsövenkénti egyedszámok láthatók az idő (napok) függvényében [Gause (1941) és Begon és mtsai (1990) nyomán módosítva].

Mi befolyásolja, hogy mely fajok élnek együtt?

Magevő Darwin pintyek a Galapagos szigeten (6 faj)

- Nem véletlenszerű az egy szigeten együtt élő pintyfajok közössége
- A versenytársak jelenléte megakadályozhatja egy-egy faj előfordulását egy-egy élőhelyen

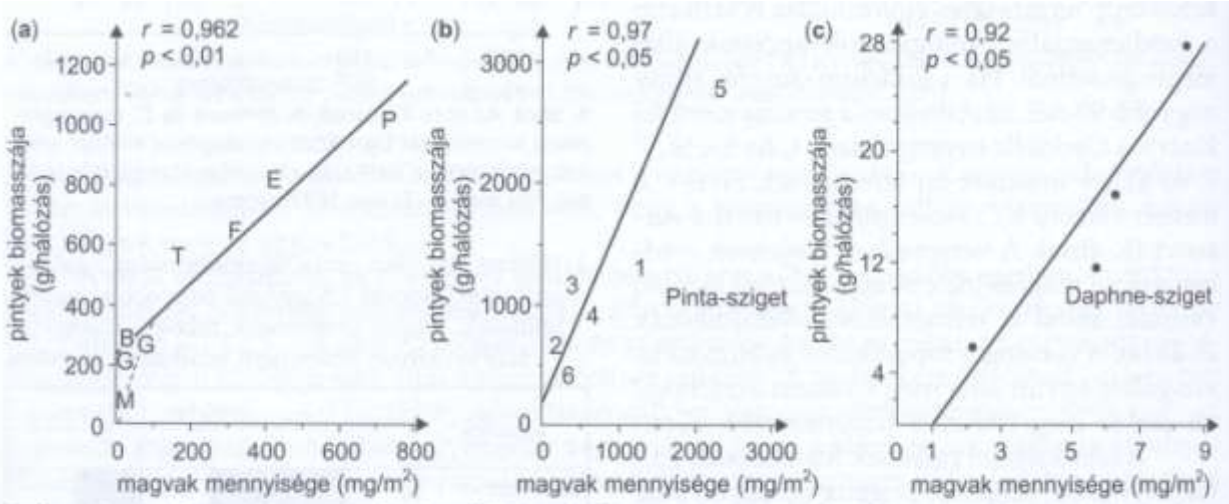
1. táblázat Hat földi pinty faj előfordulása a galapagosi szigetcsoport 1,5 km²-nél nagyobb szigetein. Jelölések: *: talán szaporodik, fekete: szaporodik, szürke: kihalt, fehér: nem található a szigeten.

Szigetek	pintyfaj					
	1	2	3	4	5	6
Seymour		■	■		■	
Baltra		■	■		■	
Isabela	■	■	■		■	
Fernandina	■	■	■	■		
Santiago	■	■	■	■	■	
Rábida	■	■	■		■	
Pinzón	■	■	■		*	
Santa Crúz	■	■	■	▒	■	
Santa Fé	■	■	■		■	
San Cristóbal	▒	■	■		■	
Espanola			■			■
Floreana	▒	■	■	▒	■	
Genovesa	■			■		■
Marchena	■	■	■		■	
Pinta	■	■	■	■	■	
Darwin	■			■		
Wolf	■			■		

1. faj: *G. magnirostis*, 2. faj: *G. fortis*, 3. faj: *G. fuliginosa*, 4. faj: *G. difficilis*, 5. faj: *G. scandens*, 6. faj: *G. conirostris*

2. táblázat A lehetséges és a megfigyelt *(Geospiza)* fajkombinációk összevetése.

Fajszám/sziget	Lehetséges kombinációk száma	Szigetek száma	A megfigyelt kombinációk száma	*p*
5	6	6	1	< 0,001
4	15	5	2	0,004
3	20	4	2	0,017
2	15	7	4	0,072
1	6	10	1	< 0,001



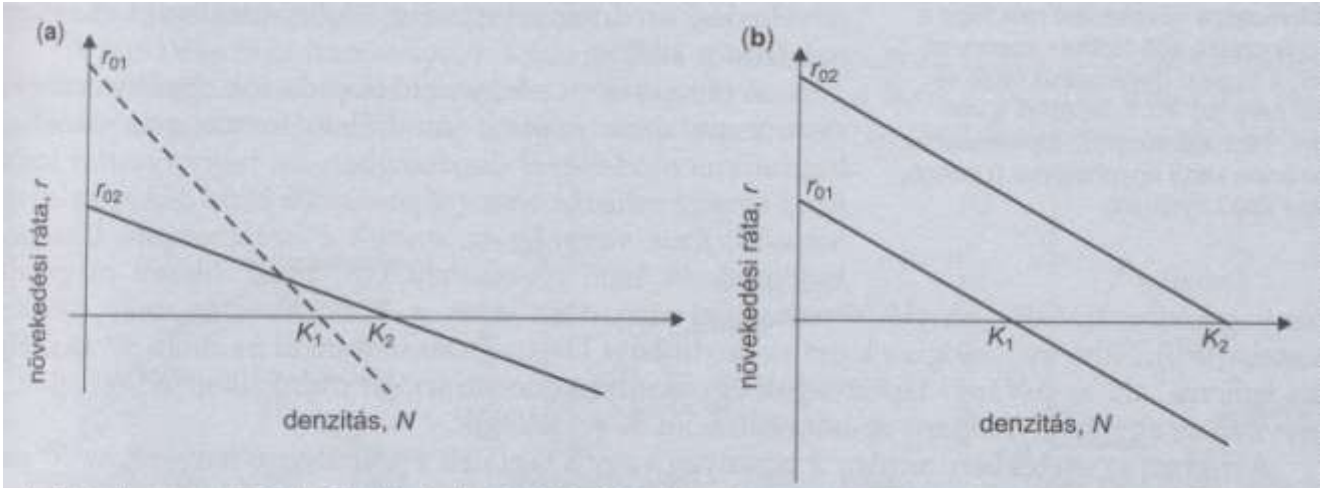
7. ábra Az ehető magvak mennyisége és a földipintyek (*Geospiza*) biomasszája (**a**) a száraz időszak végén 7 szigeten, (**b**) egy szigeten belül egy magassági transzekt mentén 6 helyen, illetve (**c**) egy-egy élőhelyen különböző években. Az ábrákon a korreláció *(r)* nagysága és az elsőfajú hiba *(p)* látható. (GRANT 1999 nyomán).

Verseny egyetlen szabályozó tényező esetén

Ha két faj verseng, amelyek egyedszámát egyetlen közös szabályozó tényező befolyásolja akkor a

Legnagyobb egyensúlyi denzitást (K) fenntartó faj kerül ki győztesen.

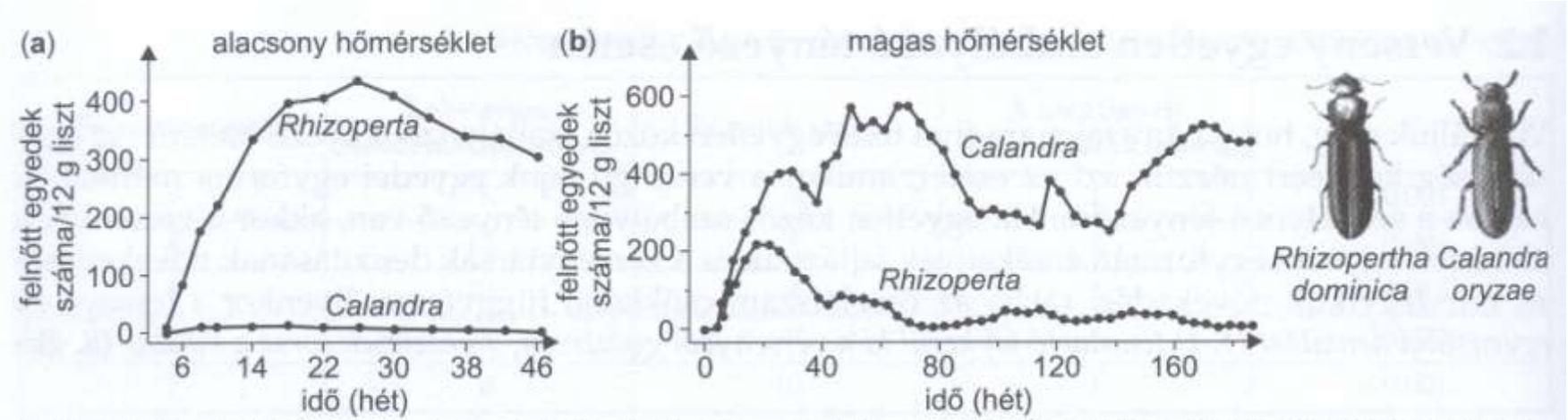
Egyetlen szabályozó tényező mellett versengő populációk közül csak egy marad fenn.



8. ábra A versengõ fajok fejenkénti növekedési rátája (r) az összlétszám függvényében. (**a**) A két fajban eltérõ a versengés erõssége, (**b**) a két fajban eltérõ a növekedési kapacitás.

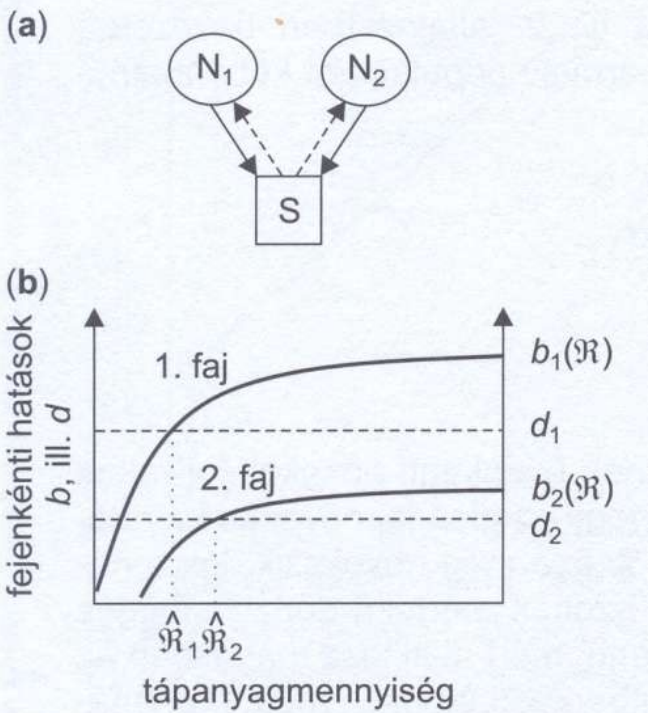
Versengés kimenetele környezet függő

Zsizsikek esetében a hőmérséklet befolyásolta, hogy melyik faj marad meg



9. ábra Két zsizsik faj versengése a táplálékért (**a**) alacsony, (**b**) magas hőmérsékleten. A hőmérséklet megváltoztatásával megfordítható a versengés kimenetele (BIRCH 1953c).

Versengés kimenetele forrás hasznosítás hatékonyságától függő

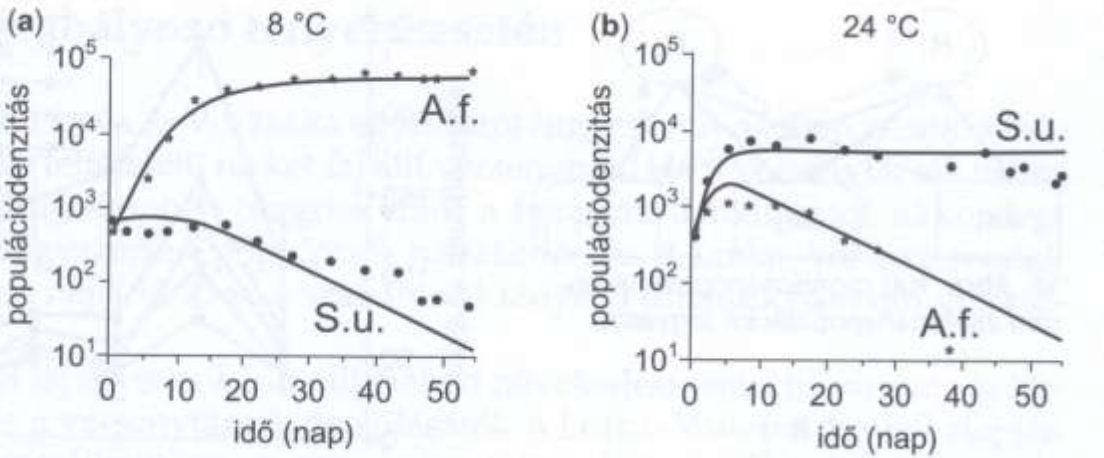


10. ábra Közös tápanyagért folytatott versengés (exploitatív kompetíció) sémája (**a**). A bemutatott esetben a relatív biomassza növekedési ráta függ a rendelkezésre álló táplálék mennyiségétől, a fogyási (halálozási) ráták viszont nem (**b**). Az 1. faj nyeri a versenyt, mert alacsonyabb táplálékkoncentráción kerül egyensúlyba (LEIBOLD, CHASE 2003 nyomán).

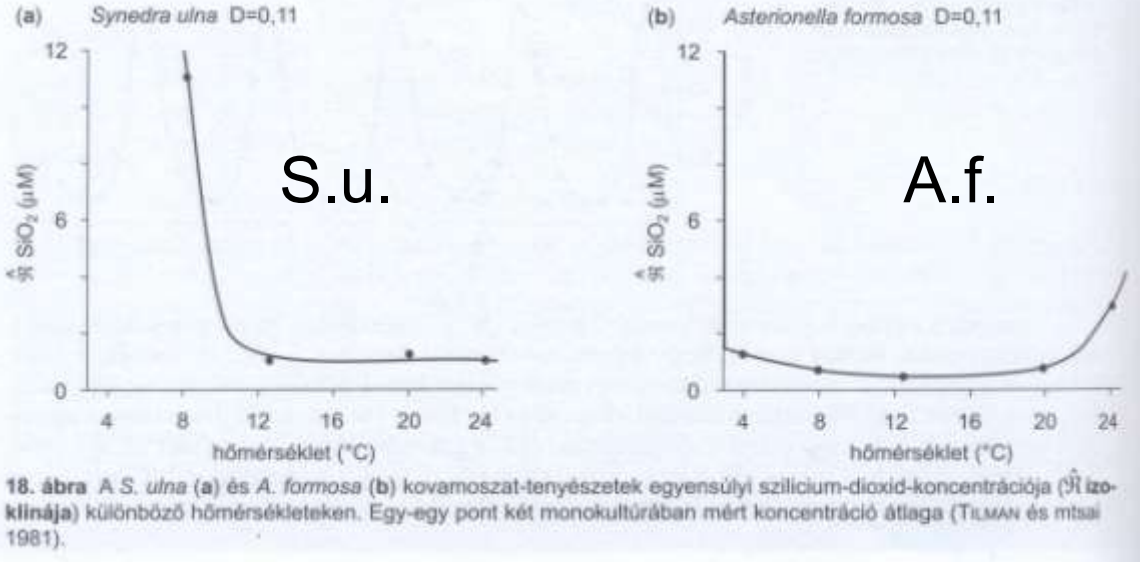
Egyetlen szabályozó tényezőért versengő populációk közül az marad meg, amely a legalacsonyabb tápanyag koncentráción kerül egyensúlyba.

Versengés kimenetele környezet függő

Kovamoszatok esetében alacsony hőmérséklet esetén (8 C) az Asterionella formosa (A.f.) marad meg, míg magas hőmérséklet esetén (24 C) a Synedra ulna (S.u.) mivel az egyensúlyi tápanyag koncentráció változik a két fajnál a hőmérséklet függvényében.



11. ábra *A. formosa* és *Synedra ulna* kovamoszatok versengése a szilíciumért (**a**) alacsony (**b**) magas hőmérsékleten (TILMAN és mtsai 1981 nyomán).



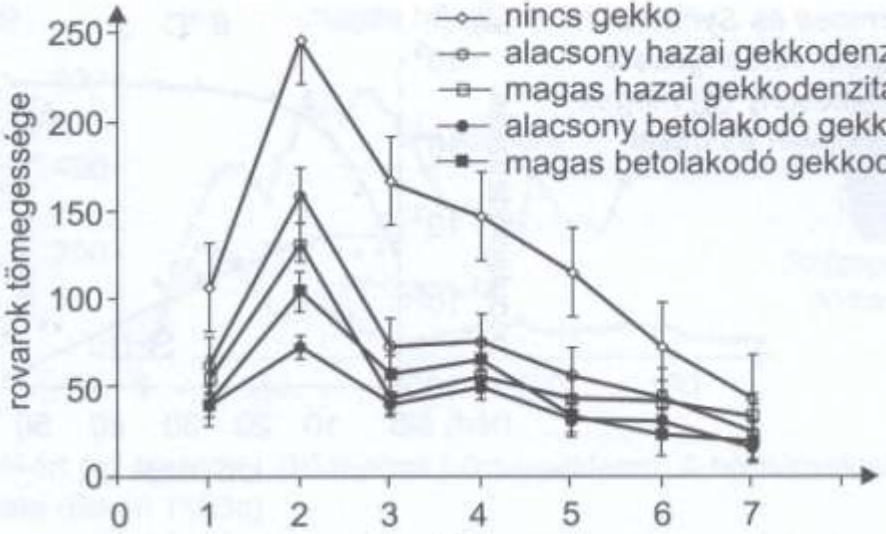
18. ábra A *S. ulna* (**a**) és *A. formosa* (**b**) kovamoszat-tenyészetek egyensúlyi szilícium-dioxid-koncentrációja ($\Re$ **izoklinája**) különböző hőmérsékleteken. Egy-egy pont két monokultúrában mért koncentráció átlaga (TILMAN és mtsai 1981).

Versengés kimenetele a táplálkozási hatékonyságtól függő esetekben

A betolakodó gekkófaj (Hemigdactylus frenatus) több rovart fogyaszt el egységnyi idő alatt a hazai (USA keleti parti területén) gekkófajhoz (Lepidoctylsu lugubris) képest és így kiszorítja azt a versengésben



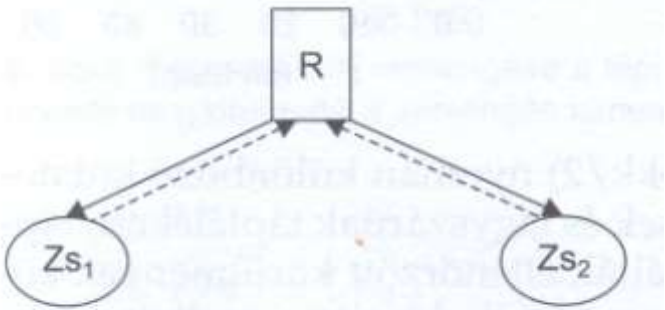




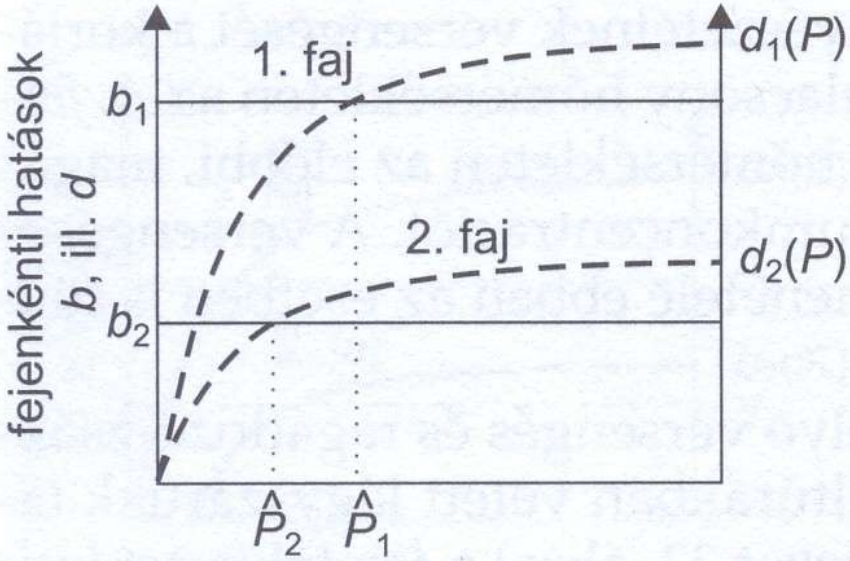
14. ábra A rovarok tömegessének időbeli alakulása a kísérleti hangárokban elhelyezett két gekkófaj ötféle denzitásának függvényében. Minden pont négy azonos kezelés átlaga, a bajuszok hossza az átlag szórását jelöli. A jelmagyarázatban szereplő számok az egyedszámokat jelölik (PETREN és CASE 1996 nyomán).

Versengés kimenetele a ragadozó/parazita elkerülési hatékonyságtól függő esetekben

Ugyanazon ragadozó faj által szabályozott két zsákmány populáció közül az marad fenn, amelyik magasabb ragadozó sűrűségnél éri el az egyensúlyi egyedszámot - látszólagos versengés



15. ábra Egy ragadozó és két zsákmánypopuláció közötti kölcsönhatások.



16. ábra Az egyensúlyi ragadozódenzitás ($\hat{P}$) meghatározása b – születési ráta d – halálozási ráta.

Verseny több közös szabályozó tényező esetén Lotka-Volterra-féle kompetíciós modell

A versenytárs fajok növekedési rátái egymás denzitásától másképpen függenek, mint a fajtársak denzitásától (legalább két közös szabályozó tényező van)

1. Faj növekedési egyenlete

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \frac{(K_1 - N_1 - \alpha_{12} N_2)}{K_1}$$

2. Faj növekedési egyenlete

$$\frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 \frac{(K_2 - N_2 - \alpha_{21} N_1)}{K_2}$$

$\alpha_{12,}$ α_{21}: kompetíciós együtthatók, interspecifikus (fajok közötti) versengés mértéke az intraspecifikus (fajon belüli) versengéshez képest

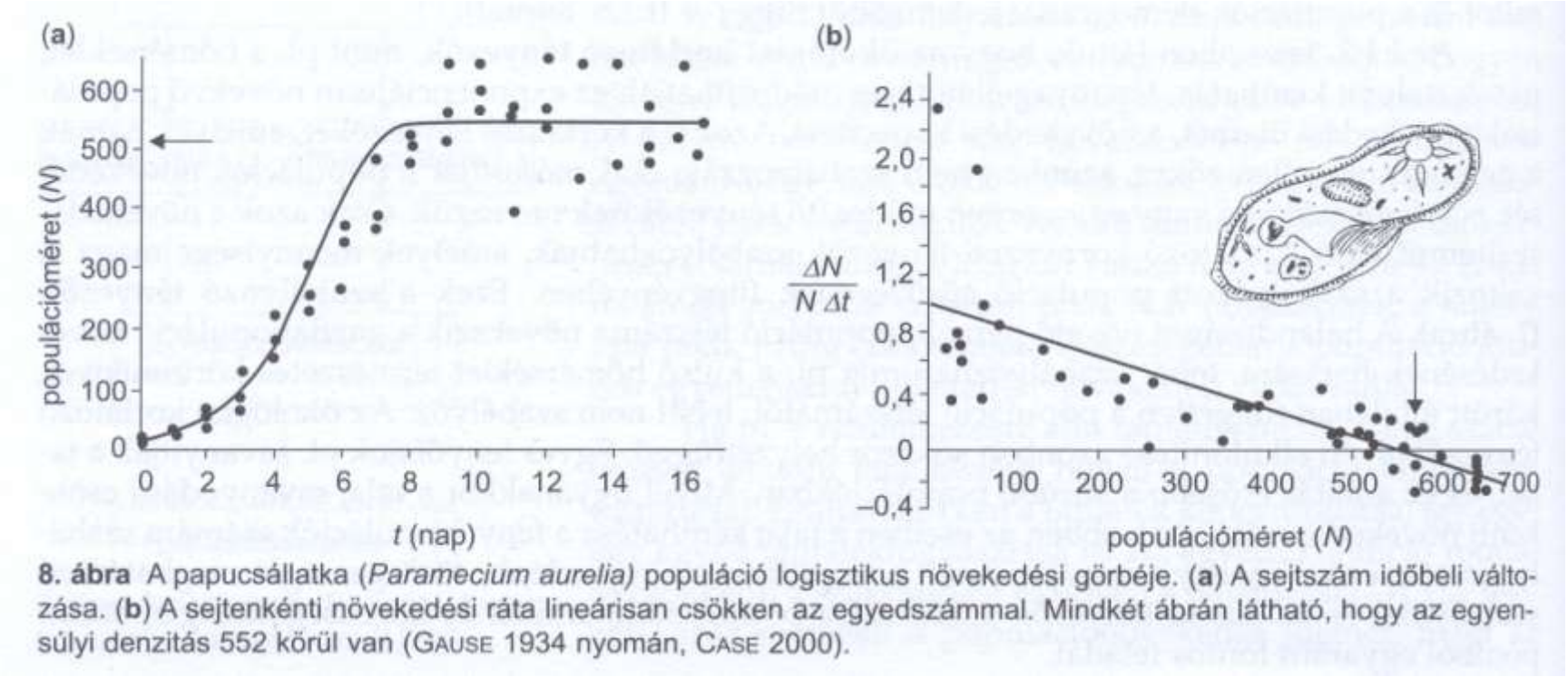
Ahol: N_2 darab 2. faj egyed -> $\alpha_{12*}N_2$ darab 1. fajú egyednek felel meg

N_1 darab 1. faj egyed -> $\alpha_{21*}N_1$ darab 2. fajú egyednek felel meg

Logisztikus modell

$$\frac{dN}{dt} = r_0 * N * \frac{K-N}{K}$$

Ahol K: a környezet eltartó képessége



8. ábra A papucsállatka (*Paramecium aurelia)* populáció logisztikus növekedési görbéje. (**a**) A sejtszám időbeli változása. (**b**) A sejtenkénti növekedési ráta lineárisan csökken az egyedszámmal. Mindkét ábrán látható, hogy az egyensúlyi denzitás 552 körül van (GAUSE 1934 nyomán, CASE 2000).

Két faj együttélésének modellezése

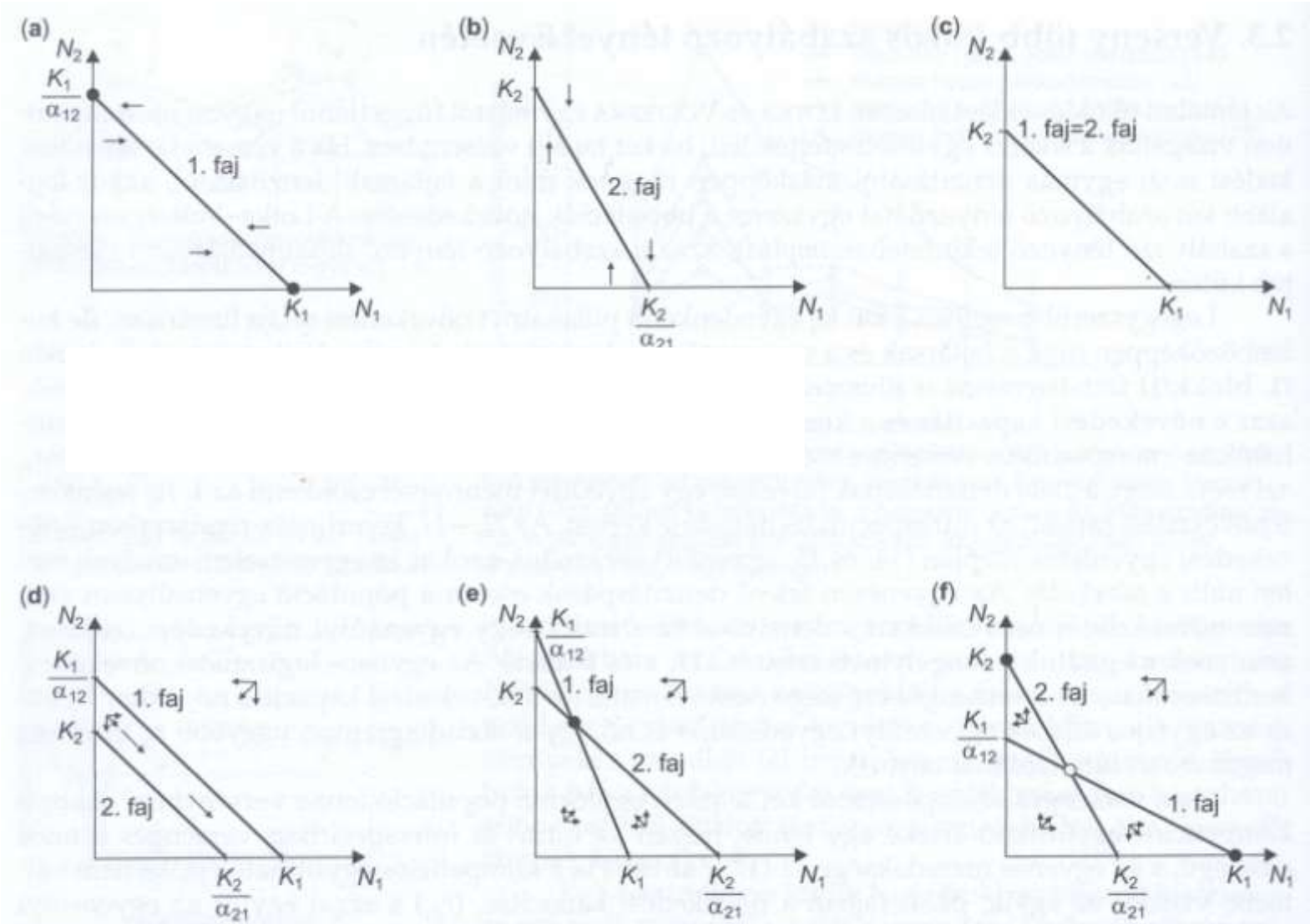
$N_1 \rightarrow \alpha_{12}N_2$

$N_2 \rightarrow \alpha_{21}N_1$

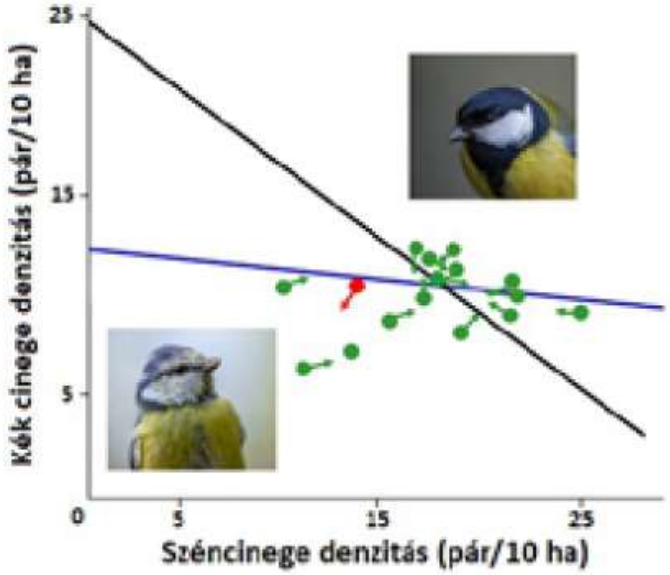
d: 1 faj marad meg

e: 1 és 2 faj együtt él

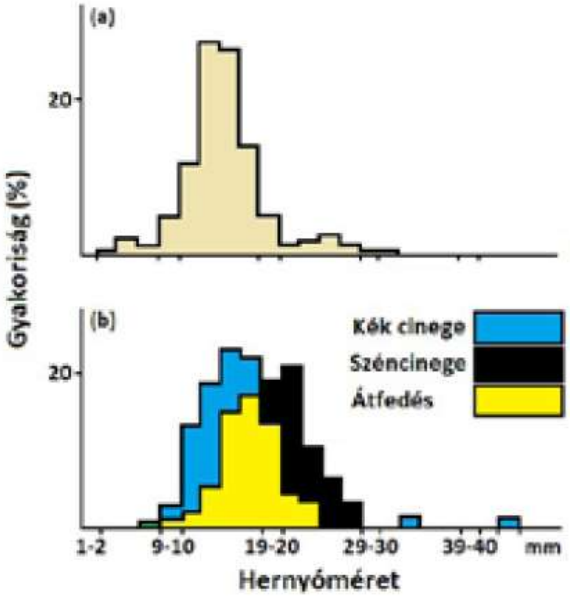
f: bizonyos esetben 1 és 2 faj együtt él, de a legtöbb esetben 1 vagy 2 faj marad meg



17.ábra A Lotka–Volterra-modellhez tartozó fázisdiagrammok. (**a**) Az 1. faj nulla (egyensúlyi) növekedési izoklínája. Az egyenes alatti egyedszámok esetén növekszik, felettieknél pedig csökken az egyedszám (nyilak). (**b**) A 2. faj nulla növekedési izoklínája. (**c**) Mindkét faj nulla növekedési izoklínája, ha a két faj versengés szempontjából ekvivalens. (**d**) A magasabb r_0 és K értékű faj nyeri a versenyt. (**e**) Stabil együttélés. (**f**) Instabil együttélés.



12/4. ábra. Versengő szén- (fekete egyenes) és kék cinegék (kék színű egyenes) nullklínái (azon egyedszámpárok összessége, melyek mellett nem növekszik, és nem is csökken a populáció nagysága). A zöld pontokaz egyes években mért cinegedenzitásokat jelölik, a belőlük induló nyilak a következő évi adatok felé mutatnak. A denzitások, a piros pont és nyíl kivételével a nullklínák metszéspontja felé mozognak. További magyarázat a szövegben [Dhondt (1977) nyomán módosítva]. Fotók: Török Miklós



12/5. ábra. A hernyók méreteloszlása (a) a táplálékkészletben és (b) a két versengő cinegefaj fiókáknak hordott táplálékában. A kisebb méretű kék cinegék a készletben gyakoribb kisebb hernyókkal, míg a nagyobb termetű széncinegék a készletben jóval ritkább nagyobb hernyókkal etették a fiókáikat [Török és Tóth (1999) nyomán módosítva].

Az együttélés lehetősége

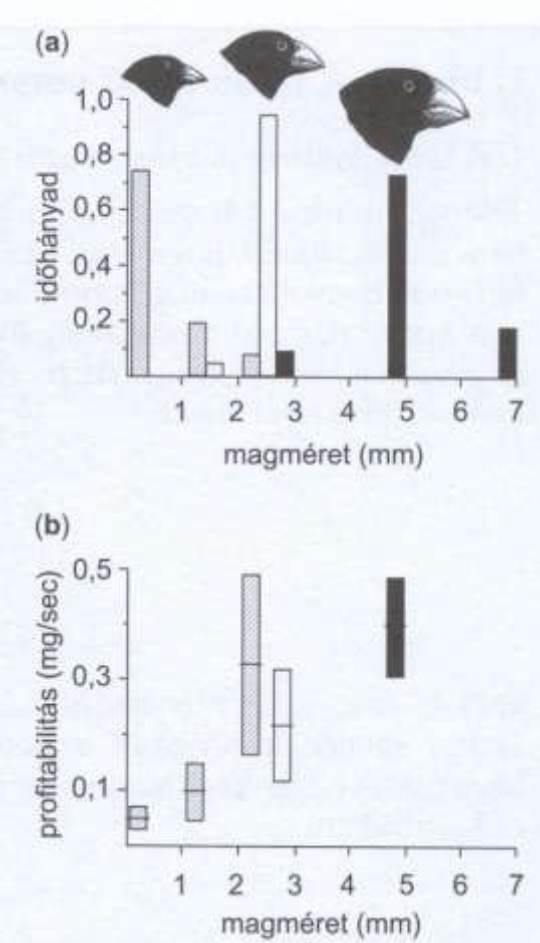
Annál nagyobb, minél eltérőbb a két faj forrás igénye

Az intraspecifikus (fajon belüli) kompetíció erősebb az interspecifikus (fajok közötti) kompetíciónál

$\alpha_{12} < 1, \ \alpha_{21} < 1$

12/1. táblázat. Három cinegefaj táplálkkeresési viselkedésének elkülönülése az őszi-téli periódusban angliai erdőkben [Betts (1955), Lack (1971), Gibb (1954) adatai alapján].

Pontenciális niche-tengelyek	Szén-cinege	Kék cinege	Barátcinege
Leggyakoribb táplálékméret (mm)	7-8	1-2	3-4
Átlagos keresési magasság (m)	8,8	10,2	7,7
Fő keresési mikroélőhely	Talaj	Vékony ágak	Közepesen vastag ágak

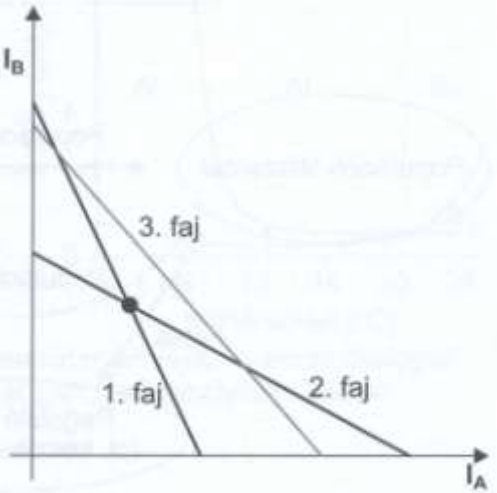


21. ábra Három együtt előforduló földipintyfaj magfogyasztásának jellemzői. (**a**) A különböző méretű magvak elfogyasztásával töltött időhányad. (**b**) Adott idő alatt megevett mennyiség a különböző méretű magvakból. A bajszok hossza a becsült 95%-os konfidenciaintervallumot mutatja (SCHLUTER 1982 és GRANT 1999 nyomán). Fekete: nagy földipinty (*Geospiza magrinostris*); üres: középföldipinty (*Geospiza fortis*); sávozott: kis földipinty (*Geospiza fuliginosa*).

Hány faj élhet együtt ?

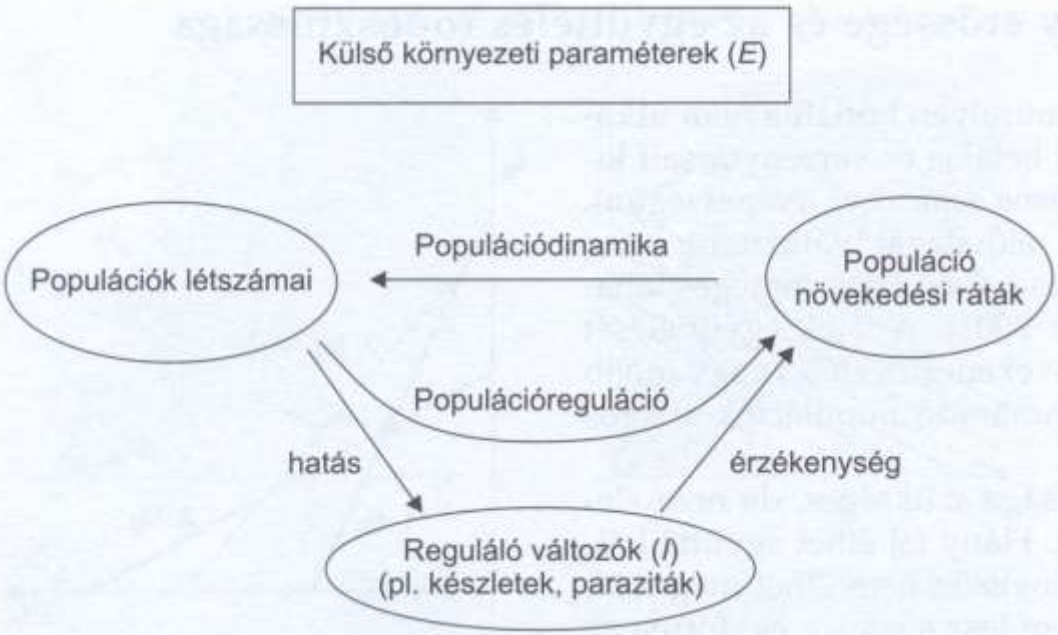
A stabilan együtt élő populációk száma nem haladhatja meg a szabályozó tényezőik számát – kompetitív kizárás véges sok forrásra vonatkozó tétele

(C számú szabályozó tényező esetén maximum C számú faj élhet együtt)



25. ábra Három faj egyensúlyi izoklínái. Három egyenes csak nagyon speciális feltételek között metszi egymást egy pontban.

A versengő populációk növekedésszabályozó komponenseinek (hatás, érzékenység) elég különbözőnek kell lenni a tartós együttéléshez.



26. ábra A növekedésszabályozás komponensei (MESZÉNA és mtsai 2006) nyomán.