

# Bevezetés az ökológiába

## Alapfogalmak

*Az ember szinte megjelenése óta valamilyen módon használja a természetet, a környezetét. A természettel való „együttélés” sokáig, évszázadokon át zavartalan, szinte tünetmentes volt. Az első komoly környezetromboló hatás kezdete az angol ipari forradalom idejére tehető, amikor az első kohók, gyárak, kezdetleges erőművek működni kezdtek s ezzel kezdetét vette a levegő, majd a vizek és a talajok szennyezése. Ez a folyamat az elmúlt fél évszázadban jelentős mértékben felgyorsult: nagymértékű és durva zavaró hatások (perturbációk) érték az emberiség beavatkozása nélkül, önmagában is meglehetősen bonyolult élő természeti rendszereket.*

**A** bonyolultság, összetettség, más szóval a *komplexitás* alapvetően arra vezethető vissza, hogy a biológiai szerveződési szintekre számos szabályozási és vezérlési folyamat, illetve ezek összehangoltsága a jellemző. Zavaró hatásra a biológiai szervezettség, az organizáltság miatt a rendszer válaszol. Az élővilág három nagy, egymásra épülő szerveződési szintjén – az egyed alatti, egyedi és egyed feletti szerveződési szinteken – a különböző dimenziójú folyamatokban különböző mechanizmusok révén jön létre az organizáció.

E rész alapvetően és részletesen csak a populáció- és társulásökológia egyes kiemelt alapelveivel, illetve fogalmaival foglalkozik, a terjedelem szükségessége miatt kényszerűen elhanyagolva az ökológia nem kevésbé fontos egyéb alapfogalmait.

### Szerveződési szintek a biológiában

Az *egyed alatti (infraindividuális)* szint magában foglalja a molekuláris, a sejtes, a szöveti és a szervek szerveződési szinteket; az *egyedi (individuális)* szint a szervezetek szerveződési szintje; az *egyed feletti (szupraindividuális)* szintbe pedig a populációk, társulások, élőlényközösségek (biocönózisok) és a bioszféra szerveződési szintek tartoznak.

Az egyed feletti szerveződési szintek jelenségeivel, folyamataival, illetve az élőlények együttélésének törvényszerűségeivel az *ökológia*, pontosabban a szünbiológia tudománya foglalkozik.

Az egyed feletti szerveződés alapegysége a *populáció*, amely az egy fajhoz tartozó egyedek térben és időben együtt előforduló és szaporodási közösséget alkotó csoportja. A populációt alkotó egyedek külső megjelenésüket és genetikai készletüket tekintve több-kevesbé különböznek egymástól, ezt nevezzük variabilitásnak. A populáció nemcsak ökológiai-szünbiológiai, hanem genetikai és evolúciós alapegység is. A populációra jellemző sajátságok többek között a populációnagyság (=egyedszám), populációsűrűség (=denzitás), populációnövekedés, kormegoszlás és a szaporodási ráta.

Az *élőlényközösség* (=életközösség, biocönózis, társulás): a térben és időben számos és különböző viselkedésű populáció (növények, állatok, mikroorganizmusok, gombák) meghatározott szerveződésű együttélése. A különböző viselkedés itt azt jelenti, hogy az

életközösséget alkotó populációk több tulajdonság tekintetében – pl. mozgás, táplálkozás, szaporodás – eltérnek egymástól.

A biocönózisban a szerves anyag felépítése, felhasználása és lebontása egy viszonylag teljes körfolyamatban valósul meg: a növényi, állati és mikrobiális szervezetek populációi tekinthetők az élőlényközösség fő komponenseinek, amelyek révén az anyag- és energiaforgalom megvalósul.

A közösségekre jellemző: a fajösszetétel és fajgazdagság, a biológiai sokféleség (=biodiverzitás), a tér- és időszerkezet, valamint a populációk közötti kapcsolatok, amelyek a közösség ún. kapcsolatszerkezetét (=relációstruktúráját) adják. E populációs kapcsolatok révén kialakult organizáció biztosítja a természetes, illetve természetközeli biocönózisokra jellemző önszabályozást.

A *bioszféra* kettős jelentéssel bír. Szó szerinti és általános értelmezése: az élet szintjére bolygónkon. A Föld felszínének az a vékony rétege (15–16 km-re becsülik a vastagságát), amely magában foglalja a litoszférát, az atmoszférának és hidroszférának azt a részét, amelyet élőlények népesítenek be. Ez a területi (topográfiai) jelentés, amely egyben a körülhatárolást is magában foglalja, a bioszférát, mint a legmagasabb biológiai szerveződési szintet is jelenti. Magában foglalja a Föld összes élőlényközösségét, amelyek a nagy geológiai és légköri folyamatok révén egyetlen szerveződési szintet alkotnak. A bioszféra szabályozó mechanizmusairól való ismereteink ma még nagyon csekélyek, annak ellenére, hogy néhány, ezen a szinten lejátszódó folyamat, mint például a biogeokémiai ciklusok már viszonylag jól feltártak.

A bioszféra mai szervezetsége a földtörténeti korok során, egy geológiai léptékű időskálán nagyon lassan, fokozatosan alakult ki a Föld keletkezésétől napjainkig. A bioszféra evolúciójának folyamata szervesen összekapcsolódik a földi légkör és az élővilág evolúciójával.

### Az ökológia mint tudomány

Az egyed feletti szerveződési szintekre ténylegesen ható környezeti tényezők vizsgálatával az *ökológia* mint *szünbiológiai tudomány* foglalkozik. Azt vizsgálja, hogy például az élőlények tér-idő eloszlását, összerendezettségét, az élőlényközösségek mint rendszerek anyag- és energiaforgalmát és működését mely tényezők és hogyan befolyásolják. Régóta ismeretes tény, hogy az élőlények a természetben nem véletlenszerűen fordulnak elő. Másként fogalmazva: nem igaz az, hogy az élőlények egyedei a Föld tetszőleges helyén, bármely időpontban, akármilyen mennyiségben előfordulhatnak. Fentieket számtalan nyilvánvaló tény cáfolja, amelyek közül igen közismert például a nagy növényzeti zónák (illetve biotópok) zonális elhelyezkedése Földünkön; hogy vannak kihalt és ma is élő (récents) fajok; s hogy ismeretesek ritkás és gyakori, tömeges növény- és állatfajok. Az ökológia feladata, hogy feltárja a populációk, illetve élőlényközösségek és környezetük közötti okozati összefüggéseket.

A populációk, élőlényközösségek, illetve a bioszféra jelenségeit leíró és vizsgáló tudományok: a növény- és állatföldrajz (=biogeográfia), a populációdinamika és a társulástan (=cönológia). Ezek a *szünfenobiológia* körébe tartozó tudományterületek ugyanúgy, mint az ökológia a szünbiológiai tudomány körébe tartoznak, egymáshoz való viszonyuk: okozat-ok, vagyis jelenség (szünfenobiológia) és háttér (ökológia).

Az angolszász „ecology” és a fenti ökológia terminológia nem teljesen azonos egymással: az „ecology” magában foglalja mind a jelenség, mind a háttér vizsgálatát, ily módon a szünbiológiával azonosítható. A szünbiológia két tudományterületre történő szétválásának Közép-Európában alapvetően tudománytörténeti oka van: a leíró jellegű szünfenobiológiai tudományok – pl. növény- és állatföldrajz, s társulástan – már a század huszas-harmincas éveiben erőteljes fejlődésnek indultak és önállósodtak. A jelenségek háttérének megismerése és kutatása alárendelt szerepet játszott, s csak igen szórványos volt

egészen a hatvanas évekig. A szünbiológiai jelenségeket előidéző okozati háttérvizsgálatoknak, vagyis az ökológiának egy, a környezetszennyezés, a bioszférakrízis vagy környezeti válság néven közismert globális méretű problémaegyüttes adott nagy lendületet az utóbbi húsz-huszonöt évben.

### Ökológiai alapfogalmak

#### *A környezet és a tűrőképesség. Az ökológiai tényezők*

Köznapi értelemben környezetnek azt a valós, topográfiai teret értjük, amely az élőlényeket körülveszi. A szünbiológiában a környezetnek egy szűkebb értelmezése van: adott szupraindividuális objektumra ténylegesen ható tényezők összessége, amely tényezők megszabják hogy térben hol, időben mikor és milyen mennyiségben milyen élőlények élhetnek együtt. Azokat a tényezőket, amelyek a fenti feltételek kialakításában nem játszanak szerepet, de jelen vannak: környéknek, más néven miliónek nevezzük. Az ökológiai környezet fogalomkörébe tehát azok a ténylegesen ható, vagyis korlátozó külső tényezők tartoznak, amelyek a szünbiológiai jelenségekért felelősek. Egy élőlényközösségben az ökológiai környezetek sokasága hat (plurális környezet elve): például más-más külső tényezők szabják meg a társulást alkotó populációk egyedszámát, annak változását, a szervesanyagtermelését, megint mások a populációs kapcsolatokat, a társulás anyag- és energiaforgalmát stb.

A továbbiakban a környezet alatt mindig ökológiai környezet értendő majd. Itt hívjuk fel a figyelmet arra, hogy többféle környezet létezik: például az emberi populációt tekintve pszichológiai, társadalmi, szociális stb. környezet.

A környezet a környezeti tényezőkön keresztül fejti ki hatását, amelyek hagyományosan élettelen (abiotikus) és élő (biotikus) tényezőkre oszthatók fel. Közvetlenül ható abiotikus környezeti tényező

például a fény, a hő, továbbá a levegő kémiai összetétele, a szubsztrát oxigén-, víz- és tápanyagellátottsága, sókoncentrációja. Biotikus környezeti tényezők a populáció egyedei és az élőlényközösséget alkotó populációk közötti kapcsolatok. Az élő és élettelen tényezők nem választhatók el élesen egymástól: az abiotikus tényezők gyakran a biotikusakon keresztül fejti ki hatásukat.

Egy újabb felosztás szerint a környezeti tényezők két nagy csoportját különítjük el. E szerint vannak *forrástényezők* és az ún. *kondicionáló*, más néven a mediátor tényezők. A forrástényezők (=asszimilációs faktorok) a több populáció által közösen hasznosított (jobbára táplálék)források, amelyek többnyire korlátozott mennyiségben vannak jelen a környezetben, így hasznosításukért versengés folyik. Ilyen forrástényezők például a növények számára a talaj felvehető nedvesség- és ásványianyag-tartalma, a növényevő állatoknál a legelnyaló, a ragadozóknál a zsákmány, a lebontó baktériumoknál az elhalt szerves anyag. A kondicionáló tényezőket nem veszik fel a növények, illetve nem fogyasztják el az állatok, hatásukat a forrástényezőkon keresztül fejti ki. Ilyenek többek között a hő, a talaj pH-ja és redox potenciálja. E két utóbbi külön-külön is, de együtte-

*A környezeti tényezők hatását az élőlények felfogják és válaszolnak rá. Ezt a jelenséget nevezzük tűrőképességnek, más néven toleranciának. A biológiai objektumok sajátos belső környezetük révén szűrik meg a külső környezetből őket állandóan érő hatásokat.*

*Az élő szervezetek belső, a külső hatásokra ténylegesen reagáló tényezőinek összességét toleranciatényezőknak nevezzük.*

*A környezet és a tolerancia egymással komplementer viszonyban van, s csak kölcsönösen értelmezhetők.*

sen is befolyásolja a tápanyagok – elsősorban a foszfor, nitrogén, mangán, molibdén, alumínium, valamint a toxikus nehézfémek oldékonyságát, s ezáltal azok felvehetőségét.

A környezeti tényezők hatását az élőlények felfogják és válaszolnak rá. Ezt a jelenséget nevezzük *tűrőképességnek*, más néven toleranciának. A biológiai objektumok sajátos belső környezetük révén szűrik meg a külső környezetből őket állandóan érő hatásokat. Az élő szervezetek belső, a külső hatásokra ténylegesen reagáló tényezőinek összességét toleranciatényezőknek nevezzük. A környezet és a tolerancia egymással komplementer viszonyban van, s csak kölcsönösen értelmezhetők.

A környezeti tényezők (amelyek külsők) és a tűrőképességi tényezők (amelyek belsők, és a külvilág hatásait felfogják) együtt alkotják az *ökológiai tényezőket*. A populációk válaszképpen valamilyen környezeti tényező változásának hatására általában optimumgörbékkel jellemezzük, ami egy olyan függvény, amely például adott populáció egyedeinek eloszlását jellemzi a környezeti tényező mentén. Az eloszlás maximuma jelöli ki a populáció számára kedvező, ún. optimális tartományt. A környezeti tényezőknek azt az értéktartományát, amelyen belül a populáció egyedei még életképesek, *ökológiai tűrőképességi (tolerancia) tartománynak* vagy *ökológiai valenciának* nevezzük.

A környezeti tényezőknek a populáció egyedei számára még éppen elviselhető alsó és felső értékei jelölik ki a tűréshatárokat. Az ezeknél kisebb vagy nagyobb értékek mellett a populáció életképtelen.

Tágtűrűsű, más néven *euroöcikusnak* vagy *generalistának* tekinthetjük a populációt akkor, ha a tűrőképességi tartománya több környezeti tényezőre nézve is tág határok között mozog. Ily módon ezek az élőlények a környezet nagyobb mértékű változásait tudják elviselni, nagy elterjedésűek és különböző körülmények között életképesek. A több tényezőre szűktűrűsű fajok a *sztenöcikus* vagy *specialista* szervezetek, amelyek a környezetnek csak viszonylag kismértékű változásait tudják elviselni.

#### *Indikáció, indikátor szervezetek*

A környezeti tényezők változásai a populációk számos tulajdonságában is változást okoznak. E változások, amelyek valamilyen jelenségben nyilvánulnak meg, valamint a jelenséget előidéző okok mint ökológiai háttér közötti kapcsolat az *ökológiai indikáció*, vagyis a *jelzés*. Az élővilágban minden fenetikai (pl. morfológiai, táplálkozásbeli, viselkedéstani, társulástani) jelenség mögött egy vagy több ökológiai jelenség áll. A klasszikus ökológiai szakirodalom azokat a szélsőségesen specialista populációkat nevezi indikátoroknak, amelyek a környezeti tényezők szűk tartományához alkalmazkodtak, így előfordulásukkal vagy hiányukkal jól jelzik a tényezők bizonyos értékeit.

Régóta ismert talajsavanyúságot jelző növények például a tőzegmoha (*Sphagnum* fajok), jónéhány lombosmoha faj (*Leucobryum*, *Dicranum* fajok), a korpafüvek (*Huperzia*, *Lycopodium*). A magasabb rendű növények közül az áfonyák (*Vaccinium*), a körtikék (*Pyrola*) és a perjeszittyók (*Luzula*) igen közismert indikátorai a savanyú termőhelyeknek. Erősen savanyú tőzegmohalápokon élnek és a szubsztrát igen korlátozott felvehető nitrogéntartalmát jelzik a sajátos táplálkozásmódú rovarfogó növények, mint például a harmatfű (*Drosera*), a hizóka (*Pinguicula*) és a rence (*Utricularia*) fajok. Velük szemben a nitrogénben gazdag talajt a csalán (*Urtica dioica*), a fekete bodza (*Sambucus nigra*), továbbá számos gyomnövény (*Chenopodium*, *Chelodonium*, *Atriplex*, *Amaranthus*) nagy gyakoriságú erlőfordulása jellemzi. A kőtörőfüvek (*Saxifraga*-fajok) és az erdei gyöngyköles (*Lithospermum purpureo-coeruleum*) tömeges jelenléte a talaj magas kalciumtartalmát indikálja.

Ismeretesek réz- és arany- (pl. bizonyos lombosmohafajok), kobalt- (*Silene cobalticola*), cink- (*Viola calaminaria*), mangán-, króm-, nikkel- és vasércjelző növények is.

A magas sókoncentrációt jelzik, illetve ehhez alkalmazkodtak a sós és szikes termőhelyek sótűrő és sókedvelő növényei. A sótűrők az ún. fakultatív halofitonok, amelyek optimális élőhelye (más szóval fiziológiai optimuma) a kevésbé sós termőhely, de rossz

versenyképességük miatt erről az optimális termőhelyről toleranciatarományuk szélére szorultak ki. A sókedvelők, az ún. halofitonok normális életfolyamataikhoz igénylik a sós termőhelyet, a kevésbé sós környezetben életképességük csökken.

A légszennyezés mértékének jelzésére a gyakorlatban már régóta alkalmazzák a *zuzmóindikációt*, amely az epifiton zuzmófajok meglétén, tömegességén vagy hiányán alapszik. Ezek a növények nagyon érzékenyek a levegő kén-oxid-(elsősorban a kén-dioxid-)tartalmának a megnövekedésére. Ennek következtében a nagyvárosok és ipari körzetek erősen szennyezett levegőjű területeiről a zuzmók teljesen eltűntek, s ún. zuzmósvatagok alakultak ki.

Az ivóvízminőség egyik fontos jellemzője az ún. kóli-szám, amely a szennyezett ivóvízben előforduló *Escherichia* kólibaktériumok előfordulását jelzi. A felszíni vizek eutrofizálódását pedig a növényi és állati lebegő életmódot folytató élőlények (a fito- és a zooplankton) mennyisége, összetétele és sajátos rétegződése indikálja.

Számos jól ismert indikátor fajt találunk a magasabb rendű állatok körében is: a sebes pisztráng (*Salmo trutta fario*) csak az oxigéndús, gyors folyású hegyi patakokban él, s ikarája már az enyhén savanyú (pH=6,0–6,5) vizekben is károsodik. A szitakötőlárvák (*Odonata*) az 5.5 pH-értéknél savanyúbb vizet már nem viselik el, s egyes kagylófajok a 6.0 pH-nál savanyúbb vizekben már elpusztulnak. Egyik legszebb hazai madarunk, a gyurgyalag (*Merops apiaster*) csak a meredeklősz- és homokfalakban találja meg fészkelési felteleteit. Jó példaként szolgálnak az indikációra az ún. tápnövénysspecialista lepkék is, amelyek hernyói csak egy bizonyos növényfaj jelenlétében, azt fogyasztva képesek kifejlődni.

Szükséges, hogy az indikációt legalább elvben kiterjesszük. Ennek értelmében kimondható, hogy a természetben minden faj populációja indikátor-értékű. A kiterjesztett, ún. *általános indikátor elv* értelmében tehát minden lényeges környezeti hatás indikálódik s elvileg leolvasható. Bizonyos gyakorlati korlátok miatt azonban a természet jelzéseinek csak egy kis töredékét tudjuk az indikáció során megragadni.

Nemcsak a populációk, hanem a társulások (biocönózisok) s a biomok is jelzik a környezeti tényezőket. Ezzel kapcsolatos a *zonalitás* jelensége, amely a nagyobb növényzeti egységek (a formációk), illetve a biomok megközelítőleg szabályos övezetes elrendeződése a Földön. (A zonalitás felismerése és első megfogalmazása *A. von Humboldt* német természetudós nevéhez fűződik). Ez az elrendeződés két makroklimatikus környezeti tényező, az évi átlaghőmérséklet és a csapadék mennyisége, illetve eloszlásának alakulását jelzi.

#### *A környezeti tényezők korlátozó hatása: limitáció és limitáltság*

A populációk és a társulások (élőlényközösségek) tér- és időbeni előfordulását és viselkedését környezeti tényezők korlátozzák, limitálják. Az ökológiai limitáció a környezeti és a toleranciatényezők kapcsolatai révén valósul meg. A környezeti tényezők bármelyike, amennyiben valamilyen irányban meghaladja vagy megközelíti a tűrképesség határát, *korlátozó (limitáló) tényezővé* válik. A limitációs elv felismerője és első megfogalmazója *J. Liebig*, német vegyész volt, aki a gyakorlatból vett tapasztalatai alapján 1840-ben felismerte és megfogalmazta a róla elnevezett *minimum-elvet* („A gazdasági növények terméshozamát mindig a növény szükségleteihez képest legkisebb mennyiségben jelenlevő, azaz a viszonylag minimumban levő tápanyag szabályozza, illetve korlátozza, annak ellenére, hogy az összes többi tápanyag esetleg korlátlan mennyiségben van jelen.”)

Ez a Liebig-féle minimum-elv bármelyik környezeti tényezőre érvényes és kiterjeszhető. A korlátozó tényezők a környezet szabályozó szerepét érvényesítik a populációk és a társulások előfordulásában és viselkedésében. Az ökológiai vizsgálatok végső célja a korlátozó tényezők és ezek hatásának felismerése és feltárása a nagyszámú környezeti tényező közül. A fentiek alapján megállapítható, hogy a lényeges (releváns) környezeti tényezők azok, amelyek limitálnak, a releváns tolerancia tényezők pedig azok, amelyek limitáltak. A korlátozás és korlátozottság tehát külön-külön nem, csak együtt kezelhető és értelmezhető.

A limitációs vizsgálatok során számos nehézség abból adódik, hogy a szupraindividuális objektumok előfordulása, viselkedése és jelenségei csak kevés esetben hozhatók közvetlen összefüggésbe egyetlen környezeti tényezővel. Ez az ún. *extrémum limitáció* ritkán, többnyire az élettelen környezeti tényezők által szabályozott (más szóval az abiotikusan stresszelt) társulásokban figyelhető meg, ahol alapvetően valamilyen szélsőséges éghajlati vagy talajtényező szabályozó szerepe érvényesül. Ilyen életközösségeket találunk a szukcessziósor elején (pl. a nyílt gyepek), sivatagokban, felsivatagokban, a tundrán és a tápanyagszegény (oligotróf) vizekben. Ezek általában igen fajszegények, a populációs kölcsönhatások gyengék és kisszámúak. Több környezeti tényező összerendezett hatására történő együttes korlátozás – amely az előzőnél sokkal gyakoribb jelenség a természetben – az ún. *relatív limitáció*. Fajgazdag társulásokban inkább a biotikus jellegű környezeti tényezőknek, a populációs kölcsönhatásoknak van döntő szerepe a szabályozásban. Ilyen közösségek például a trópusi esőerdők, mérsékeltövi lomberdők, hegyvidéki kaszálórétek, láprétek, löszgyepek; vagyis általában a szukcessziósor végén álló, illetve a klimax előtti társulások.

*Néhány kiragadott példa a limitációra:* szárazföldi növényeknél a talaj kémhatása (pH-ja) jelentős korlátozó tényező lehet. A savanyú talaj például közvetlenül is meghatározza számos növényfaj elterjedését, gyakoriságát. A talajlakó mikroorganizmusok mennyisége is jelentős mértékben lecsökken a talaj savanyúságának fokozódásával. A semleges vagy lúgos talajokban a baktériumszám igen nagy, míg savanyú talajokban a gombák és a sugárgombák szaporodnak el, s ezzel párhuzamosan a baktériumszám jelentősen csökken. Ennek eredményeképp a savanyú talajban a mikróbak segítségével végbemenő folyamatok – az elhalt szervesanyag lebontása, a humifikáció sebessége – nagymértékben megváltozik (csökken).

A talaj oxigéntartalma is gyakran lehet korlátozó tényező: például a talajlakó nitrogénkötő és nitrifikáló baktériumok tevékenysége is megfelelő  $O_2$  szintet igényel. Így a rosszul szellőzött, oxigénhiányos láptalajokban a felvehető nitrogén hiánya erősen korlátozza a növények elterjedését (rovaremészítő növények!), illetve a társulások faji összetételét. Az oxigénben szegény, anaerob körülmények között a szerves anyag lebomlása is erősen korlátozott (tőzegesedés!).

Természetes felszíni vizekben a kémhatás (pH) adott mértékű eltolódása jelentősen megváltoztatja a vízi élőlények előfordulását, szaporodását, tömegviszonyait, a populáció táplálékhálózatban betöltött szerepét, s ezáltal az élőlényközösségek eredeti szerkezetét, funkcióját és dinamizmusát.

A Földön a populációk létét, elterjedését és együttlétezését alapvetően *éghajlati tényezők korlátozzák*; ezek az évi középhőmérséklet, az évi hőingás, a csapadék éves mennyisége és eloszlása. A nagy vegetációzónák kialakulása éghajlati adaptáció eredménye. A hőtolerancia mindegyik biológiai szerveződési szinten jelentős szerepet kap. A szélsőséges hőmérsékletek a populációk részleges vagy teljes pusztulását okozhatják. Az üvegházhatás növekedése a meteorológiai modellek szerint a légkör jelentős felmelegedését eredményezi már a közeli jövőben is, ami minden bizonnyal próbára teszi az élőlények tűrőképességét és erősen befolyásolja a társulásokat alkotó populációk versenyképességét.

Az élővilág törzsfajlódése és az élőlényközösségek evolúciója, illetve a természetes kiválasztódás (szelekció) és az ökológiai alkalmazkodás (adaptáció) során létrejött állapot az élővilág *alkalmazkodottsága*. Ez voltaképpen az élőlények igényeinek, belső tulajdonságainak és a környezet nyújtotta lehetőségeknek a sikeres összehangolása, vagyis a megfelelő toleranciák és a környezeti tényezők kapcsolata.

#### *A populációk sajátosságai*

*Populációnak (vagy népességnek) egy adott faj térben és időben együtt előforduló egyedeinek összességét tekintjük. A populáció mint egyed feletti szerveződési szint*

többek között a társulástan (cönológia) és az ökológia vizsgálati alapegysége. A populációknak több olyan tulajdonsága van térben és időben, amelyek ún. *csoporthulajdonságok*, csak a populációkra jellemzők, az egyes egyedeken nem tanulmányozhatók. Ezek a tulajdonságok a populáció struktúrájára és dinamikájára vannak hatással, s amelyek az alábbiak:

*Születési ráta [arány]* (vagy *natalitás*, jele „*b*”). Azt fejezi ki, hogy időegység alatt a populáció egy egyedére hány új egyed jut, más szóval: az időegység alatt egy egyedre jutó születési szám. A natalitási ráta fajonként igen eltérő, értékét az élőlény biológiai adottságai és a környezeti hatások együttesen határozzák meg. A természetben megfigyelhető ún. realizált születési arány mindig kisebb az élőlény élettani képességeinél, az ún. maximális születési rátánál.

*Halálzási ráta [arány]* (vagy *mortalitás*, jele „*d*”). Az időegység alatt a populáció egy egyedére jutó elpusztult egyedek száma. Az élettanilag lehetséges mortalitás mindig kisebb, mint a környezeti tényezők által korlátozott halálzási arány. Más szóval: a környezeti hatások miatt az egyedek realizált élettartama rövidebb a fiziológiailag lehetséges maximumnál. A születési és a halálzási ráta közti különbség adja meg a populáció tiszta (nettó) szaporodási ütemét. A halálzási ráta minden esetben az életkor függvénye. Általánosságban elmondható, hogy az élőlények jelentős részénél (pl. algák, gyomnövények, bizonyos rovatok, halak, kagylók, polipok) az életkor elején, tehát az egyedfejlődés nagyon korai stádiumában a legnagyobb a halálzási valószínűség. Az ilyen populációknál egy bizonyos kor elérése után csökken a halálzási arány. Emellett vannak olyan fajok is, ahol a mortalitás minden életkorban azonos (pl. énekesmadarak nagy része), illetve olyanok is, ahol a halálzási ráta idős életkorban a legnagyobb (pl. ember, illetve állatkertekben, fogságban tartott fajok).

*Egyedsűrűség (denzitás)*. A populációk alapvető jellemzője a méretük vagy nagyságuk, amely az egyedek számával adható meg. Leginkább a terület- vagy térfogat-egységre jutó egyedszám, más néven az *egyedsűrűség* ad e tekintetben eligazítást. A populációk jó részével a népesség teljes megszámlálása kivitelezhetetlen, ezért a denzitást mintavételezés útján állapítjuk meg. Ez esetben a populációnak csak egy kis részét vesszük figyelembe, feltételezve, hogy ez a minta hűen reprezentálja a teljes népességet.

*Korcsoportszerkezet* (más néven *kormegoszlás*). A populációkat különböző korú egyedek alkotják, amelyek eltérő mértékben járulnak hozzá a szaporulathoz. Az élőlények többsége csak meghatározott korban szaporodik: a túl fiatal és a túl idős egyedek nem képesek utódok létrehozására. A populáción belül a különböző korcsoportok aránya meghatározza a populáció szaporodási képességét s ezáltal annak jövőjét. A korcsoportok eltérő szaporodási képessége alapján három fontos populációrészt különíthetünk el:

1. még nem szaporodóképes, juvenilis;
2. kifejlett és szaporodó, ivarérett;
3. a már nem szaporodóképes, öreg. A kormegoszlás szerint megkülönböztetünk *növekvő, stabil és hanyatló* populációkat. Az egyes korosztályokra jellemző születési és ha-

---

*A talaj oxigéntartalma is gyakran lehet korlátozó tényező: például a talajlakó nitrogénkötő és nitrifikáló baktériumok tevékenysége is megfelelő O<sub>2</sub>-szintet igényel. Így a rosszul szellőzött, oxigénhiányos láptalajokban a felvehető nitrogén hiánya erősen korlátozza a növények elterjedését (rovaremésztő növények!), illetve a társulások faji összetételét. Az oxigénben szegény, anaerob körülmények között a szerves anyag lebomlása is erősen korlátozott (tőzegesedés!).*

---

lázási ütem eredményeképp a populációk a stabil koreloszlás felé tartanak, bár a környezet megakadályozhatja annak elérését. Az egyensúlyi populációban a korcsoport megoszlás hosszabb távon állandó marad.

*A populációméret időbeni változása.* A populációk állandóan változnak: új egyedek születnek, az idősök elpusztulnak, emellett egyedek állandóan be- és kivándorolnak. Ez eredményezi az egyedszám időbeni változását. Az egyedszám változását alapvetően a születések és a halálozások közti különbség (a populáció belső növekedési rátája, az ún. malthusi paraméter, jele „ $r$ ”) szabja meg. A populációméret időbeli változásait és azok oksági hátterét a *populációdinamika* vizsgálja. Eszményi esetben – ha a környezeti anyag- és energiaforrás a populációra nézve nem korlátozó – a populáció növekedése az egyedszám emelkedésével egyre gyorsabb lesz, ezt nevezzük *exponenciális növekedésnek*. Pozitív „ $r$ ” esetén a populáció mérete (nagysága, egyedszáma) exponenciálisan nő, negatív „ $r$ ”-nél ugyanilyen ütemben csökken és „ $r$ ”=0 esetén változatlan marad.

A valóságban a populációk növekedése csak nagyon kis egyedszám mellett történhet exponenciálisan. Ennek nagyon gyorsan véget szabnak a korlátozott mértékben rendelkezésre álló források (hely, táplálék stb.). A természetben az egyre növekvő egyedszámú populációt a környezet egyre nehezebben tartja el. Emellett a nagyobb egyedszám esetén erőteljesebbé váló populáción belüli, illetve a más populációkkal való kölcsönhatások miatt a növekedés lelassul, majd elér egy olyan egyedszámot, amelynél többet adott környezet már nem képes eltartani a korlátozás miatt. Azt a populációméretet, ahol a születési és a halálozási ráta egyenlő (így a populáció növekedése zérus) a *környezet eltartóképességének* nevezzük, s jele „ $K$ ”. Ezt nevezzük *logisztikus növekedésnek*, mivel ekkor a populáció egyedszámváltozása időben a logisztikus egyenlettel írható le. A „ $K$ ” értéknek megfelelő egyedszámnál a populáció a környezetével egyensúlyban van, ami azonban nem jelent változatlanyságot. A népesség egyedszáma időben a „ $K$ ” érték körül kisebb-nagyobb ingadozásokat mutat. A populáció növekedése az egyensúlyi egyedszám felénél [„ $K/2$ ”] a leggyorsabb.

Az élőlények – genetikailag meghatározott életmenet-stratégiájuk szerint – rendkívül sokfélék lehetnek. A bizonytalan vagy rövid ideig rendelkezésre álló élőhelyek az olyan fajok számára kedvezőek, amelyek gyorsan szaporodnak (nagy „ $r$ ”), sok, de rövid életű utódot hoznak világra, amelyek nagy távolságokra képesek eljutni. Az ilyen élőlényeket *r-stratégiáknak*, az őket létrehozó evolúciós folyamatot *r-szelekciónak* nevezzük. Ilyen több egyéves növény – közülük számos gyom –, az algák nagy része, a sáskák, a házi veréb, számos kistrágyászó stb.

A kevésbé változékony, viszonylag állandó élőhelyeken az olyan fajok vannak előnyben, amelyek képesek az erős versengésben az egyensúlyi populációméret („ $K$ ”) tartós fenntartására. Ezek az élőlények hosszú életűek, melynek folyamán többször is szaporodnak, s egyszerre csak kevés utódot hoznak létre, ivadékgondozásuk és társas viselkedésük fejlett; a növényeknél a magvakban sok a tartalék tápanyag. Az ilyen tulajdonsággal rendelkező szervezeteket *K-stratégiáknak*, evolúciós kiválogatódásukat *K-szelekciónak* nevezzük. Ide sorolhatók a fák és a cserjék, számos évelő növény, a ragadozó nagy testű madarak és emlősök, de bizonyos ragadozó hangyák is. Valójában az *r* és a *K* stratégia két életmenet-szélsőség; a természetben a kettő között számos átmenet figyelhető meg, a fajok nem tisztán csak *r* vagy *tisztán K* stratégiára jellemző tulajdonságokkal rendelkeznek, hanem ezek keverednek (ezért is beszélünk inkább *r-K kontinuumról*).

*A populációk térszerkezete:* a populáció egyedei a valós (topográfiai) térben. Ez a növényeknél és a helytűlő (szesszilis) állatoknál feltűnő, a mozgékony állatoknál és növényeknél (pl. planktonikus algák) már nem olyan szembevető és nehezen vizsgálható, illetve kimutatható. Az egyedek térbeli elrendeződése, a térszerkezet (mintázatnak is szokás nevezni) egyrészt a környezeti tényezők inhomogenitásának együttes hatására (pl. talainedvesség, fényviszonyok, a gazdaszerkezet, illetve a tápnövény eloszlása), másrészt



a populáció belső sajátságainak (pl. megszórás, utódok mozgékonyasága, vegetatív szaporodás) eredményeként jön létre. Jelentős szerepe van a populációs kölcsönhatásoknak is. A népeség egyedeinek horizontális eloszlása, a *diszpergáltság* nagyon sokféle lehet, de három alaptípusát különböztetjük meg:

1. *Véletlenszerű (random)*: egy egyed minden ponton egyforma valószínűséggel fordul elő és ebben nem befolyásolja a másik egyed jelenléte. Más szóval: az egyedek elhelyezkedése térben egymástól független. Leírható a véletlenszerű (Poisson) valószínűségi eloszlással. Az ilyen térbeli szerkezet a természetben meglehetősen ritka.

2. *Szabályos (infradiszpergáltság)*: a populáció egyedei egymástól egyenlő távolságra helyezkednek el, azaz szabályos eloszlást mutatnak. Ez a mintázat az egyenletes valószínűségi eloszlással írható le. Ezt akkor figyelhetjük meg a természetben, ha valamilyen sajátos „kényszer” hatására – ez lehet állatoknál a territórium fenntartása, növényeknél kémiai gátlóanyagok termelése

– egymástól elég nagy távolságban helyezkednek el, ily módon kerülnek le a fajtársakkal való versengést, s ezáltal biztosítják maguknak a szükséges forrásokat.

3. *Csoportosuló (szupra vagy aggregált diszpergáltság)*: csoportokba rendezett (szigeteszerű) eloszlás, így valamely egyed nagyobb valószínűséggel található egy másik egyed közelében, mint attól távolodva. Ez a diszpergáltsági típus a leggyakoribb a természetben, s az ún. ragály valószínűségi eloszlások valamelyikével írható le. Ilyen a legtöbb növényfaj eloszlása a megszórás, illetve a klonális növekedés miatt, továbbá a falkában élő ragadozóké, a szociális rovaroké (méhek, hangyák), de ilyen az emberi népeség eloszlása is a Földön. A csoportban élésnek megvan az előnye és a hátránya is: a csoportosulás előnye a környezeti szélsőségek könnyebb átvészélése, a ragadozók sikeresebb elkerülése. Ám mindez együtt jár a járványok könnyebb és gyorsabb terjedésével, valamint a nagyobb sűrűség miatti erősebb versengéssel.

*A fajon belüli (intraspecifikus) kompetíció*: a populáció korlátlan növekedésének a véges mennyiségben rendelkezésre álló forrásokért a populáció egyedei közti versengés, más szóval az intraspecifikus kompetíció szab határt. A fajon belüli (intraspecifikus) versengés általában erősebb a populációk közöttinél (intraspecifikus kompetíció), hiszen az azonos fajhoz tartozó egyedek ökológiai igénye jobban hasonlít egymáshoz, mint a különböző fajúaké.

A versengés csak olyan forrástényezőért folyhat, amelynek mennyisége vagy hozzáférhetősége korlátozott. Egy nyílt sziklagyepben vagy a ritka, félsivatagi növényzet esetén a fény nem korlátozó (limitáló) tényező, de bükköserdő vagy sűrű trópusi esőerdő aljnövényzetében már igen. Nem beszélhetünk oxigénért folyó versengésről – noha az minden élőlény számára létfontosságú – mert az olyan bőségben található a természetben, hogy jóval meghaladja az igényeket.

A kompetíciós hatás *sűrűségfüggő*, ami azt jelenti, hogy a populáció egyedeinek életképesség- és termékenységsökkenése a versengésben részt vevők számának növekedésével fokozódik. Ennek eredményeként például növényeknél az egyedek mérete és a po-

*Az élőlények – genetikailag meghatározott életmenet-stratégiájuk szerint – rendkívül sokfélék lehetnek. A bizonytalan vagy rövid ideig rendelkezésre álló élőhelyek az olyan fajok számára kedvezőek, amelyek gyorsan szaporodnak (nagy „r”), sok, de rövid életű utódot hoznak világra, amelyek nagy távolságokra képesek eljutni.*

*Az ilyen élőlényeket r-stratégiáknak, az őket létrehozó evolúciós folyamatot r-szelekciónak nevezzük. Ilyen több egyéves növény – közülük számos gyom –, az algák nagy része, a sáskák, a házi veréb, számos kistrágyászó stb.*

puláció sűrűsége egymással összhangban változik a versengés során: a növények súlyának (méretének) időbeni növekedésével lineárisan csökken az egyedsűrűség. Ez azt jelenti, hogy mindig a leggyengébb egyedek pusztulnak el. E változás meredeksége – bármely méretű növény esetén! – egységesen  $-3/2$ . A jelenséget önrítkulásnak vagy öngyérítésnek nevezzük. A „ $-3/2$ -ed törvény” magyarázata ma még nem teljesen ismert.

*Ökotípusok:* fajon belül az egyes populációk a helyi környezeti feltételekhez történő örökletes alkalmazkodás eredményeképp alakulnak ki. Az ökotípusok mindig a helyi szelekciós nyomás eredményei és a jellegzetességeiket a faj más ökotípusaitól azonos körülmények között nevelve is megtartják. Az ökotípusok létrejöttének és fennmaradásának feltétele a populáció elszigetelődése, így módon a génáramlás megakadályozása a faj két populációja között. Az ökotípusok kialakulása a helytűlő szervezeteknél, így a növényeknél, a rögzült állatoknál, mint amilyenek például a korallok, könnyebben megvalósul, mint a mozgékony állatoknál. Az egy ökotípusba tartozó populáción belül is mutatkozhat jelentős variabilitás az egyedi tűrőképességben. Ez a *polimorfizmusnak* nevezett sokféleség lehet átmeneti jellegű, de lehet tartós is, amelyet a szelekció tart fenn. A populáción belüli sokféleség fokozza a környezeti változásokhoz való alkalmazkodóképességet. Az alaki sokféleség egyik jól ismert formája az évszakos vagy *szezonpolimorfizmus*, amikor a faj egyedeinek megjelenési formája évszakosan más és más. Az évente több nemzedékű lépték esetén gyakori, hogy a nemzedékek mérete és rajzolata nagymértékben eltér egymástól; egyes sivatagi törpecserjéknél ilyen a levelek szezonális váltakozása: száraz időszakban apró, bőrnemű levelek vannak, míg nedvesebb körülmények között nagyobb és vékonyabbak a levéllemezek.

#### Irodalom

JUHÁSZ NAGY PÁL: *Beszélgetések az ökológiáról*. Mezőgazdasági Kiadó, Bp. 1984.

KOZÁR FERENC–SAMU JÁNOS–JERMY TIBOR: *Az állatok populációdinamikája*. Akadémiai Kiadó, Bp. 1992.

*Környezetvédelmi lexikon I–II*. Akadémiai Kiadó, Bp. 1993.

*Növényföldrajz, társulástan, ökológia*. Szerk.: HORTOBÁGYI TIBOR–SIMON TIBOR. Tankönyvkiadó, Bp. 1981.

SZÁRAZ PÉTER: *Ökológiai zsebkönyv*. Gondolat Kiadó, Bp. 1987.

TÖRÖK JÁNOS: *Ökológiai kisenciklopédia*. Országos Pedagógiai Intézet, Bp., 1985.

WILSON, E. O.–BOSSERT, W. H.: *Bevezetés a populációbiológiába*. Gondolat Kiadó, Bp. 1981.