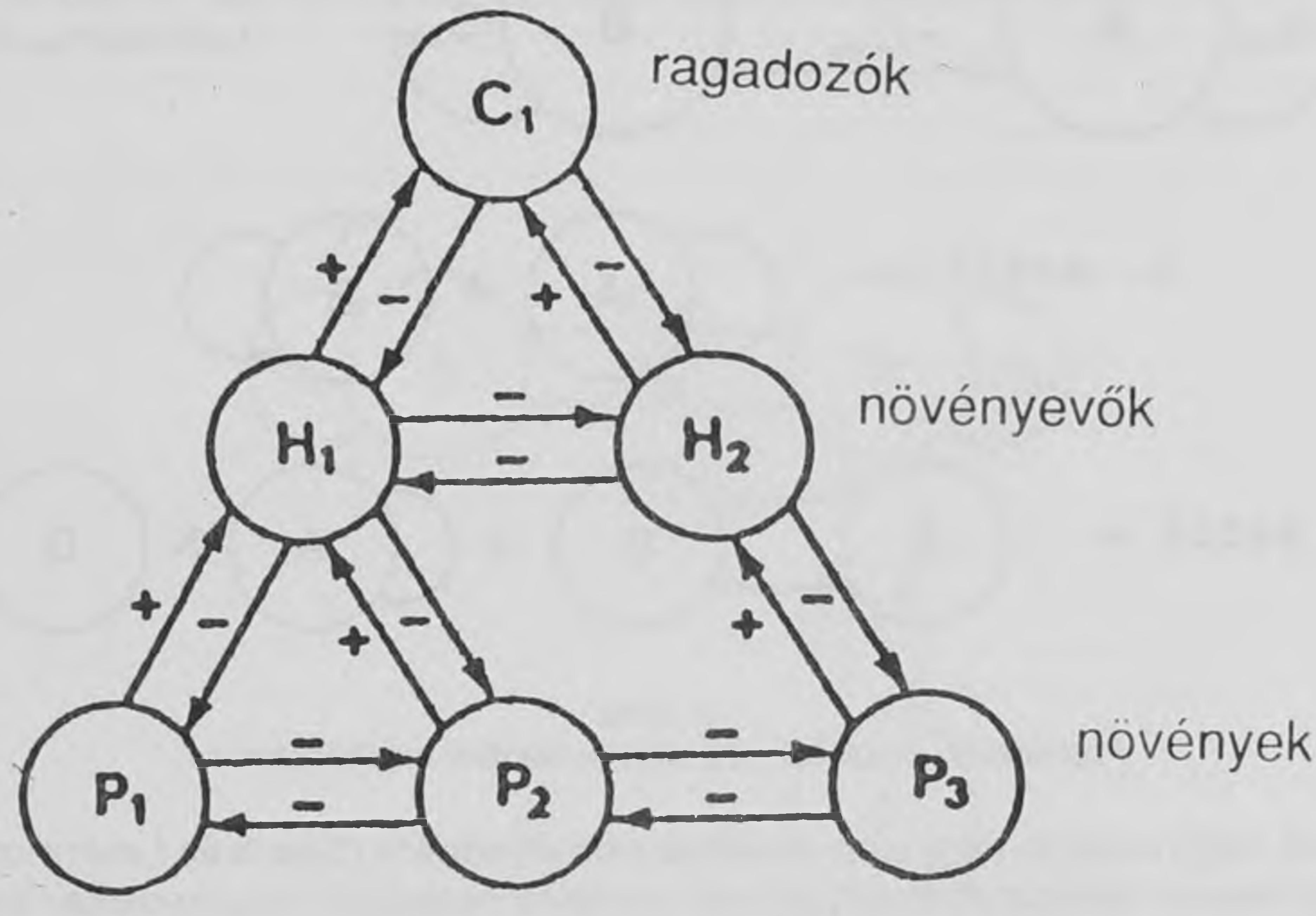
Az élőközösségek stabilitása

MAJER JÓZSEF

Minden trofikus szinten találunk néhány fajt, amelyek a források hasznosításáért versengenek vagy éppen együttműködnek (kooperálnak) egymással. Az egész közösséget a kölcsönhatások hálója fogja össze. Egy ilyen kölcsönhatási modellt mutat az 1. ábra. Az előjelek versengő (- -), ill. ragadozó és zsákmány (+ -) viszonyt, valamint számos visszacsatolást jeleznek. Ezek a visszacsatolások azonban nemcsak két egymással közvetlen kapcsolatban álló faj között vannak meg, hanem a visszacsatolás mechanizmusába több faj populációja is bekapcsolódhat. Például C_1-H_1-H_2-C_1. Ebben a visszacsatolási renszerben két növényevő (H_1 és H_2) és egy húsevő (C_1) vesz részt. Az a rendszer, amelyben két negatív és egy pozitív visszacsatolás van, önmagában instabil lehet. *



1. ábra
Egy trofikus közösség egyik lehetséges kapcsolatrendszere
Az előjelek a kölcsönhatások minőségét jelentik

Mi stabilizálja az élőközösségeket?

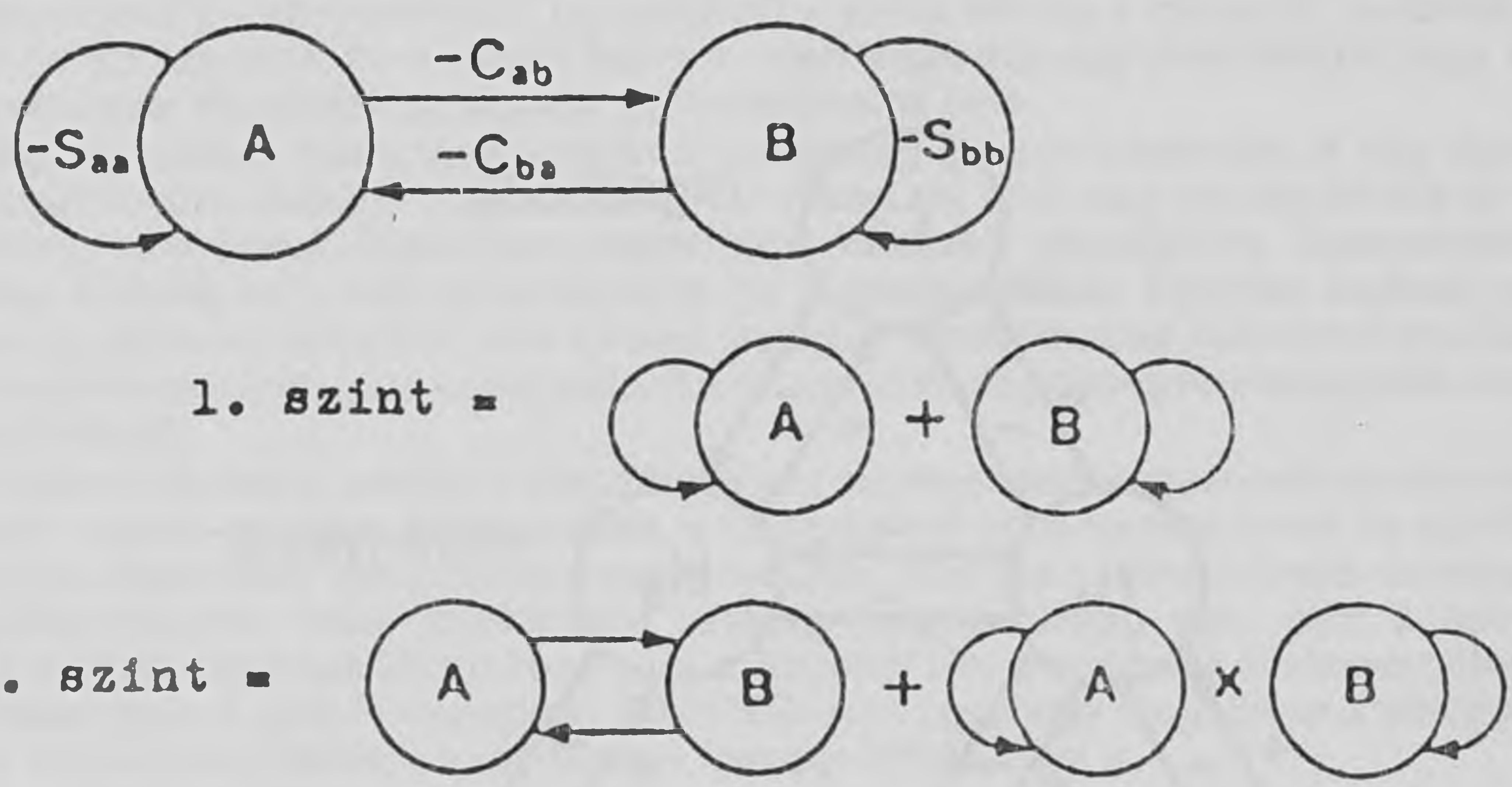
Egy élőközösség stabilitása két alapvető dologtól függ:
– a közösséget alkotó populációk belső jellemzőitől,
– a populációk közötti kapcsolatoktól.

Egy élőközösség (társulás) stabilitását egyszerűen a fajabundancia-viszonyokkal szokás jellemezni. Gyakran mondják, hogy ha az egyes közösségeket alkotó fajok (helyesebben fajpopulációk) relatív gyakorisága hosszabb ideig nem változik, akkor az a közösség stabil. Ez meglehetősen statikus szemlélet már csak azért is, mivel a hatóképes

* Részlet a PSzMP segítségével a Szaktudás Kiadónál megjelent könyvből.

környezeti tényezők is változnak vagy legalábbis adott határértékek között ingadoznak. Az élőközösség mint az adott élőhely környezeti tényezői összességének indikátora, legalább a nagyobb fluktuációkat mindenképpen jelzi. A társulás tűrőképességét meghaladó hatásra a társulás mintázata megváltozik. Ha azonban e kedvezőtlen hatás megszűnik, akkor az adott közösség képes magát regenerálni és visszarendeződni, azaz újra felvenni a társulásra jellemző eredeti szerkezetet és összetételt. A rendszer regenerálódott, mert a változások reverzíbilisek.

Az önszabályozó rendszereket visszacsatoló mechanizmusok matematikai feltárását a loop-analízissel végezhetjük el (loop=hurok, itt visszacsatolást jelent). Ha egy populációnak önszabályozó visszacsatolási mechanizmusa van, ezt *S*-sel, a populációk közötti kapcsolatot *C*-vel, modellünkben az egyes populációkat körökkel jelöljük (*2. ábra*). A visszacsatolást egyszerűen huroknak hívjuk, + és – előjellel jelöljük. Az *A* és a *B* populáció kölcsönös visszacsatolási mechanizmussal kapcsolódik egymáshoz, mivel a két populáció egy közös forrásért verseng ($-C_{ab}$) ($-C_{ba}$). A versengés visszahatása pozitív (minél jobban kiszorítja az egyik populáció a másikat a forrásból, annál nagyobb részét tudja a forrásnak saját maga birtokolni



2. ábra
Populációk önszabályozó visszacsatolási mechanizmusa

Anélkül, hogy a hurok- vagy loop-analízisbe elmélyednénk (*Searle* és *Levin* munkáiban erről részletesen tájékozódhatunk), annak elemeivel vizsgáljuk meg modelljeinket. Alapvető kérdés az, hogy képes-e a rendszer visszatérni egyensúlyi állapotába az abból való kitérés után? Az előző fejezetekben láttuk, hogy a rendszereket a negatív visszacsatolások, hurkok stabilizálják. A loop-analízis is ezen az elven alapszik.

Egy renszer csak akkor stabil, ha minden szintjén a negatív visszacsatolások dominálnak. A 2. ábrán az *A* és *B* populációnak egy saját visszacsatoló mechanizmusa van, hurokja van S_{aa} és S_{bb} (1. szint) (indexben az első betű mindig a hatás kiindulási pontját, a második betű pedig azt a populációt jelzi, amelyre a visszacsatolás hat), és hurok van a két populáció között C_{ab} C_{ba} (2. szint). Az S_{aa} és S_{bb} *diszjunkt hurok*, mivel csak egy populációhoz tartozik, a két populáció közötti visszacsatolás a populációkat összeköti, ez a *konjuktív* hurok. Egy rendszer akkor stabil, ha valamennyi szintjén a hurkok összege negatív, így a rendszer hurkainak összege (*F*) is negatív. A szintek egymást nem egészítik ki. *Az egyik szint + visszacsatolását a másik szint – hurka nem semlegesítheti.* Ez alapvető törvényszerűség. Az ábrára alkalmazva számoljuk ki az *F* értékét szintenként:

1. szint $F_1=\Sigma S_{ii}=(-S_{aa})+(S_{aa}+S_{bb})=-(S_{aa}+S_{bb})$

2. szint $F_2=(C_{ab}C_{ba})+(-S_{aa})(-S_{bb})$

A hurokanalízis szabályainak megfelelően, ha valamennyi diszjunkt hurok negatív, akkor a hatásuknak egy adott szinten is negatívnak kell lenniük. Enek megfelelően az F_2 értéke általánosságban:

$F_2 = \Sigma C_{ij}C_{ji} - \Sigma S_{ij}S_{ji}$

a mi esetünkben:

$F_2 = C_{ab}C_{ba} - S_{aa}S_{bb}$

A második szinten negatív és pozitív hurkok vannak. A diszjunkt hurkok negatívak, a konjuktív hurok pozitív. Az F_2 szint stabilitását a + és – hurkok aránya dönti el. Ha az:

$S_{aa}S_{bb} > C_{ab}C_{ba}$ stabil, ha az

$S_{aa}S_{bb} < C_{ab}C_{ba}$ instabil (az F_2 pozitív), ha az

$S_{abb}S_{bb} = C_{ab}C_{ba}$ bizonyalan (az F_2) semleges).

A hurok- (loop-) analízissel meghatározhatjuk egy komplex rendszer stabilitását anélkül, hogy az egyes összetevők értékeiről bámit is tdnánk. Általánosságban adott szint F-értékét a következő képlettel számoljuk ki:

$F_k = \Sigma(-1)^{n-m}L(m,n)$

F_k=a k-adik szint

ahol:

m a diszjunkt hurkok száma,

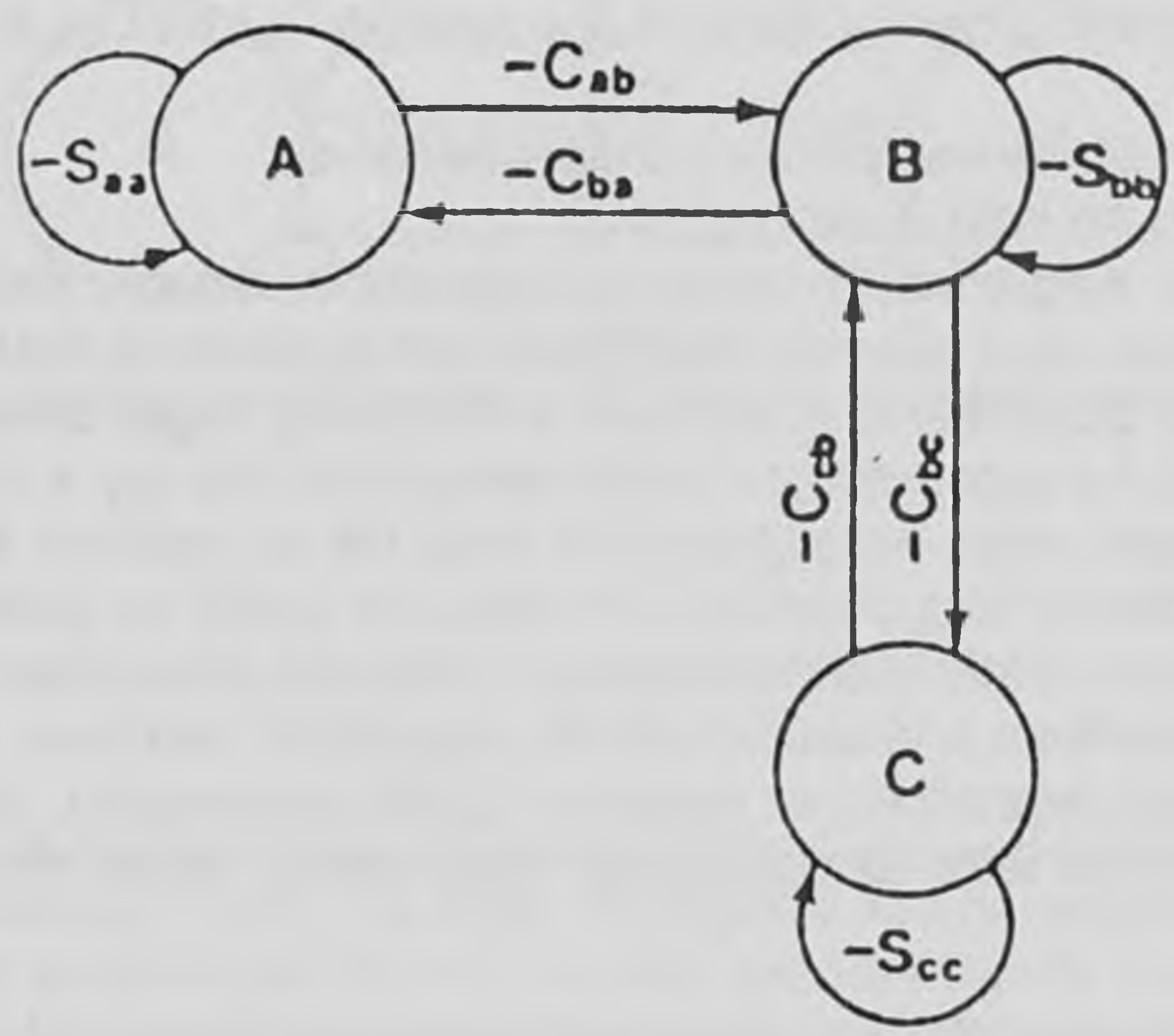
n valamennyi hurok száma,

L (*m,n*) az *n* kapcsolatainak száma *m*-mel.

Elemezzünk most egy kicsit összetettebb modellt (*3. ábra*):

Az első szinten számba vesszük és összegezzük a diszjunkt hurkot

$F_1 = -(S_{aa}+S_{bb}+S_{cc})$



3. ábra

Egyszerű közösség, három generációból áll és két forrásért verseng. B mindkettővel, A és C csak B-vel verseng

Ezen a szinten a rendszer stabil, mert a hurkok összege negatív. A második szinten két konjuktív hurkunk van, amelyek összekapcsolják az *A*-t a *B*-vel, ill. a *B*-t a *C*-vel. A második szint a következőképpen áll össze:

$F_2 = (-C_{ab})(-C_{ba}) + (-C_{bc})(-C_{cb}) - (S_{aa})(-S_{bb}) - (-S_{bb})(-S_{cc})(-S_{cc})(-S_{aa}) =$

$= C_{ab}C_{ba} + C_{bc}C_{cb} - S_{aa}S_{bb} - S_{bb}S_{cc} - S_{cc}S_{aa}$

A második szint stabil, ha:

$(S_{aa}S_{bb} + S_{bb}S_{cc} + S_{cc}S_{aa}) > (C_{ab}C_{ba} + C_{bc}C_{cb})$

Az F_3 visszacsatolásait az általános képletből levezetve a következő egyenlet segítségével kapjuk meg:

$F_3 = \Sigma C_{ij}C_{jk}C_{kl} - \Sigma S_{ii}C_{jk}C_{kj} + \Sigma S_{ii}S_{jj}S_{kk}$

Az egyenlet első tagja az összes populációt összekapcsolódó hurkokat összesíti. A 3. ábrából kitűnik, hogy a *B* mind az *A*, mind a *C* populációval versengésben van. A *C* és az *A* nincsenek egymással közvetlen kölcsönhatásban, ezért nem is lehet mindhármat érintő hurok, így a

$\Sigma C_{ij}C_{jk}C_{ki}=0$

A második tag összegezi a diszjunktív és konjuktív hurkokat, a mi esetünkben ezek a következők:

$(-S_{aa})(C_{bc}C_{cb})$ és $(-S_{cc})(C_{ab}C_{ba})$.

Az S_{bb}-t nem vontuk be, mivel a *B* mindkét kölcsönhatásnak tagja.

A harmadik rész a diszjunkt hurkok kombinációit foglalja magába. Ez a konkrét példánkban:

$-S_{aa}S_{bb}S_{cc}$

az $F_3=0-(-S_{aa}C_{bc}C_{cb}-S_{cc}C_{ab}C_{ba})+(-S_{aa}S_{bb}S_{cc})$

$F_3=S_{aa}C_{bc}C_{cb}+S_{cc}C_{ab}C_{ba}-S_{aa}S_{bb}S_{cc}$

A harmadik szinten a hurkok összege alapvetően eltér a második szintétől:

– a második szinten az S_{cc} és az S_{bb} csak negatív komponensnek volt része, itt két pozitív összetevőhöz kapcsolódik;

– a diszjunkt hurkok a közösség populációit külön-külön ugyan stabilizálják (mert negatívak) de értékük növelése az egész közösségre stabilitását rontja.

A 3. ábrán felvázolt modell stabil lehet, ha *B*-hez tartozó diszjunkt hurok nagyon erős a többi kölcsönhatáshoz képest. Ez könnyen belátható, ha figyelembe vesszük, hogy csak az S_{bb} nem járul hozzá az F_3 szinten a pozitív részekhez. Ha tehát az S_{bb} jóval erősebb, mint az S_{aa} és S_{cc}, akkor a rendszer stabil. Ez az előző fejezetekben kifejtettek alapján azt jelenti, hogy a *B* populáció közel van az egyensúlyi létszámhoz, mivel a populáción belüli kompetíció (S_{bb}) nagyon intenzív.

Ha az egymással versengő populációk bármelyike a versenytársak nélküli egyensúlyi létszáma közelében van, ez csakis akkor lehetséges, ha a versenytársak jóval gyengébbek, azaz esetünkben a C_{ab} és C_{cb} kicsi. A *B* a gyenge C_{ab} és C_{cb} értéket kétféle módon érheti el:

– vagy sokkal erősebb versenytársa a másik kettőnek,

– vagy opportunista és kitér a verseny elől.

Ha a modellünkhöz még további versengő populációt adunk, akkor a viszonyok még bonyolultabbak lesznek, és a társulás stabilitásával kapcsolatos feltételek még szigorúbbá válnak. Ha további populációk is tartósan e közösség tagjai akarnak maradni, akkor ez csak úgy érhető el, ha a populáción belüli kompetíció (és így a stabilitás) nő, a populációk közötti versengés pedig még gyengébb lesz. Ha az egészet a másik oldalról nézzük, akkor az átalakulások felgyorsulását láthatjuk. Az újabb és újabb versenytársak belépésével és a rendszer relatív stabilizálásával a társulás dinamikusan halad a klimaxállapot felé. A klimxállapotban a társulást alkotó populációk tartósan képesek együtt élni, mert minimálisra tudják leszorítani az egymás közötti versengést, és így a gyenge kompetíciós nyomás lehetővé teszi az egyensúlyi létszámhoz közeli értékek eltérését.

Növény és növényevők közötti kölcsönhatások

Ez az alapvető trofikus kapcsolat alapvetően meghatározza a táplálkozási láncokat, hálózatokat. Leegyszerűsítve a növény (*P*)-növényevő (*A*) lánc egy önszabályozásra képes zsákmány és a tőle függő „ragadozó" modelljével írható le (*4. ábra*).

Az F_1 szinten csak egy diszjunkt hurok van, ezért az:

$F_1=-S_{pp}$

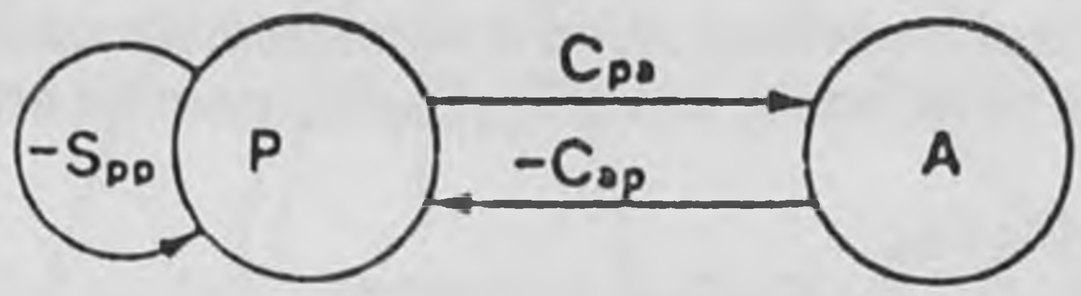
A második szinten viszont mindössze egy konjuktív (populáció közötti) hurok van:

$F_2=(C_{pa})(-C_{ap})=-C_{pa}C_{ap}$

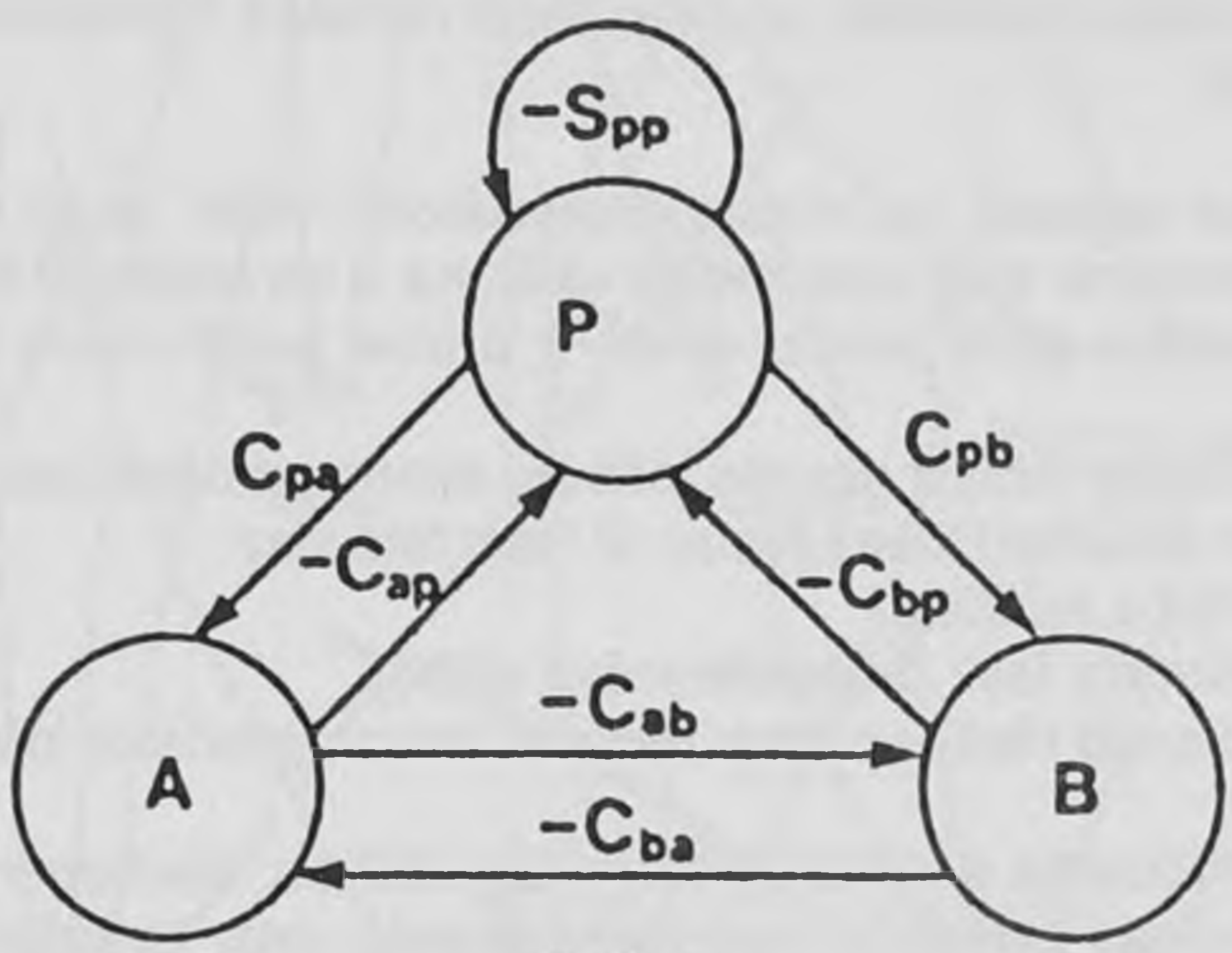
A közösség stabil, feltételezve azt, hogy a kölcsönhatásoknak nincs nagy időbeli késleltetésük (a késleltetés destabilizálhat, ahogy azt az előzőekben láttuk).

Legyen egy komplikáltabb rendszerünk (*5. ábra*), ahol két növényevő populáció (*A*,*B*) él ugyanazon növénypopulációból (*P*), így egymással szükségképpen versengenek.

Vizsgáljuk meg a szinteket:



4. ábra
Ragadozó (A) és zsákmány (P) kölcsönhatása



5. ábra
Egy növényi táplálékforráson (P) verseng két növényevő (A,B)

$F_1=S_{pp}$

$F_2=(C_{pa})(-C_{ap})+(C_{pb})(-C_{bp})+(-C_{ab})(-C_{ba})=-C_{pa}C_{ap}-C_{pb}C_{bp}+C_{ab}C_{ba}$.

Az F_2 szinten a rendszer stabil, ha a két növényevő között meglévő pozitív visszacsatolás gyengébb, mint a növényevők és a növény közötti negatív visszacsatolás.

Mivel három populáció kölcsönhatásáról van szó, meg kell vizsgálni a loop-analízis 3. szintjét (vigyázat, e szintek nem trofikus szinteket jelentenek, hanem matematikai fogalmak!) Az általános képlet alapján az

$F_3=C_{ab}C_{bp}C_{pa}+C_{ap}C_{pb}C_{ba}+S_{pp}C_{ab}C_{ba}$.

A 3. szint instabil, ezért az egész rendszer (függetlenül attól, hogy az F_1 és F_2 stabil volt) instabil. A loop-analízis is egyértelműen igazolja a *Gause*-féle kompetitív kizárási elvet, amely kimondja, hogy két, azonos forrásért versengő populáció tartós együttlétezése nem lehetséges. A természetből azonban számos tapasztalati példát tudunk hozni, amikor ugyanazon forráson a ragadozók komplex csoportja stabil társulást alkotva tartósan meg tud élni. Ezek ellentmondanának a loop-analízis eredményeinek? Ez az ellentmondás gyakran látszólagos. Már tanultunk egy afrikai rezervátum növényevői kapcsán a forrás térbeli és időbeli felosztásáról, ezzel elkerülve a versengést. Ekkor az *A-B* közötti kapcsolat megszűnik és a renszer stabilizálódik:

$F_1=-S_{pp}$

$F_2 = -C_{pa}C_{ap} - C_{pb}C_{bp}$

A gerinctelenek között gyakran előfordul, hogy bár növényevők, az azonos növényen táplálkozók egymást is fogyasztják (többnyire egymás petéit vagy lárváit). Külön is stabil a rendszer, ha az *A* sokkal sikeresebben ragadozza a *B*-t, mint fordítva. Az *A* mint szuper predátor (ragadozó), mind a növényt, mind a versenytársát sikerrel fogyasztja. Ilyenkor a rendszer igen stabillá válik, addig, amíg $C_{pa}C_{ab}C_{bp}$ nem túl erős.

$F_1 = -S_{pp}$

$F_2 = -C_{pa}C_{ap} - C_{pb}C_{bp} - C_{ab}C_{ba}$

$F_3 = C_{pa}C_{ab}C_{bp} - C_{pb}C_{ba}C_{ap} - S_{pp}C_{ab}C_{ba}$

Ha az F_3 résztvevőit jobban szemügyre vesszük, azt látjuk, hogy a stabilitás akkor is nő, ha a B faj csökkenti a hatását a közös forrásra (a növényre), pl. a maradékot vagy a hulladékot fogyasztja, amikor is $C_{bp}=0$, ennek következtében az F_3 pozitív visszacsatolású része eltűnik. Ha a negatív visszacsatolási hurkok hosszabbá válnak, vagy a negatív visszacsatolásokba mind több és több populációt vonnak be, a hatások késleltetésének a valószínűsége mind nagyobb. Az időbeli késleltetés egyensúlyi érték körüli ingadozást, oszcillációt okoz. A negatív visszacsatolások erőssége szerepet játszik a stabilitásban. Levin elemzései szerint, ha a magasabb szinteken a negatív visszacsatolások kevésbé erősek, akkor a rendszer stabilabb, az oszcilláció elmarad. Ennek a feltételét a következőképpen írhatjuk le:

$F_1F_2 + F_3 > 0$

Ez a feltétel akkor teljesül, ha *A* szuperpredátorrá válik, vagy ha *B* populáció hulladékevő lesz. A rendszer még stabilabbá válik, ha *A* kizárólag *B*-t fogyasztja és ezzel belép egy másik trofikus szint [producens (*P*), primer konzumens (*B*), szekunder konzumens (*C*)].

Az alaphelyzetből (egy forrást azonos időben, azonos módon hasznosító két populció tartósan együtt nem létezhet) kiindulva az út több felé visz:

– az egyik kiszorítja a másikat,

– az egyik opportunista lesz (hulladékevővé válik),

– az erősebb versengő részben vagy teljesen szuperpredátor lesz, és belép egy harmadik trofikus szint;

– a két versengő felosztja a forrást térben vagy időben, esetleg mindkettőben.

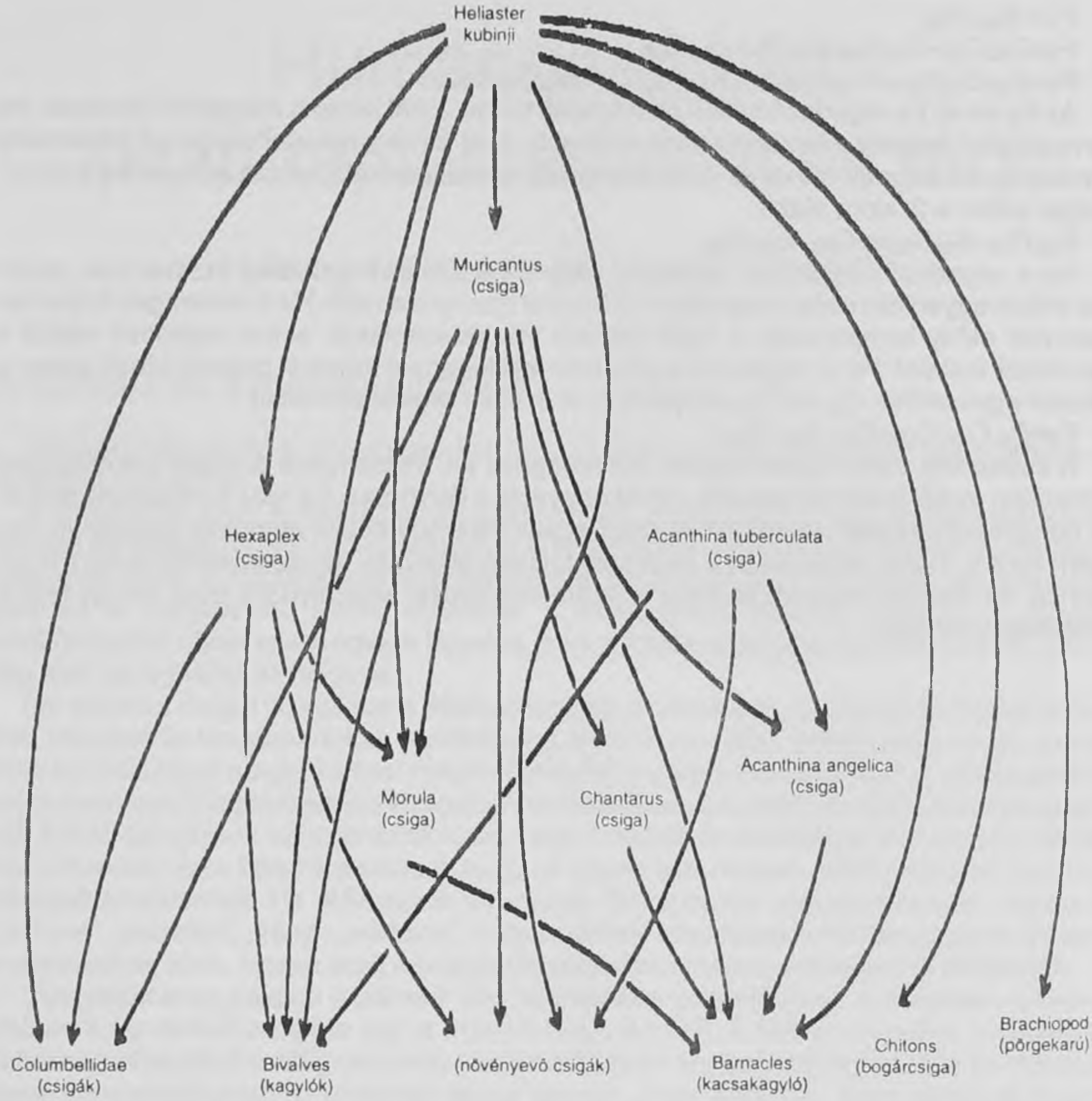
A stabilitás szükséges velejárója egy életközösség vagy társulás fennmaradásának. A stabilitás igénye az a szelekciós nyomás, amelyik arra irányul, hogy a fejlődést abba az irányba terelje, hogy az a populációk közötti kölcsönhatásokat úgy módosítsa, hogy a rendszer mind stabilabbá váljon (a szukcesszió halad a klimax felé). Ezt a folyamatot az evolúciós visszacsatolási mechanizmus a következőképpen szabályozza: az instabil élőközösségből fajpopulációk szorulnak ki, ill. tűnhetnek el. Ez a szelekciós nyomás egyesek magatartását úgy módosítja, hogy a viszonyukat megváltoztatják más populációk vonatkozásában. Ez az adaptációs változás megváltoztatja a visszacsatolási mechanizmusokat. A sikeres fajok megtartják (vagy megerősítik) a helyüket a közösségben, míg a sikertelenek eltűnnek.

Ha a folyamatokat evolúciós időben elemezzük, a természetben leírt társulások lényegében a koevolúciós fejlődés (amely különböző szinteken adaptálódott fajpopulációk génkészletének az átalakulásával jár) eredményei. Ha figyelembe vesszük azt, hogy közben a hatóképes környezeti tényezők megváltozhatnak, akkor érzékelhetjük, hogy egy élőközösség stabilitása mennyire törékeny lehet.

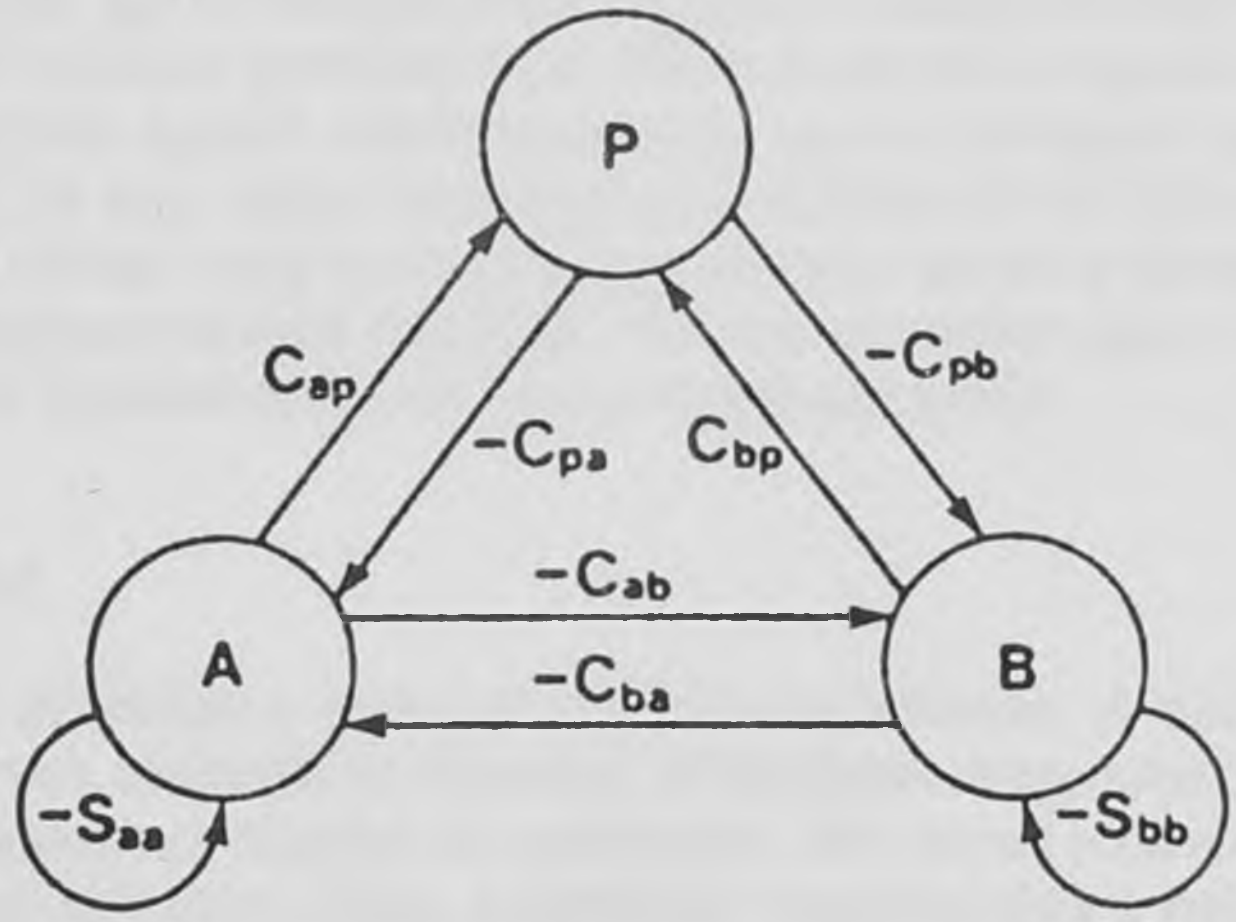
A ragadozás stabilizáló hatása

Paine (1966) a Kaliforniai-öböl ár-apály zónájában egy táplálékhálózatot vizsgált. (*6. ábra*)

A tápláléklánc csúcsán a tengeri csillag, a *Heliaster kubiniji* volt. Ezt eltávolította és két éven belül a parti közösség létszáma nyolcra csökkent. Vizsgáljuk meg egy egyszerű modellben a ragadozó hatását. Tanulmányozzuk a visszacsatolási mechanizmusokat:



6. ábra
A tápláléklánc csúcsáról a ragadozó tengeri csillag eltávolítása miatt a rendszer instabillá vált, és a létszám két év alatt nyolcra csökkent



7. ábra
Egy ragadozó (P) két egymással versengő zsákmányt (A, B) fogyaszt, s a ragadozó stabilizálja a rendszert

$F_1=-S_{aa}-S_{bb}$

$F_2=C_{ab}C_{ba}-C_{ap}C_{pa}-C_{bp}C_{pb}-S_{aa}S_{bb}$

$F_3=C_{ab}C_{ba}C_{pa}+C_{ap}C_{pb}C_{ba}-S_{aa}C_{bp}C_{pb}-S_{bb}C_{ap}C_{pa}$

Az F_2 és az F_3 ragadozó nélkül bizonytalan lenne. Erről könyen meggyőződhetünk. Ha a ragadozó negatív visszacsatolása erősebb, mint két egymással versengő zsákmány önstabilizáló negatív hurka és a két populáció versengésből szerzett előnyének különbsége, akkor a 2. szint stabil:

$C_{ab}C_{ba}-S_{aa}S_{bb}apC_{pa}+C_{bp}C_{pb}$

Ha a ragadozó intenzíven vadászik, vagy ha a zsákmányok elég érzékenyek, akkor az előbbi egyenlőtlenség megvalósul. A 3. szint bizonytalanabb. Ha a versengés folyamán szerzett előny kompenzálja a saját negatív visszacsatolását, akkor ragadozó nélkül a rendszer instabil. Ha a ragadozó egyformán zsákmányol mindkét populációból, akkor a hatást egyszerűen $C_{p.}$ és $C_{.p}$-vel jelöljük. A 3. szint ragadozó nélkül:

$F_3=C_{p.}C_{.p}(C_{ab}+C_{ba}-S_{aa}-S_{bb})$

A zsákmány versengése közben nyereséghez jut. Versengése a másik populációval szemben annál eredményesebb, minél nagyobb a denzitása. Ez igaz a versenytársra is. A denzitásnövekedés az önszabályozó negatív visszacsatolást nemcsak kiegyenlíti, hanem felül is múlja, ezzel pozitív visszacsatolássá alakul és így az instabilitás lesz a jellemző. Az intenzív ragadozás ezt a létszámemelkedést akadályozza meg, és így fejti ki stabilizáló hatását.