



KRITIKUS KÜSZÖBÖK ÉS HIRTELEN ÖSSZEOMLÁSOK

Miért nehéz előrejelezni a környezetváltozások ökológiai hatásait?

Az ember jelenléte sokféleképpen változtatta meg Földünk képét és a rajta élő fajok életlehetőségeit. Egyre pontosabb eszközökkel mérhetjük a klíma változásait, a szennyező anyagok mennyiségét, és műholdfelvételeken regisztrálhatjuk a természetes élőhelyek fogyatkozását. De vajon mennyire tudjuk, hogy amit a műszereink mérnek, mit jelent az élővilág különböző fajai számára?

A fajokat alkotó egyedek természetesen nem egyszerű „műszerek”: a környezeti hatásokat nem arányosan fordítják le életjelenségeikre. Nem várhatjuk például, hogy egy 10%-os csapadékmennyiség-csökkenés éppen 10%-kal csökkentse a túlélés valószínűségét. Ezen felül, az egyedek kölcsönhatásban állnak egymással: elsősorban versengenek az erőforrásokért, de az ilyen negatív mellett pozitív kapcsolat is lehet köztük. Ennek egyik jellegzetes példája az ún. dajkhatás, amikor az idősebb egyedek elősegítik az újulat megtelepedését (**1a. ábra**). E példán jól megmutatkozik egy fontos jelenség: a forrás – jelen esetben a víz – mennyiségétől függ a populáció sűrűsége, ugyanakkor a populációsűrűség vissza is hat a forrás mennyiségére, példánkban egyrészt a vízfelvétel miatt, másrészt a párolgás megváltoztatása révén. Visszacsatolás lép fel tehát a környezet és az élőlények között.

Különösen érdekesek azok a visszacsatolások, melyek tartós hatásúak. A medvehagyma esetében az egyed (klonális élőlényeknél ezt *ramet*-nek nevezzük) mindössze néhány évig él, és halálával megszűnik a hatás. Ezzel szemben a talajképződéssel járó vagy azt befolyásoló folyamatok hosszú ideig, az egyedek élettartamán túl is otthagyják „ujjlenyomatukat” a területen. Példa erre a sivatagi termékeny szigetek esete (**1b. ábra**). Azokon a részeken, ahol már megtelepedett egy elég nagy termetű egyed, további növények fognak megtelepedni, és fenn tudják tartani a foltot az alapító halála után is. Ahol pedig nincs növény, nehéz marad a benövényesedés. Működik tehát egy pozitív visszacsatolás, amelynek hatására két élesen elváló típus, fázis jön létre: egy magas és egy alacsony biomassza-termelődésű. A két fázisban eltérő a fajösszetétel, és más a víz- és tápanyaggazdálkodás [1]. A két fázis jellegzetes mintázatba rendeződik (**2. ábra**).

Az eddigi példák is jelzik, hogy ha külső környezetváltozás – például felmelegedés vagy szárazodás – hat egy ökoszisztémára, nem várhatjuk, hogy a válasz a hatással egyenesen arányos és azonnali legyen, vagyis hogy az ökoszisztéma hű tükörként



1. ábra. Példa a növények közötti pozitív kölcsönhatásra. Dajkahatás egy populáción belül (a). A medvehagyma idősebb egyedei árnyékukkal csökkentik a talaj kiszáradását, így növelhetik a fiatalabbak túlélését, feltéve, hogy az árnyék nem túl sűrű, tehát jut elegendő fény a fotoszintézishez. (b) Termékeny sziget egy dél-afrikai félsivatagban. A sivatagi és félsivatagi talaj általában nemcsak vízben, hanem tápanyagokban is szegény. Ahol már megtelepedett egy nagyobb termetű egyed, ott helyileg, szigetszerűen ki tud alakulni egy tápanyagban gazdag folt. A meglévő növényből avar lesz, támogatja az avar bontó szervezetek aktivitását, hiszen árnyékával védi a területet a túlmelegedéstől és a párolgástól, valamint elősegíti a csapadék víz beszívargását a talajba. A dajkahatás e környezetmódosítások miatt itt is jelentős. A termékeny szigeten általában nemcsak egy, hanem több növényfaj verbuválódik össze, és a különböző állatfajok számára is vonzó élőhelyet kínál

(FOTÓ: OBORNY BEÁTA)

mutassa a környezetbeli történéseket. A nem arányos jelleg az egyedek, populációk és közösségek szintjén megnyilvánuló, számtalan visszacsatoló folyamatból ered. Ezek egy része olyan, hogy az élővilág visszahat a helyi környezetre. Az ökoszisztéma önszerveződésének ismerete elengedhetetlen annak előrejelzéséhez, hogy egy adott környezetváltozás milyen hatást fog okozni.

Ami történik és amit látunk

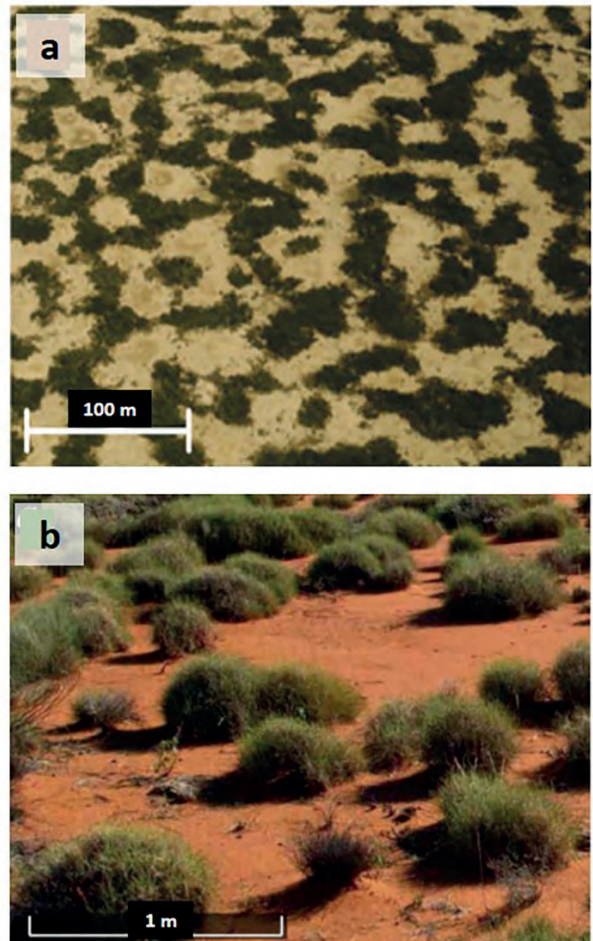
Egy egyszerű példán mutatom be, hogy még ha tökéletesen ismernénk is a helyi (lokális) folyamatokat – márpedig a természetben ritkán van ilyen szerencsénk –, akkor sem lenne magától értetődő megjósolni e folyamatok által létrehozott nagyobb léptékű („makroszkopikus”) mintázatokat. A példa egy számítógépes szimuláció; itt magunk választhatjuk meg, hogy milyen lokális szabályokat alkalmazunk. Példánk annyiban nagyon egyszerű, hogy egyetlen populációról lesz szó, amely homogén területen él. Mindössze azt vizsgáljuk, hogy a területen hol van jelen és hol hiányzik az illető faj (**3a–b. ábra**). Kétféle változás lehetséges: a lokális kihalás, melynek során egy foglalt hely üressé válik, és a megtelepedés, melyben egy üres helyre települ be a faj egy szomszédos foglaltól. Mivel csak szomszédos helyek között lehetséges kölcsönhatás, a jelenséget kontaktfolyamatnak hívják. Ez a térbeli terjedések – például inváziók, járványok – legegyszerűbb alapmodellje [3]. Vegyük észre, hogy van a modellben egy pozitív visszacsatolás (ahol foglalt hely van, amellet újabb foglalt hely tud keletkezni), és egy negatív (a foglalt helyek versengenek a rendelkezésre álló ürességekért)! Más hatás nincs, nem tételezzük fel például, hogy a faj jelenléte módosítaná a környezetet. Kérdésünk, hogy ha ebben az egyszerű rendszerben megadunk minden lokális információt – vagyis a kihalási és megtelepedési rátákat –, vajon mennyire könnyű ebből kitalálni a makroszkopikus tulajdonságokat, például hogy milyen sűrűségben tölti be a faj a területet? És ennek egy lényeges alkérdése: milyen lokális kihalási és megtelepedési értékeknél fog kipusztulni a faj a teljes területről?

A válasz egyáltalán nem könnyű, éppen a mintázatképződés miatt. Tekintsük meg először a **3b. ábrán** látható, sűrűn betöltött területet! Itt a fehérrel jelölt hiányfoltok kicsik; a fehér terület legnagyobb része egyetlen megtelepedési lépéssel elérhető. Tehát egy lokális kihalást viszonylag hamar tud pótolni egy megtelepedés, a terület betöltöttsége finoman ingadozik egy átlagérték körül. Ezzel szemben a **3a. ábrán** látható esetben az üres helyek nagy része nem érhető el azonnal, ráadásul az elérhető helyekért komoly

verseny folyik, hiszen a szomszédba való telepedés miatt a foglalt helyek csomósodva helyezkednek el. Ebben az esetben a betöltöttség térben igen változatos. Ha nemcsak pillanatfelvételt látunk, hanem tovább figyeljük a rendszert is, azt találjuk, hogy a betöltöttség időben is változatos, nagy ingadozásokat mutat [3]. A populáció önszabályozása az (a) esetben gyengébb, mint a (b)-ben.

Legyen a kontrollparaméterünk (melynek értékét változtatjuk) a megtelepedési és kihalási ráta aránya (jelöljük ezt k -val)! Vizsgáljuk meg, mi történik, ha a k értéke fokozatosan csökken, például egy klímaváltozás hatására (vagyis a 3c. ábra k tengelye mentén „lefelé” mozgunk)! Könnyen elképzelhető példa, hogy az aszályos időszak hosszabbodásával egy növényfaj csíranövényei kevésbé élnek túl, vagy idősebb példányai nagyobb eséllyel pusztulnak el. Legyen a környezetváltozás olyan lassú akár, hogy a populáció mindig fel tudja venni az újabb és újabb egyensúlyi állapotot! Az ábra fontos tanulsága, hogy a populáció kipusztulása küszöbjellegű. Magas k értékről indulva, egy darabig úgy észleljük, mintha nem lenne probléma, hiszen alig csökken a terület betöltöttsége. Viszont, ha már a kihalási küszöb közelében járunk, az ún. kritikus tartományban, akkor k kis változása is nagy változást okoz a populációban. A betöltöttség átlaga meredeken csökken (ez látható a grafikonon), ugyanakkor ingadozásai meredeken nőnek. Egy-egy kis bolygatás hatása is egyre nagyobb területekre terjed ki és egyre hosszabb idő alatt cseng le (kritikus lelassulás). Mindezek miatt minél közelebb kerül a populáció a kipusztuláshoz, annál nagyobb területen és annál hosszabb ideig kellene monitoroznunk, hogy állapotát reálisan felmérhessük. Vagyis – paradox módon – éppen a számunkra legérdekesebb, védendő populációk állapotáról a legnehezebb információt szerezni.

Az elméleti ökológusok számára az egyik nagy kihívás, hogyan lehet előzetes jeleket találni arra, hogy egy populációt kipusztulás fenyeget egy adott területen. Ezeket korai figyelmeztető jeleknek nevezzük. Ha a populáció az itt leírt, viszonylag egyszerű megtelepedési-kihalási dinamikát követi, akkor erre van lehetőség. A kritikus tartományban ugyanis számos makroszkopikus tulajdonság, például az itt bemutatott betöltöttség és a térbeli, időbeli ingadozás jellegzetes skálatörvényeket követ [3]. Rendszeres monitorozással talán a kritikus lelassulás a legkönnyebben észrevehető. Ilyet figyeltek meg például a gorbusa-lazacnál egy nem ennyire egyszerű, hanem bonyolultabb kritikus átmenet esetén [4]. A kritikus lelassulás egyik fontos természetvédelmi üzenete, hogy kipusztulás közeli fajnál a



2. ábra. Természetes foltmintázat félisivatagban (a) Nyugat-Afrikában és (b) Nyugat-Ausztráliában [1,2]

legkisebb előfordulási hely is fontos, és kis bolygatás is messzemenő, nehezen visszafordítható következményekkel járhat.

Határzónák és végvárac

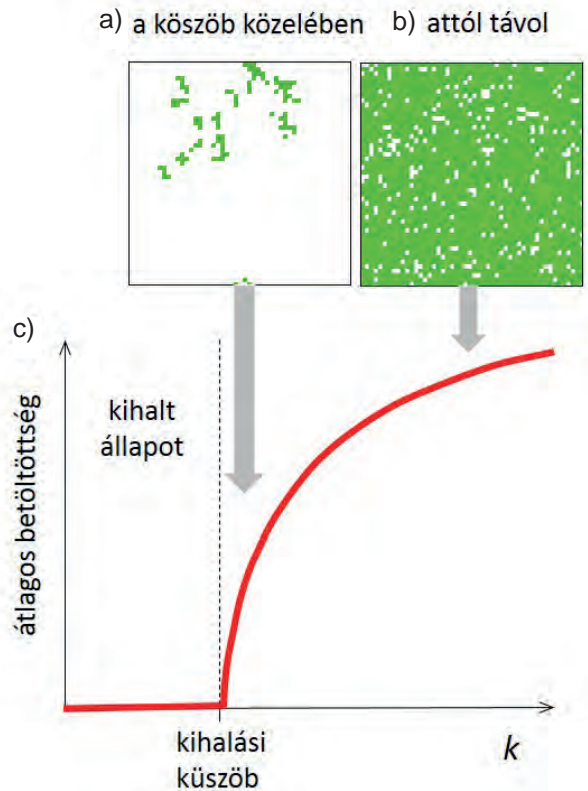
Az említett példában a kritikus küszöb voltaképpen két fázist választott szét, az élő és a kihalt populációt. Felvetődik a kérdés, hogy hol figyelhető meg jól ilyen átmenet a természetben? Kiváló lehetőség a populációk ún. környezeti grádiensek menti eloszlásának a tanulmányozása. Ez esetben egy vagy több környezeti tényező fokozatosan változik egy térbeli tengely mentén. Például egy hegyen fölfelé vagy az Egeenlítőtől a sarkok felé haladva csökken az évi középhőmérséklet, a fagymentes napok száma stb. Az ökológia történetének egyik legkorábbi megfigyelése, hogy e jellegzetes környezeti grádiensek mentén a növényzet gyakran övezetesen oszlik el (4a. ábra). A kontaktfolyamatnál leírt fázisátmenet egyszerű magyarázatot kínál arra, hogy egy adott faj elterjedési határa miért ér élesen

véget, dacára annak, hogy a környezeti körülmények fokozatosan változnak. Az erdőhatár esetében egy hegyen lentről fölfelé haladva tulajdonképpen azt látjuk, amint a populáció az élőből a kihalt fázisba megy át (4b. ábra).

Az előző részben bemutatott kontaktfolyamathoz képest azonban bonyolultabb helyzettel van dolgunk. A környezeti grádiens mentén ugyanis ún. forrás és nyelő kapcsolat alakul ki: a sűrűbben borított területek felől több kolonizáló egyed áramlik a ritkábbak felé, mint viszont, tehát folyamatos nettó áramlás van a peremvidék felé. Ez lehetővé teszi a faj előfordulását olyan területeken is, ahol a kontrollparaméter értéke már túl van a küszöbön, tehát az előfordulást csak a folyamatos utánpótlás teszi lehetővé. Fontos, idevonatkozó természetvédelmi üzenet, hogy ha a forrásterületeken, különösen annak szélén, irtjuk a fajt vagy károsítjuk élőhelyeit, akkor a nyelő területeken is kipusztulás következik be, tehát nagyobb területet érint a beavatkozás.

Érdeemes közelebbről is megvizsgálunk a határt (4c. ábra)! Ha ráközelítünk, találunk egy olyan részt, ahol a betöltöttség még egybefügg: ezen belül betöltött helyről szomszédos betöltött helyre lépve el tudunk jutni bárhová. (Jelen esetben az oldalukkal érintkező négyzeteket tekintettük szomszédosaknak, de választhatunk volna tább szomszédságot is.) Ennek szegélye egy egyértelmű, bár zegzugosan kanyargó határvonal (az ábrán pirossal jelölve). Vannak ezen kívül szigetszerű előfordulások is (világoszöld), melyek nagy többsége a külső, kedvezőtlenebb területeken fordul elő. Voltaképpen egy szegélyzőnát látunk egyre kisebb foltokkal, melyek közül a kedvezőbb — az ábrán a lentebbi — helyen lévőek még forrásként, a fentebbiek viszont nyelőként működnek. Mindezen szigetek „végvárai” az adott fajnak. Jelenlétük azért is fontos, mert klímaváltozáskor innen tud indulni a kiterjedés, hamarabb, mint ahogy a fő frontvonal ideér.

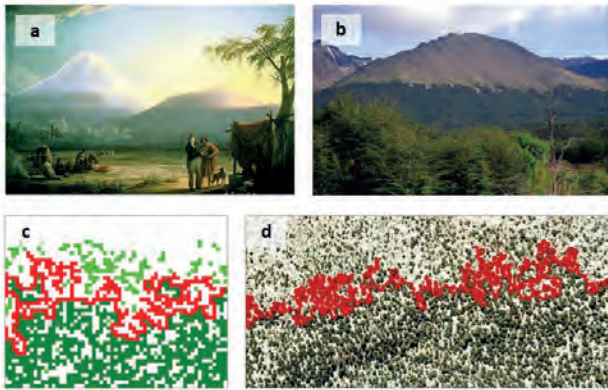
Különösen izgalmas helyzet az, amikor az adott faj elterjedési területe egy másikéval érintkezik, vagyis a környezeti grádiens mentén az egyik felváltja a másikat. A növényzeti övek esetében általában nem is elegendő az egyik, illetve másik öv egyetlen növényfaját tekintetbe venni (például a leggyakoribbat), hanem azt kell megértenünk, hogy különböző környezeti körülmények között, a grádiens különböző pontjain, hogyan tudja lecserélni az egyik növénytársulás jellegzetes fajkészlete a másikét. Több esetben is látványos makroszkopikus mintázatokat látunk. A legegyszerűbb helyzet az, amikor az egyik társulás „diktálja” a térfeosztást. Például a fás és nem fás növényzet találkozásakor gyakran azt tapasztaljuk, hogy a fák lokális megtelepedése és kihalása az uralkodó folyamat. A körülmények rosszabbodásával az erdőtakaró felszakadozik, és a résekbe benyomulhatnak a nem fás növényzet fajai (4d. ábra). Részletesen tanulmá-



3. ábra. Küszöbjelenség egy populáció számítógépes modelljében. Két pillanatfelvétel, amikor a populáció egyensúlyban van, azaz a betöltöttség várható értéke már nem változik az idővel. Zöld szín jelöli a foglalt, fehér az üres helyeket (a-b). A grafikon több futtatás átlagát mutatja. A kontrollparaméter (k) a helyi megtelepedési és kihalási ráta aránya. Ennek függvényében ábrázoltuk az egyensúlyi betöltöttséget (egyszerűsített rajz [3] nyomán). A kihalási küszöb alatt nem lehetséges tartós élet, vagyis az egyensúlyi betöltöttség nulla. A grafikon egy ideális, végtelen nagy rendszert mutat; véges rendszerben kevésbé éles az átmenet (c)

nyozott példa erre egy tajga–tundra határ [6], egy galériaerdő–préri határ [7], valamint egy fenyves–borókás és gyep határa [8] Észak-Amerikában. Ezekben az esetekben a határvonal alakját — annak legfontosabb statisztikai tulajdonságait — a fák megtelepedése és halálózása határozta meg.

Ettől eltérő a helyzet, amikor mindkét növényzeti típus lokálisan stabilizálódni képes, és így alkot foltmozaikot. Példa erre a termékeny szigetekkel tarkított félsivatag esete (2. ábra). A magas biomaszaprodukciójú helyeken könnyebb a megtelepedés, az alacsonyokon nehezebb, tehát „akinek van, annak adatik, és akinek nincs, attól az is elvétezik, amije van”. A két fázis elkülönül, és mozaikosan osztja fel a területet. Az elkülönülést még fokozza az a hatás is, hogy a termékeny foltok közelében a nagytermetű növények gyökérzete túlterjeszkedik a folton, elszívja a vizet,



4. ábra. Éles növényzeti határok. Alexander von Humboldt, a növényzeti övek egyik első megfigyelője és leírója Friedrich Georg Weitsch festményén a Chimborazo tövében 1806-ban (a). Erdőhatár Coloradóban, az Egyesült Államokban (Dave Costner felvétele) (b). Erdőhatár részletesebb felbontásban, egy számítógépes szimulációban. Zöld és piros szín jelöli a fás növényzettel borított területeket; ezek közül a sötétzöld és a piros együtt az összefüggő erdőborítást, a világoszöld pedig a szigetszerű előfordulásokat mutatja. Piros szín jelöli az erdőhatárt, vagyis az összefüggő erdőborítás külső szegélyét (c) [5]. Fenyves-borókás és gyep határa Új-Mexikóban. Az előbbit sötétszürke és piros, az utóbbit világosszürke szín jelöli (feldolgozott Google Earth felvétel, részlet a [5]. közleményünk egyik ábrájáról). A piros ismét az összefüggő erdő határa. Az eredmények szerint ez főbb geometriai tulajdonságaiban hasonlított a számítógépen szimulált határhoz (d)

így a folt szomszédsága fokozottan alkalmatlan a megtelepedésre. Tekintsük át, hogyan változik e növényzet a csapadékmennyiség változásával! Ahogy csökken a csapadékmennyiség, a mintázat a következő, fokozatos átalakuláson megy át: nagyrészt termékeny terület kisebb hiányfoltokkal → labirintusszerű mintázat (2a. ábra) → pöttyös mintázat (2b. ábra). Ha azonban tovább csökken a csapadékmennyiség, a változás nem fokozatos lesz, hanem hirtelen következik be. Egy bizonyos csapadékmennyiségnél, mint küszöbnél, a foltok eltűnnek, a növényzet egyenletessé válik. Ekkor mindenütt az alacsony produktivitású, szegényesebb típust találjuk [1]. Ez a fordulat különösen jelentős lehet a Föld azon száraz területein, ahol a lakosság számára létfontosságú a növényzet biomassza-termelési kapacitása miatt, például a Száhel-övezetben.

Fordulópontok

A küszöbértékek átlépésekor mindig fontos kérdés, hogy mennyire könnyű visszatérni, vagyis mennyire állítható helyre könnyen az eredeti állapot. A fűsivatagi növényzet

leírt példájában az a küszöb, aminél a foltosról egyenletesre változik a növényzet, nem ugyanaz, mint aminél egyenletesről foltosra. A csapadékkellátottságnak van egy olyan tartománya, melyben a meglévő termékeny szigetek stabilan fenn tudtak maradni, viszont ha valami elpusztította őket, nem egykönnyen tudnak újrakeletkezni [1]. Más növényzeti típusokban is megfigyelték, hogy az oda- és visszaalakulás feltételei mások lehetnek [9]. A hirtelen, nagymérvű, nehezen visszafordítható vagy visszafordíthatatlan változásokat „rezsimváltásoknak” nevezték el a kutatók. Egy korábbi állapot visszatérését természetesen az is döntően befolyásolja, hogy megmaradnak-e azok az élőhelyek, ahonnan a fajok vissza tudnak telepedni. Az ember által okozott élőhelypusztítás éppen az ökoszisztémák önszabályozó képességét csökkenti. Csak remélhetjük, hogy fenn tudnak maradni Földünk természetes ökoszisztémái, miközben bolygatjuk és feldaraboljuk őket, kipusztítjuk alkotóelemeiket — az őshonos fajokat —, és új alkotóelemeket — idegenhonos fajokat — juttatunk beléjük. A küszöbjelenségek arra hívják fel a figyelmet, hogy e rendszerek terhelhetők valameddig, de „a cérna elszakadhat”, akár számunkra észrevehető előjelek nélkül is.

OBORNY BEÁTA

KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS

A cikk az az NKFI-OTKA (K109215 és K124438) támogatásával jött létre. Köszönöm a kézirat átnézését és a hasznos tanácsokat Gulyás Máténak, Kröel-Dulay Györgynek, Bartha Sándornak, Scheuring Istvánnak, Meszéna Géának és Hubai Andrásnak.

IRODALOM

- [1] Rietkerk M. et al. (2004) Self-organized patchiness and catastrophic shifts in ecosystems. *Science* 305: 1926–1929.
- [2] Bordeu I. et al. (2016) Self-replication of localized vegetation patches in scarce environments. *Scientific Reports* 6: 33703
- [3] Oborny B., Meszéna G., Szabó, Gy. (2005) Dynamics of populations on the verge of extinction. *Oikos* 109: 291–296.
- [4] Krkosek M., Drake J.M. (2016) On signals of phase transitions in salmon population dynamics. *Proc. Roy. Soc. B*, 281: 20133221.
- [5] Gastner M. et al. (2009) Transition from connected to fragmented vegetation across an environmental gradient: scaling laws in ecotone geometry. *American Naturalist* 174: 23–39.
- [6] Zeng Y., Malanson G.P. (2006) Endogeneous fractal dynamics at alpine treeline ecotones. *Geographical Analysis* 38: 271–287.
- [7] Loehle C., Li B.-L., Sundell R.C. (1996) Forest spread and phase transitions at forest-prairie ecotones in Kansas, U.S.A. *Landscape Ecology* 11: 225–235.
- [8] Milne B.T. et al. (1996). Detection of critical densities associated with piñon-juniper woodland ecotones. *Ecology* 77: 805–821
- [9] Scheffer M. et al. (2001) Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature* 413: 53–59.