

## A K61534 OTKA projekt szakmai záróbeszámolója

„Élőhelyek térbeli szerkezete, populációk fennmaradása - dinamikai modellek”

2006-2010

Témavezető: Dr Oborny Beáta

Számítógépes szimulációk segítségével vizsgáltuk különböző környezeti mintázatokon élő populációk dinamikáját. A vizsgálatok térbeli és időbeli léptéke tág tartományban mozgott: térben a társulásbeli foltmintázatoktól a táji mintázatokig, időben különböző ökológiai folyamatok léptékétől az evolúciós időskáláig. Közös volt, hogy a külső környezeti tényező és az élőlénypopuláció dinamikáját egységes modellrendszer keretein belül vizsgáltuk. Ehhez az ökológia két nagy területéről merítettük az ismereteket: a tájökológiából és a (térbeli) populációdinamikából, összekötve a két terület modellezési technikáit. Eredményeink új lehetőségeket nyitottak a természetes populációk védelmében, valamint a klímaváltozások hatásainak előrejelzésében és monitorozásában.

A projekt fő motivációját az adta, hogy felismertük, a fizika egyes területein (statisztikus fizika, szilárdtestfizika) már komoly kutatási hagyományokkal rendelkező perkolációelmélet jelentős üzenetekkel bír számos ökológiai probléma megoldásában. Először is ezeket az üzeneteket gyűjtöttük össze. Utána megfogalmaztuk több olyan ökológiai kérdést, amelyek lefordíthatók lennének perkolációs problémákra, de jelenleg az elmélet nem képes kezelni őket. Következésképp - fizikus kollégáink segítségével - megtettünk néhány szükséges elméleti fejlesztést. E fejlesztésekre támaszkodva elkészítettük az ökológiai modelleket. Eredményeink egy része közvetlen természetvédelmi javaslatokkal, tanulságokkal szolgált, ezeket összefoglaltuk. Néhány előrejelzésünk konkrét javaslatot fogalmazott meg arról, hogy mit kellene mérni a terepen. E méréseket megkezdtük, részben már meglévő térképeken és légifelvételeken, részben pedig önálló terepi adatgyűjtést végeztünk medvehagyma (*Allium ursinum* L.) populációkon a Mecsekben és a Bakonyban. Az adatok megerősítették az elméleti predikciókat, és felvetették egy terepi kísérlet lehetőségét. A kísérlet elvégeztük és leközlöttük.

E kutatási beszámolóban a továbbiakban sorra vesszük az elvégzett munkákat és összefoglaljuk az eredményeket. A kapcsolódó publikációkat a Közleményjegyzék számozása szerint adjuk meg [szögletes zárójellel jelölve].

### 1. A kihalás dinamikája: küszöbjelenségek

Sejtautomata modellek segítségével vizsgáltuk a térben korlátozott terjedésű populációk dinamikájának sajátosságait. Megállapítottuk, hogy a lokális túlélő- ill. kolonizáló-képesség csökkenésével várhatóan hirtelen, fázisátmenet-jelleggel omlik össze a populáció, csökken nullára az egyensúlyi populációméret. Ez összhangban áll az irányított perkolációs modellek jóslataival. A modell - egyszerűsége dacára - számos valós kihalási folyamatra kiterjeszhető, mivel a kihalás-közei dinamika eléggé robusztus, tág körben független a konkrét modell feltevéseitől. Részletesen leírtuk, miként romlik el a populáció-szabályozás alacsony denzitásokon, így miként kerül a faj kihalási örvénybe. A modellek fontos jóslata a természetvédelem szempontjából, hogy a kihalás-közei állapot felismerhető, előrejelezhető a megfelelő skálátörvények alapján. Tehát egy még közvetlenül nem veszélyeztetett populáció denzitás-adataiból (mintákban vett átlag és szórás) becsülhető a kihalási küszöb helye és a hanyatlás várható dinamikája. [Közlemények: 4, 12.]

## **2. Túlélés és terjedés struktúrált, időben változó tájban: további skálatörvények**

A fentiekhez képest lényeges továbbfejlesztés volt, hogy megengedtük, ne minden térségi hely legyen azonos minőségű a populáció számára, hanem lehessenek a helyi megtelepedés (kolonizáció) és/vagy helyi kihalás (extinkció) szempontjából kedvező és kedvezőtlen foltok. Szélsőséges esetben a kedvezőtlen foltot egyáltalán nem lehet kolonizálni, azaz tiltott a populáció számára (ez a helyzet pl. súlyos élőhelypusztításkor). Enyhébb esetben a kolonizációs ráta alacsonyabb és/vagy az extinkciós ráta magasabb a kedvezőtlen foltban, mint a kedvezőben. Azt is megengedtük, hogy kedvező foltból kedvezőtlen váljon és viszont, adott turnover rátával. A tanulmányozáshoz saját szimulációs szoftvert készítettünk (INTEGRATOR). Különböző kedvező : kedvezőtlen területarány és turnover ráta, valamint különböző kolonizációs és extinkciós ráták mellett vizsgáltuk, hogy a faj túlél-e a tájban, és ha igen, akkor miként terjed egy kiindulópontból. Magáról az élőhelyszerkezetről - a populációs folyamatok figyelembevétele nélkül - a klasszikus (izotróp) perkolációs modellekből lehet tájékozódni. A populációs folyamatokról viszont - mint fentebb említettük - az ún. irányított perkolációs modellekből (ahol az idő az irányított tengely). E a kettőt kötöttük össze, tehát egyszerre tanulmányoztuk az élőhelyi foltok és a populáció dinamikáját egy egységes modellrendszer, a perkolációs modellezés keretein belül. Ez lényeges módszertani újítás volt. Összefoglalva, egy térben struktúrált, időben változó tájban legalább három küszöbjelenség merül fel. A populáció hirtelen kihál, ha egy kritikus érték alá csökken a) a kedvező foltok aránya a területen, vagy b) a kolonizációs és extinkciós ráta aránya, vagy c) a turnover ráta. A paramétertérben van tehát egy viszonylag széles tartomány, amelyen belül a populáció a kihalás szempontjából biztonságban van, jól terjed, és sűrűn tölti be a teret. E tartomány határa viszont éles, és ha valamely paraméter-értékkel átlépjük a küszöböt, a populáció kihál. Természetvédelmi szempontból azt fontos tudni, hogy melyik küszöbhez vagyunk közel, és milyen beavatkozás (pl. management technika) a leghatékonyabb. A felsorolt három küszöbjelenségből a) már korábban is ismert volt a fizikában és a tájökológián belül; b) a fizikában és a térbeli populációdinamikában, elsősorban a járványok kapcsán; c) teljesen új, valamint az is új, hogy a három alapelenséget összekötöttük. Ezáltal az egybefüggő populációk és a térbeli foltokban széttagolt metapopulációk tanulmányozása között megteremtettük a folyamatos átmenetet, egy egységes modellrendszerben. Az ötlet a szakmán belül kedvező fogadtatásban részesült: felkérték, hogy írjunk összefoglaló (review) fejezetet egy, az ökológiai skálatörvényekről szóló könyvbe (Cambridge University Press), melyben az Előszó egyik szerzője a Nobel-díjas Murray Gell-Mann volt, a Bevezetést pedig az elméleti ökológia egyik kiemelkedő kutatója, Sir Robert May írta. E fejezetben foglaltuk össze a táji foltok konnektivitását jellemző skálatörvényeket, és a tájban élő populáció méretét, térbeli eloszlását, és időbeli fluktuációit leíró skálatörvényeket. A modellek gyakorlati vonatkozásait az Európai Természetvédelmi Kongresszuson tartott előadásban ismertettük. [Közlemények: 5-7, 12, 28.]

## **3. A bolygatás hatása a (meta)populációkra**

Az élőhelyek időbeli változásának hatása már a fenti vizsgálatokban is megjelent, de ezekben csak az alacsony turnover értékekkel foglalkoztunk. Most kiterjesztettük a vizsgálatokat a magas értékek felé, és azt vizsgáltuk, hogyan függ az egyensúlyi populációméret a turnover rátától. Így - megtartva azt a megszorítást, hogy a kedvező és kedvezőtlen foltok aránya nem változik, csak ezek térbeli helyzete -, tanulmányozhattuk különböző intenzitású bolygatások hatását. Kimutattuk, hogy az egyensúlyi populációméret maximumgörbét ír le, vagyis közepes bolygatásnál a legnagyobb. Ennek az az oka, hogy túl kis bolygatásnál a kedvező foltok közti átjutás (perkoláció) nehéz, míg túl nagy bolygatás esetén a lokális kihalások gyakorisága nagy. A modell legfőbb üzenete, hogy önmagában nem az élőhelyi foltok fragmentációja a nagy probléma egy populáció túlélése szempontjából. A fragmentumok időbeli változékonysága nagyon fontos, eddig még elhanyagolt tényező. Létezik a paramétertérnek olyan része, ahol a fragmentált

populáció viszonylag sokáig élél akkor, ha a turnover ráta alacsony, ám gyorsan kihal, ha a turnover ráta akárcsak egy ezreléknyivel megnövekszik. [Közlemény: 22.]

#### **4. A terjedési távolság hatása a kihalási küszöbre és a fajok együttélésére**

Eddig egyfajú modellekkel dolgoztunk, most kiterjesztettük a vizsgálatokat több fajra. A fajok különbözhetnek a fentemlített kolonizációs és extinkciós ráták értékében, valamint abban, hogy mekkora volt a maximális kolonizációs távolság. Először - egyelőre még egyfajú modellekben - ellenőriztük, hogyan hat a kolonizációs távolság az egyensúlyi populációméretre és a kihalási küszöb értékére. Méréseink pontosságát igazolta, hogy az elméletileg előrejelzett skálatörvényeket valamennyi kolonizációs távolság esetén ki lehetett mutatni. Maga a kihalási küszöb érdekes viselkedést mutatott: csak igen kis kolonizációs távolság esetén különbözött lényegesen a korlátlan terjedési távolságú fajnál tapasztalt küszöbtől. Ez azt jelzi, hogy a kolonizációs távolság növelésébe csak akkor érdemes energiátallokálni, ha ez a távolság igen kicsi; a továbbiakban nem várható jelentős szelekciós előny a távolság növelésétől. Ha viszont több faj verseng egymással, a kolonizációs távolság növelésének egy újabb előnye mutatkozik meg: az alárendelt faj képes lehet a domináns faj által üresen hagyott hiányfoltokat hasznosítani, azokban megélni (ld. kompetíciós-kolonizációs csereviszony). Jelen esetben a „kolonizációs képesség” kétféle aspektusát is megvizsgáltuk: a kolonizációs távolság és a kolonizációs ráta hatását. Kétféle közösséget is tekintetbe vettünk: alapító-kontrolláltat (ahol csak üres helyeket lehet kolonizálni) és dominancia-kontrolláltat (ahol az egyik faj felülkolonizálhatja a másikat). Mindezen esetekben az együttélés - és közösségszerveződés - a különböző fajok térkitöltési mintázatának illeszkedésén múlik. Ha a kompetícióban alárendelt faj terjedési távolsága jelentősen nagyobb, mint a domináns fajé, akkor „perkolálni” képes a domináns faj időben változó hiányfoltjai között. A kritikus fázisátmenetek elmélete segítségével jellemeztük, hogy a különböző domináns fajok milyen perkolációs környezetet nyújtanak az alárendelt faj számára, hogyan változtatják meg a faj kihalási küszöbét. Eredményeink azt mutatják, hogy a dominancia-kontrollált közösség nem csak fajgazdagabb, mint az alapító-kontrollált, de ellenállóbb is a változásokkal szemben, mert az együttélés szélesebb paraméter-tartományban valósult meg. [Közlemények: 17, 21.]

#### **5. Populációdinamika környezeti grádiens mentén**

Fontos kérdés volt számunkra, hogy a fenti skálatörvényeket hogyan lehetne kimutatni, közvetlenül tanulmányozni a gyakorlatban. A fenti modellekben azt tettük fel, hogy egymástól független esetekben, különböző környezeti paraméterek mellett vizsgáljuk egy faj több populációját. Az ilyen vizsgálatokhoz nem lehetetlen terepi adatokat gyűjteni, de meglehetősen nehéz. Sokkal közvetlenebb lehetőséget nyújt az elmélet predikcióinak tesztelésére, ha azt az esetet vizsgáljuk, mikor a térben folyamatosan változnak a környezeti paraméterek, tehát egy környezeti grádiens mentén élő populáció dinamikáját modellezzük és hasonlítjuk össze a valódi eloszlással. A téma nem csak elméletileg érdekes. A fajok elterjedési határainak eltolódása (range shift) a klímaváltozások biomonitorozásának egyik lehetséges eszköze. Ezen felül az is fontos kérdés, hogy egy adott klímaváltozás - sebességétől függően - mennyiben veszélyezteteti egy adott terjedési sebességű faj fennmaradását. Ennek kutatásához egy újabb populációdinamikai modellt (grádiens kontaktfolyamat) és hozzávaló szimulációs programot készítettünk (GRADIENS-CP). A modellben mind a kolonizációs, mind az extinkciós ráta változhatott egy térbeli tengely mentén. Először is arra kérdeztünk rá, hogy a populáció milyen denzitási profilt alakít ki a grádiens mentén? A körülmények rosszabbodásával (a kolonizációs ráta csökkenésével és/vagy az extinkciós ráta növekedésével) csakugyan olyan hirtelen hanyatlik-e le az egyensúlyi populációméret, amint azt a fenti, homogén (grádiens nélküli) modellek jósolták? Ezek

megválaszolásához többféle környezeti grádiens hatását vizsgáltuk: a) Az első esetben az adott környezeti tényező a kolonizációra hatott, mégpedig a már kolonizált helyeken lévő egyedek (szülők) minőségén keresztül. b) A második esetben szintén a kolonizációra, mégpedig az új területekre érkező egyedek (utódok) minőségén keresztül. c) Harmadik esetben pedig a már kolonizált helyeken való túlélést befolyásolta. A fenti három lehetőség különböző kombinációit is megvizsgáltuk. Eredményeink szerint ha a kolonizáció sikere kizárólag utódfüggő, akkor a populáció környezeti grádiens menti eloszlása egy általános mintázatot követ. Megfelelő (térbeli és időbeli) átskálázással egyetlen, általános érvényű eloszlást kapunk! Ha a kolonizáció sikerét a szülő minősége is meghatározza (pl. tartalék tápanyagok révén), akkor nem található ilyen általános érvényű eloszlás, azonban a paraméterter elég tág tartományában az eltérések nem nagyok, tehát általánosításokra még mindig van mód. A fentiekből az következik, hogy a térbeli és időbeli skála kellő megválasztásával előre tudjuk jelezni, hogyan reagál egy faj a környezeti tényezők fokozatos változására (pl. a földrajzi szélesség vagy a tengerszint feletti magasság mentén). Ez például a jelenleg még előrenyomuló (pl. inváziós) fajok esetén lehet fontos. [Közlemények: 8, 16, 27.]

## **6. A fajok elterjedési határának geometriája és stabilitása**

A fenti vizsgálatok kimutatták, hogy a populációméret csakugyan hirtelen csökken a kolonizációs és/vagy extinkciós ráta térbeli változásakor. Azonban a grádiens-perkoláció esete egy jelentős tulajdonságban különbözik a több, egymástól függetlenül vett homogén perkoláció esetétől: a sűrűbben kolonizált (kedvezőbb) helyek utódokat küldhetnek a ritkásabban kolonizált (kedvezőtlenebb) helyek felé, így egy folyamatos forrás-nyelő kapcsolat alakul ki a grádiens mentén. Ennek következtében a túlélő és kihalt állapot határán - nem találunk megbízható, terepen is mérhető skálatörvényeket. Ráadásul a kihalási küszöb felé haladva - a perkolációs modellek tanúsága szerint - nőnek a korrelációs hosszok és a relaxációs idők, azaz egyre nagyobb területeken, egyre hosszabb ideig kellene monitorozni a populációt, hogy megbízható adatokat nyerjünk. Mindezek miatt a következő javaslattal élünk: az elterjedési terület határát - pl. egy klímaváltozás hatásának vizsgálatakor - nem a túlélő és kihalt állapot között, hanem a konnektált és fragmentált állapot között érdemes meghúzni (ún. „hull edge”, a továbbiakban: belső szegély). A belső szegélyre számos robusztus skálatörvényt sikerült kimutatni. Ezek különböző meredekségek esetén, a lokális kolonizációs-extinkciós szabályok tág körében érvényesek, ezért lehetőséget adnak arra, hogy különböző fajokat ill. földrajzi régiókat is összehasonlítsunk (pl. az erdőhatárt különböző hegységekben). A legfontosabb - gyakorlatban is tesztelhető - skálatörvény szerint a belső szegély fraktálszerkezetű, dimenziója  $7/4$ . [Közlemények: 18, 20, 26.]

## **7. Az elterjedési határ eltolódása klímaváltozás következtében**

A fenti eredmények azt jelzik, hogy a fajok elterjedési határainak léteznek általános geometriai tulajdonságai, melyek függetlenek a finomléptékű kolonizációs-extinkciós folyamatok részleteitől. Ezeket az általános tulajdonságokat például arra lehet használni, hogy objektíven nyomonkövessük egy növényzeti határ (pl. erdőhatár) eltolódását klímaváltozás hatására, vagy a korábbiaknál jobban tudjuk monitorozni egy kártevő faj terjedését. Vizsgálatainkat ezért kiegészítettük további szimulációkkal, melyekben azt becsültük, hogy milyen gyors az a terjedés, amely még nem torzítja jelentősen a határvonal geometriáját (nem csökkenti a fraktáldimenziót). Az eredmények azt mutatták, hogy a módszer még viszonylag gyors invázió esetén is megbízhatóan használható. A továbbiakban a környezeti grádiens mentén megvizsgáltuk egy generalista és egy specialista faj versengését, és modelleztük a két faj közötti határvonal eltolódását klímaváltozás hatására. Mértük, hogy a klímaváltozás sebességétől miként függ a két faj fennmaradásának esélye. [Közlemények: 9, 14, 19.]

## 8. Allee-hatás környezeti grádiens mentén

Teszteltük azt is, hogy mi történik akkor, ha inverz denzitásfüggés tapasztalható egy populációban (demográfiai Allee-hatás). Növények esetében például egy magashegységben előfordulhat, hogy kis egyedsűrűség esetén nagy eséllyel fagynak ki az egyedek (pl. egy párnaképző faj esetén). Megvizsgáltuk tehát, hogy hogyan változik a populáció eloszlása a grádiens mentén akkor, ha Allee-hatást tételezünk fel. Az eredmények szerint a legszélső határon, azaz a túlélés és kihalás közti határvonalon drámaian megváltozik a populáció viselkedése: a kihalás másodrendű helyett elsőrendű fázisátmenet. A belső szegélyen tapasztalható viselkedés viszont megőrizz néhány lényeges vonást., például a belső szegély fraktálszerkezetű marad. A szigorúbb kihalási szabályok miatt alacsonyabb a fraktáldimenzió ( $4/3$ ). Ez a jelenség további tanulmányozást igényel, többek között az Allee-hatás mintázatképző tulajdonságainak jobb megértését homogén rendszerekben. [Közlemény: 31.]

## 9. Gyakorlati adatok: terepi adatgyűjtés és kísérlet

A fentiek alapján elkezdtünk olyan adatsorokat keresni, melyeken tesztelhetnénk az elmélet predikcióit. Az irodalmi áttekintés mellett saját adatok gyűjtését is megkezdtük. Ez azért hasznos, mert egyrészt jobban megértjük, hogy a terepmunka milyen elméleti továbbfejlesztéseket tesz szükségessé (korlátok, a modell előfeltevéseinek érvényessége), másrészt ki lehet alakítani egy olyan módszert, amely összhangban van az elmélettel, ugyanakkor a lehető legkevesebb terepmunkát igényli. Az elméleti irodalomban több lehetőség is van a konnektált-fragmentált állapot közti határvonal meghúzására és a fraktáldimenzió becslésére. Morschhauser Tamás és Rudolf Kinga (Pécsi Tudományegyetem) segítségével a medvehagyma (*Allium ursinum* L.) egy mecseki előfordulásán teszteltünk három mintavételi módszert: rácshálós, vonalmenti és távolságméréses a nekik megfelelő három dimenzióbecslési eljárással: blokkszámolásos (box counting), egyenlő távolságok módszere (ruler) és egyenlő lépésközök módszere (equipaced polygon). A vonalmenti mintavételi módszernél a növényzeti foltokon belül és kívül futó vonalat is összehasonlítottuk. Eredményeink alapján egy néhány nap alatt jól felvételezhető adatsoron már mérhető a határvonal fraktálszerkezete. Legjobb a vonalmenti mintavétel lépésközös módszerrel. A kívül és a belül futó vonal ugyanazt az eredményt adja, de a kívül futó kényelmesebb. Ezért ennek használata mellett döntöttünk.

Valamennyi fentemlített módszerrel megmutatkozott a fraktálszerkezet, és a fraktáldimenzió valamennyi esetben  $4/3$ -hoz állt közel. E módszertani alapozás után 2007-ben megkezdtük a fraktáldimenzió becslését több medvehagyma állományban (három mecseki, egy bakonyi állományban). A szélesebbkörű felvételezés megerősítette a korábbi adatokat: a becslült fraktáldimenzió megfelel az Allee-hatás esetén jósoltnak. Ezért úgy döntöttünk, hogy közvetlenül is tesztelni fogjuk kísérletesen, vajon a medvehagymánál tapasztalható-e Allee-hatás. Először is irodalmi áttekintést végeztünk a medvehagyma populációbiológiájáról megjelent eddigi közlemények körében. A sok helyről gyűjtött adatokat egy szemle (review) kéziratban foglaltuk össze (Oborny B., Botta-Dukát Z., Morschhauser T., Rudolf K.: Population ecology of *Allium ursinum* L., a space-monopolizing clonal plant). A kézirat elkészült, benyújtás előtt áll. Az irodalmi adatok tanúsága szerint ha van Allee hatás, a legvalószínűbb, hogy ez a fiatal magoncok túlélésében jelentkezik. Ezért ennek tesztelésére terveztünk egy terepi kísérletet. 125 állandó kvadrátban követtük nyomon a kijelölt medvehagyma magoncok növekedését különböző denzitás-kezelések mellett (háromféle léptékben). Eredményeink megerősítették az Allee-hatás jelenlétét. A gyakorlati adatok tehát támogatták az elméleti eredményeket. [Közlemények: 20, 24.]

## 10. Módszertani alapozás a távérzékelte adatokhoz

A közvetlen terepi mérések egy további lehetőség az adatgyűjtésre a távérzékelte adatok felhasználása. Ekkor általában nem egy-egy faj, hanem egy-egy növényzeti típus határvonalát tudjuk vizsgálni. Első lépésként kipróbáltuk, hogy az egyenlő lépésközök módszere mennyire jól használható egy célszerűen választott műholdfelvételen. Az USA délnyugati részén, a Sandia hegységben választottuk ki a fenyves-borókás (pinon-juniper woodland) határát egy hegyoldalon. Választásunkat az indokolta, hogy a területen már korábban is készült jó minőségű, finomléptékű térképezés, és a fakoronák mintázata jól látszik a száraz gyepterületen. Az egyenlő lépésközök módszere kiválóan alkalmazhatónak bizonyult. Több nagyságrenden keresztül megerősítést nyert, hogy a belső szegély fraktálszerkezetű (fraktáldimenzió: 7/4). További adatsorok gyűjtése és tesztelése folyamatban van. [Közlemény: 20.]

## 11. Finomléptékű folyamatok szimulációja

Perkolációs problémák nem csak táji léptékben, hanem igen finom, az egyedek méretéhez közeli léptékben is felmerülnek az ökológiai rendszerekben. Például a klonális növények oldalirányú növekedéssel, újabb és újabb építőelemek (rametek) képzésével hódítják meg a területet. Eközben a növekvő részek találkozhatnak kedvező és kedvezőtlen (pl. tápanyagban gazdag vagy szegény) foltokkal. Fontos kérdés, hogy a növény mennyire képes növekedésével lekövetni a kedvező foltok mintázatát. A korábbi térbeli populációdinamikai szimulációkhoz képest nem csak a térbeli lépték különbözik, hanem még legalább három dolog: a) a ramet populáció a kolonizáció során képes irányokat tartani, a fajra jellemző architektúrának megfelelően, b) a rametek egyes fajokban képesek megosztani a számukra elérhető forrásmennyiséget (azaz „átlagolják” a környezet minőségét), és c) a kolonizáció távolsága, de akár annál finomabb mintázati tulajdonságai is erősen függhetnek a környezet minőségétől (a fenotípusos plaszticitás miatt). Ezekről a tulajdonságokról egy francia és egy cseh kollégámmal készítettünk egy szemle kéziratot (Oborny B., Mony, C., Herben, T.: Models of clonal growth in plants: a review). Néhány napon belül benyújtjuk az Ecological Modelling c. folyóiratnak. (A szemle egy folyóirat különszám szerkesztőjének felkérésére készült.)

Különösen érdekessé válnak a klonális terjedés sajátosságai akkor, ha nem egy, hanem több limitáló forrást tételezünk fel, és ezek között lehet negatív térbeli korreláció. Üvegházi ill. szabadföldi mérési adatok szerint számos klonális növényfaj aszerint változtatja az egyes rametekben a gyökérzetbe ill. hajtásba allokált biomasszát, hogy milyen a föld alatti ill. föld feletti források (tápanyagok, víz, fény) elérhetősége. E ramet-szintű fenotípusos plaszticitáshoz járul a rametek közötti forrás-megosztás lehetősége. A klonális növényekben tehát kifinomult térbeli terjedési stratégiákra van lehetőség, akár még a rametek közötti ún. térbeli munkamegosztás is lehetséges. Különböző genotípusok versengését modelleztük különböző szelekciós körülmények között, változtatva a föld alatti és – feletti források térbeli és időbeli mintázatát. Érdekes eredmény volt, hogy a legkifinomultabb (ún. „demand-driven” munkamegosztó stratégia) nem minden környezetben a leghatékonyabb; bizonyos esetekben az egyszerűbb („mohó” illetve plaszticitás nélküli, „merev”) stratégiák a hatékonyabbak. A vizsgálatok kapcsán áttekintettük azt is, hogy mi a különböző klonális növekedési stratégiák szerepe a vegetáció szerkezetének kialakításában. [Közlemények: 1-3, 11, 23, 25, 29, 30.]

## 12. Két nemzetközi tudományos műhely (workshop) szervezése

2006. okt. 31- nov. 6 között a témavezető nemzetközi tudományos műhelyt szervezett az ELTÉN, melyre a kutatás belföldi és külföldi résztvevőit hívta meg. Cím: “Ecological boundaries: emergence, geometry and stability”. Résztvevők: Oborny Beáta (ELTE), Michael Gastner (Santa Fe Institute), Ole Peters (SFI és UCLA, Los Angeles), Gunnar Pruessner (Imperial College, London), Meszéna Géza (ELTE), Szabó Péter (ELTE), Nicholas Moloney (ELTE), Szabó György (MTA MFA KFKI), Vukov Jeromos (ELTE), Zimmerman Dániel (ELTE), Kovács Igor Kovács (ELTE) és négy meghívott előadó.

2007. június 6-12 között tanszékünkön megrendeztük a tavalyi workshop folytatását (“Ecological boundaries: emergence, geometry and stability II”), melyre ismét a kutatás belföldi és külföldi résztvevőit, együttműködő partnereit hívtuk meg. Résztvevők: Oborny Beáta (ELTE), Michael Gastner (Santa Fe Institute), Gunnar Pruessner (Imperial College, London), Meszéna Géza (ELTE), Morshhauser Tamás (PTE), Rudolf Kinga (PTA), Zimmerman Dániel (ELTE) és Kovács Igor Kovács (ELTE). A második workshop után Michael Gastner még 1 hónapig tanszékünk vendégkutatója maradt.

Mindkét összefüggést az SFI és az ELTE finanszírozta. A tudományos felkészülésben a jelen OTKA pályázati támogatás is segítséget nyújtott.

### **13. Tanítás, disszemináció**

Az eredményeket a szakmai közönség számára 7 nemzetközi folyóirat-cikkben tettük közzé (impakt faktor összesen: **23.406**). Ehhez járult 1 könyvfejezet, 1 kutatóintézeti kiadvány, és 16 konferencia ill. szemináriumi előadás absztrakt.

A szakmai disszemináción túl arra is gondot fordítottuk, hogy szélesebb körben ismertessük meg eredményeinket ill. az általunk képviselt szakterület fő mondanivalóit. Három olyan tankönyv-fejezetet készítettünk, amelyek szorosan kapcsolódnak a jelen pályázat témájához (térbeli mintázatok kialakulása, hatásuk a stabilitásra; az élőhelyek beszűkülésének és feldarabolódásának veszélyei; metapopulációs dinamikák; szigetjelenségek) [Közlemények: 10, 13, 15]. A tankönyv a Magyar Tudományos Akadémiától Juhász-Nagy Pál díjban részesült. Bemutatókon népszerűsítettük a könyv főbb üzeneteit (2008 Magyar Természettudományi Múzeum, 2008 Kolozsvári Biológus Napok, 2008 a Föld Napja könyvbemutató rendezvénye). A témavezető 2007-ben előadást tartott a III. Biológiai Konferencián is, bemutatva az eredmények közül azokat, amelyeknek közvetlen természetvédelmi jelentőségük van. Az elkészített szimulációs szoftverek egy része ilyenfajta demonstrációs célra is alkalmas.

A projekt témájában három szakdolgozat készült [Közlemények: 19, 21, 28].